

Universidade de Brasília
Instituto de Física

Dissertação de Mestrado

Influência das Leis de Escala sobre a Dinâmica de Populações

por

Felipe Luís Pereira Pinheiro

Orientador: Fernando Albuquerque de Oliveira

Coorientador: André Luiz Almeida Penna

Brasília, 27 de agosto de 2010.

Universidade de Brasília
Instituto de Física

Influência das Leis de Escala sobre a Dinâmica de Populações

por

Felipe Luís Pereira Pinheiro

Dissertação realizada sob a orientação do professor Fernando Albuquerque de Oliveira apresentada ao Instituto de Física da UnB como requisito parcial para a obtenção do grau de mestre em Física.

Brasília, 27 de agosto de 2010.

Universidade de Brasília
Instituto de Física

Dissertação apresentada ao Instituto de Física da UnB como preenchimento requisitos
parcial para a obtenção do grau de mestre em Física.

Aprovada por:

Fernando Albuquerque de oliveira
(Orientador) IF-UnB

Bernardo A. Mello
IF - UnB

Jefferson A. R. da Cunha
IF - UFG

Brasília, 27 de agosto de 2010.

“Tudo deveria se tornar o mais simples
possível, mas não simplificado.”

Albert Einstein

Agradecimentos

- Ao professor Fernando Albuquerque de Oliveira e ao colega André Luiz de Almeida Penna pelo tempo a mim dedicado, sem o qual seria impossível completar este trabalho.
- A minha mãe, Cleonilde Pereira Pinheiro, e ao meu pai, Leandro José Maia Pinheiro, por acreditarem.
- Aos colegas de grupo, Professor Luciano C. Lapas, Evandro A. Rodrigues, Mirian Mitisuko, Pedro P. Dias, Marco A. Barbosa, pelos momentos de descontração e café.
- Aos meus amigos, Ricardo, Marco, Hilário, Demilton, Diana, André Luiz e a Dayse pessoas importantes na minha vida, pessoas para rir, conversar. Pessoas para todos os momentos.
- Aos membros da minha família que me ajudaram ou só atrapalharam, mas estavam presentes, em especial para minha irmã, Patrícia Pereira Pinheiro, uma pessoa tão querida e importante e que sempre me apoiou.
- A UnB e ao IF-UnB pelo apoio técnico
- A Capes pela Bolsa de Mestrado.

Sumário

Lista de Figuras	ii
Resumo	iv
Abstract	v
Introdução	1
1 Um Breve Histórico de Modelos de Dinâmica de População	6
1.1 Introdução	6
1.2 O modelo de Fibonacci	6
1.3 O modelo de Malthus	8
1.4 O modelo de Verhulst	9
1.5 O modelo de Lotka-Volterra	11
1.6 Outros Modelos	14
1.6.1 O modelo de Fisher-Kolmogorov	14
1.6.2 O Efeito Maternal	16
2 Relação entre Alometria e Fractalidade: A Teoria de West	20
2.1 As Taxas Alométricas	20
2.1.1 Equação de Crescimento	25
3 A Relação entre Dinâmica de População e Taxas Alométricas	29
3.1 O Modelo do Salmão	33
3.1.1 Modelo Estático	34
3.1.2 O Modelo Dinâmico	35
4 Conclusão	42
Referências	45

Lista de Figuras

1.1	Solução geral da equação de Verhulst, para $r = 0,8$, $K = 8,0$ e vários valores iniciais do número de indivíduos de uma determinada população. Nesta figura vemos como a capacidade K , limita o número de indivíduos de uma população.	11
1.2	Solução do sistema Lotka-Volterra para um predador e uma presa. Em 1.2(a) temos o espaço de fase (u, v) , e em 1.2(b) apresentamos a variação dos números ou densidade de presas-predador no tempo. Estas curvas são feitas para $u_0 = 2,0$ e $v_0 = 2,0$. As taxas de crescimento, competição e mortes valem: $a_u = 0,5$, $a_v = 0,7$, $b_u = 0,5$ e $b_v = 0,5$	13
1.3	Comportamento típico do modelo de efeito maternal mostrado em series temporais: (a) $R = 1,3$ e $M = 10$; (b) $R = 3,0$, $M = 10$. (Fonte: [1])	18
1.4	Espaço de fase típico do modelo de efeito maternal, mostrado em escala log-log. Cada elipse corresponde a um conjunto único de condições iniciais. Note a formação de “ilhas” para alguns conjuntos de valores iniciais. (Fonte: [1])	19
2.1	Gráfico da função $Y = 2m^3$ na escala decimal, 2.1(a), e na escala log, 2.1(b).	22
2.2	Exemplo esquemático da rede de distribuição biológica: (A) Sistema circulatório e respiratório de mamíferos composto por tubos ramificados; (B) Sistema vascular de plantas (C) Representação topológica das redes, onde k especifica a ordem do nível, começando com a aorta ($k = 0$) e terminando com os vasos capilares ($k = n$)(Fonte: [2]).	23
2.3	Crescimento da massa em função do tempo para $\tau = 0,5$ e $\mathcal{M} = 1$, logo $a = b = 8$	28
3.1	A função densidade de probabilidade da distribuição χ^2 e sua função distribuição acumulada.	31
3.2	A função densidade de probabilidade da distribuição Weibull e sua função distribuição acumulada.	31
3.3	A função densidade de probabilidade da distribuição Uniforme.	31
3.4	A função densidade de probabilidade da distribuição Normal (Gaussiana).	32
3.5	Frações de sobreviventes no coorte em função do tempo para $\gamma = 1,0$	32
3.6	Metabolismo total no coorte em função do tempo para $\gamma = 1,0$ e $\tau = 0,5$	33
3.7	Fração de indivíduos sobreviventes separados por geração em função do tempo, com $\tau = 0,5$, $\gamma = 1,0$ e $t_r = 4$	35
3.8	Demanda em função do tempo, com $\tau = 0,5$, $\gamma = 1,0$ e $t_r = 4$ em 3.8(a) para cada geração separadamente. e em 3.8(b) demanda total das 4 gerações. Observe que a existência de várias gerações estabiliza a demanda.	36

3.9	Função de controle, $g(\epsilon)$. (a) Linear; (b) $\tanh(\epsilon)$; (c) $\arctan(\epsilon)$	39
3.10	Mostramos a evolução da população inicial N_0 em função de t_0 , ano de nascimento, para função de controle Linear, $g(\epsilon) = \epsilon$. Aqui t_0 assume valores discretos, inteiros; contudo, mostramos uma linha continua como uma forma de auxilio visual.	39
3.11	Mostramos a evolução da população inicial N_0 em função de t_0 , ano de nascimento, para função de controle Tangente hiperbólica, $g(\epsilon) = \tanh(\epsilon)$. Aqui t_0 assume valores discretos, inteiros; contudo, mostramos uma linha continua como uma forma de auxilio visual.	40
3.12	Mostramos a evolução da população inicial N_0 em função de t_0 , ano de nascimento, para função de controle Arco tangente, $g(\epsilon) = \arctan(\epsilon)$. Aqui t_0 assume valores discretos, inteiros; contudo, mostramos uma linha continua como uma forma de auxilio visual.	40
3.13	Comparação do modelo do Salmão Dinâmico com o modelo logístico de Verhulst, onde (a) e (b) logístico; (c) e (d) modelo do salmão.	41

Resumo

É bem conhecido que a formulação de equações para a dinâmica de uma população pode ser obtida com base na evolução espaço-temporal das espécies e suas interações. Por outro lado, quando olhamos as populações a partir de um ponto de vista microscópico, isto é, a partir dos seus indivíduos, esses modelos têm descartado um importante elemento biológico que é inerente ao crescimento de todo organismo: a inserção de um mecanismo que relacione as leis de escala relativas ao metabolismo de cada indivíduo e a dinâmica de população do sistema. Nossa questão básica é: Como aspectos devidos ao metabolismo de uma espécie afetam o comportamento de uma população? Nesta dissertação, propomos um modelo simples para estudar este problema, onde a busca por esta compreensão implica relacionar variáveis associadas ao metabolismo de cada indivíduo com os parâmetros específicos dos modelos populacionais dinâmicos. Assim sendo, partiremos das leis de escala de West para o metabolismo das espécies, no intuito de estimar como a massa e parâmetros típicos de crescimento de uma espécie podem se relacionar às variáveis da evolução da população. Desta forma, derivaremos equações que podem ser conectadas à massa total da população a partir das leis de escala metabólicas de um indivíduo do sistema. Com este modelo, pretendemos explicar a relação entre o tempo de vida, o crescimento em massa e a quantidade de nutrientes associadas a cada indivíduo estendendo seus efeitos para a dinâmica da população. A partir disso, vamos analisar as propriedades dinâmicas deste sistema, aplicando as equações obtidas para o caso de uma população de Salmão. Este trabalho pode ser usado como ferramenta de previsão para reprodução de espécies, manutenção ecológica e controle de pesca.

Abstract

It is well known that the formulation of equations for the dynamics of a population can be obtained based on spatial-temporal evolution of species and their interactions. On the other hand, when we observe this population from a microscopic point of view, which means its individuals themselves, this model has discarded a major biological element that is intrinsic to the growth of any organism: the inclusion of a mechanism to relate scaling laws for the metabolism of each individual and the population dynamics of the system. Our basic question is: How aspects due to the metabolism of a species affect the behavior of a population? In this dissertation, we propose a simple model to study this issue, in which the search for this understanding implies in the relation between variables associated with the metabolism of each individual and the specific parameters of population dynamic model. Thus, we depart from the scaling laws of West for the metabolism of the species, in order to evaluate how mass and typical parameters of growth of a species may be related to the variables of population evolution. Therefore, we derive equations that can be connected to the total mass of the population from the metabolic scaling laws of a mere individual in the system. With this model, we intend to explain the relationship among time of life, growth in mass and nutrients associated with each individual extending their effects to entire population's dynamics. From this, we analyze the dynamic properties of this system by applying the equations for the matter of a population of salmon. This assignment may be used as a forecasting tool for reproduction of species, ecological maintenance and control of fishing.

Introdução

Nas últimas décadas, o estudo de dinâmica de populações tornou-se importante para se compreender a evolução de sistemas biológicos e a interação entre os seus indivíduos. Nesse aspecto, esse tema tem conquistado grande espaço entre as ciências exatas e biológicas, sendo até mesmo utilizado em muitas teorias sociais. Do ponto de vista da Geografia, o termo dinâmica de populações pode ser empregado no estudo demográfico e estatístico de populações humanas e suas mudanças. Por outro lado, em estudos ecológicos, o termo dinâmica de população está associado ao estudo de populações de microorganismos, ou na dinâmica tipo presa-predador, visando compreender suas interações, crescimento e evolução. A visão deste tema para o presente trabalho refere-se à dinâmica de populações no âmbito da modelagem matemática em sistemas biológicos, para o estudo da variação das populações de seres vivos de determinada espécie no tempo e no espaço e no estudo das interações entre espécies, visando a busca por um modelo matemático adequado ao sistema estudado. Nessa perspectiva, a física da dinâmica de população torna-se uma ferramenta importante para o entendimento de sistemas biológicos em vários níveis, que se estende desde processos físicos-químicos, fisiológicos, epidemiológicos, até a processos sociológicos em indivíduos superiores, como os humanos.

É usual definir uma população como sendo um grupo de indivíduos de uma determinada espécie. Estas populações podem ser compostas por bactérias, vírus, vegetais ou animais. Para os estudos que serão apresentados em seguida, vamos nos basear em populações isoladas com termos de interações bem definidos entre seus indivíduos. Esta hipótese é razoável, considerando que na natureza determinadas populações se desenvolvem completamente isoladas. Por outro lado, ressaltamos também que determinadas populações

podem ser isoladas por meio de barreiras artificiais, impostas pelo pesquisador, que podem, por exemplo, ser usadas para estudar um grupo de pulgão em folhas de couve, ou para sapos de um determinado vale [3].

Em Física, a dinâmica representa o estudo da relação entre as forças que atuam sobre corpos e a variação do estado de movimento destes corpos produzidas por estas forças. De forma análoga, dinâmica de populações é o estudo da variação do número ou densidade de indivíduos de uma determinada população, quando submetida a uma ação. Estas ações podem ser no sentido de aumentar ou diminuir esta população, ou mesmo uma ação reguladora que tente a manter o tamanho da população constante.

Historicamente, o estudo de dinâmica de populações foi fundamentado de forma esparsa em diversos trabalhos a partir do século XII. O estudo de uma população com base em um grupo inicial e com foco na previsão do número de indivíduos, teve início com Fibonacci (1170-1250). No ano de 1202 em sua obra mais célebre, “Liber Abaci”, Fibonacci propõe o famoso problema da reprodução dos coelhos. Neste problema, dado um casal inicial de coelhos, queria-se encontrar o número final de coelhos no decorrer de um ano. A solução deste problema gera a famosa sequência de Fibonacci.

Em seguida, destacamos o trabalho de Leonhard Euler (1707-1783), “A general investigation into the mortality and multiplication of human species”. Neste trabalho, ele estuda as taxas etárias de natalidade e mortalidade de populações humanas. Em 1798 houve uma contribuição importante para a teoria de populações, com o modelo de crescimento exponencial do economista e demógrafo Thomas Malthus (1766-1834). Neste trabalho, “An Essay on the Principle of Population as it Affects the Future Improvement of Society” [4–7], Malthus realiza uma previsão pessimista, mostrando que a população humana deveria crescer de forma exponencial, enquanto os recursos alimentares seguiriam uma progressão aritmética, o que levaria a humanidade a sua extinção. Este panorama foi melhor compreendido apenas em 1838, pelo matemático Pierre François Verhulst (1804-1849), que, a pedido do governo da Bélgica, publica um trabalho chamado “Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement”, onde propõem que um processo

auto-limitante deveria existir restringindo o crescimento de uma população, quando esta se torna demasiadamente grande, o que impediria um crescimento ilimitado de indivíduos.

O primeiro modelo que descreve como duas populações de espécies diferentes podem interagir e coexistir em um determinado meio, foi proposto no início do século XX de forma independente pelo químico americano Alfred Lotka (1880-1949) [8] e pelo matemático italiano Vito Volterra (1860-1940) [9]. Este conjunto de equações incorporam os processos de crescimento logístico de Verhulst além de introduzir competições entre espécies diferentes.

Os trabalhos de Fibonacci, Euler, Malthus, Verhulst, Lotka e Volterra, podem ser considerados como precursores no estudo de dinâmica de população. No cenário atual, os modelos podem ser divididos em dois grandes grupos: modelos contínuos e discretos. E estes modelos podem ser de campo médio, de reação-difusão, de partículas interagentes em redes e de sítios interagentes. Porém, estes trabalhos e outros mais recentes em dinâmica de população não consideram toda a grande diversidade da vida que existe na Terra.

Hoje podemos constatar que a vida, em suas variadas formas, é provavelmente um dos mais diversos e complexos sistemas físico no universo. Observamos que, organismos cobrem mais de 21 ordens de magnitude, ou seja, indo de pequenas bactérias (10^{-13} g) até os grandes mamíferos e plantas (10^8 g), como baleias e secóias. Este vasto alcance supera até mesmo a massa relativa da terra e da via-láctea, que apresenta somente 18 ordens de grandeza. Apesar desta imensa diversidade e complexidade, muitos dos mais fundamentais processos biológicos manifestam uma impressionante simplicidade quando vistos em função do tamanho, independente da classe ou grupo taxonômico considerado. No entanto, devemos ver que a massa, e em menor grau a temperatura, é o fator determinante para variações no comportamento fisiológico quando diferentes organismos são comparados sobre muitas ordens de magnitude.

O problema de escala de variáveis biológicas em função do tamanho começou com a verificação feita por Rubner [10] que a taxa metabólica padrão não escala linearmente com a massa corporal. Observa-se, entretanto, que esta escala assume uma função de

potência simples do tipo

$$Y = Y_0 m^\alpha,$$

aqui Y é alguma variável biológica observável, por exemplo, taxa metabólica basal, batimento cardíaco, tamanho do cérebro, entre outras, Y_0 é uma constante de normalização, m é a massa corporal, ou também pode ser o tamanho do corpo do animal, útil para animais compridos, tais como cobras e algumas espécies de peixe, e α é o fator de escala. A princípio, acreditava-se que o expoente de escala da taxa metabólica basal, que é a quantidade de energia necessária para se manter um animal vivo em repouso, fosse 0.67. Subseqüentemente, após uma grande quantidade de análises, foi verificado que este expoente era na verdade 0.75 e não 0.67 [11–14]. Uma simplificação adicional que pode ser feita é que o expoente de escala é na verdade um múltiplo inteiro de $1/4$. Várias variáveis biológicas obedecem esta simples lei de um-quarto, por exemplo: a taxa metabólica ($\alpha \approx 3/4$), o tempo de vida ($\alpha \approx 1/4$), a taxa de crescimento ($\alpha \approx -1/4$), o comprimento da aorta e a altura das arvores ($\alpha \approx 1/4$), o raio da aorta e do tronco das arvores ($\alpha \approx 3/8$), e também a massa cerebral ($\alpha \approx 5/8$) [15].

Outra característica devida às leis de escala é o surgimento das quantidades invariantes. Como exemplo, tem-se observado que o tempo de vida de um mamífero cresce com $m^{1/4}$, enquanto que a taxa de batimento cardíaco decresce com $m^{-1/4}$ [16]. Então, o número de batidas do coração durante toda a vida de qualquer animal é aproximadamente constante ($\sim 1.5 \times 10^9$), independente do seu tamanho. Outra quantidade invariante relacionada, de grande importância, é a invariância que ocorre em nível celular, que mostra que o número de ciclos do sistema respiratório durante a vida de um mamífero é aproximadamente uma constante dada por ($\sim 10^{16}$).

No presente trabalho, vamos apresentar um modelo de dinâmica de população que incorpora os elementos das leis de escala metabólica dos organismos de um sistema. Neste caso, este modelo pretende discriminar a evolução dinâmica dos indivíduos de uma população em diferentes fases de sua vida, permitindo-nos analisar como isto pode alterar a dinâmica total da população. Este estudo é importante quando se pretende analisar a

evolução, por exemplo, da massa de um conjunto de indivíduos que sofre alterações significativas no meio ambiente. Neste caso, o modelo apresentado nesta dissertação permite associar parâmetros como a fase do crescimento e da massa de um organismo à dinâmica de população em questão. Isto pode ser relevante como uma ferramenta de previsão de seleção de massa para animais em geral, como por exemplo, no contexto do controle de pesca.

Começamos com um estudo das leis de escalas de West [2] aplicadas a uma população específica, em que vamos verificar as principais características associadas a este sistema. Posteriormente, introduzimos a dinâmica de população as variáveis relativas à reprodução e as gerações para uma espécie, que pode estar submetida a um controle externo devido às relações entre a quantidade gasta e a quantidade disponível de nutrientes no sistema. Assim, no capítulo 1, vamos apresentar uma breve revisão histórica sobre os principais modelos de dinâmica de população de importância na Física e demais ciências. No capítulo 2, apresentaremos, de forma breve, a teoria de escala West e modelos e sua vinculação à lei de crescimento dos organismos e como isto está relacionado a este trabalho. No capítulo 3, apresentaremos nosso modelo, e discutir uma relação entre as leis de escala dos organismos e sua influência nas variáveis típicas de uma teoria de dinâmica de populações. Começamos com um estudo das leis de crescimento de massa para um animal, definimos um conceito de massa total da comunidade e a partir deste, o conceito de metabolismo total e metabolismo médio, que se tornam os fatores de controle da população.

Capítulo 1

Um Breve Histórico de Modelos de Dinâmica de População

1.1 Introdução

Os estudos de modelos teóricos que tentam descrever a dinâmica de populações têm sido úteis como ferramenta de previsão em áreas estratégicas de pesquisa, tais como: no controle de pragas, na influência do crescimento populacional em fatores econômicos, em modelos tipo presa-predador etc. Em geral, estes modelos apresentam uma evolução espaço-temporal para as espécies, que podem relacionar parâmetros dinâmicos, físicos e biológicos nesses grupos populacionais.

Neste capítulo, vamos apresentar um histórico dos principais modelos de dinâmica de população da literatura. Estes modelos levam em consideração basicamente processos de crescimento, competição e cooperação aplicados à dinâmica de uma ou várias espécies, sem levar em consideração processos metabólicos.

1.2 O modelo de Fibonacci

Uma das primeiras abordagens no estudo teórico de dinâmica de populações foi o modelo para previsão do número de indivíduos de uma comunidade com base em um

grupo inicial. Este modelo foi proposto por Fibonacci no ano de 1202 em sua célebre obra “Liber Abaci”. Neste livro, Fibonacci apresenta o chamado *modus Indorum*¹, hoje conhecido como algarismos arábicos. O livro defendia a numeração com os dígitos 0-9 e a notação posicional, esclarecendo o sistema de posição árabe dos números, incluindo o número zero. O livro mostrou a importância prática do novo sistema numeral, aplicando-o à contabilidade comercial, à conversão de pesos e medidas, ao cálculo de juros, às taxas de câmbio e outras aplicações. O livro foi bem recebido em toda Europa educada e teve um impacto profundo no pensamento europeu. Esse elegante sistema de sinais numéricos, em breve, substituiria o não mais oportuno sistema de algarismos romanos.

A segunda edição de Liber Abaci, de 1228, é a que hoje é conhecida. Esse livro contém uma grande quantidade de assuntos relacionados com a Aritmética e a Álgebra da época e realizou um papel importante no desenvolvimento matemático na Europa nos séculos seguintes, pois os europeus vieram a conhecer os algarismos hindus por este livro, também denominados arábicos. A teoria contida em Liber Abaci é ilustrada com muitos problemas que representam uma grande parte do livro.

O Liber Abaci também colocou e resolveu um problema que envolve o crescimento de uma população hipotética de coelhos com base em pressupostos idealizados, conforme o seguinte algoritmo:

- Nenhum coelho morre no decorrer do ano;
- Cada casal fica fértil depois de dois meses;
- Cada casal gera um segundo casal por mês.

Desprezando todos os possíveis problemas genéticos que poderiam surgir, este algoritmo populacional pode ser resolvido de forma consideravelmente simples,

$$a_n = a_{n-1} + a_{n-2} \tag{1.1}$$

¹método dos hindus

começando com 1 casal imaturo, ou seja $a_0 = 1$ e $a_1 = 1$ e a sequência que surge é chamada de sequência de Fibonacci, que é:

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, \dots \quad (1.2)$$

Observa-se que o trabalho de Fibonacci é um modelo matemático simples para explicar, por exemplo, uma dinâmica de crescimento de uma população de coelhos, mas que pode ser aplicado, com restrições, para a dinâmica de outras espécies.

1.3 O modelo de Malthus

No estudo de dinâmica de população, sempre queremos saber como o número ou densidade de indivíduos de uma determinada comunidade evolui no tempo e quais os fatores que influenciam essa evolução. Podemos realizar este estudo considerando as variáveis do sistema como sendo discretas ou contínuas. Considere $N(t)$ uma variável contínua, que representa a densidade populacional ou a quantidade de indivíduos de uma dada espécie no tempo t , e N_0 sua quantidade inicial para um dado momento de observação. Um modelo geral, para a taxa de variação desta população no tempo pode ser escrito como

$$\frac{dN(t)}{dt} = \text{Fatores de aumento} + \text{Fatores de diminuição}, \quad (1.3)$$

onde “Fatores de aumento” são fatos que causam o aumento da população, tais como: nascimentos, imigrações, inclusão de indivíduos na comunidade, entre outros; e “Fatores de diminuição” são os fatos que causam a redução da população como: mortes, emigrações, retiradas de indivíduos.

A situação mais simples possível foi proposta por Thomas Malthus [4–7], em 1798, no seu primeiro ensaio. Nesta proposta, consideramos apenas os termos de nascimento e morte, sendo proporcionais a $N(t)$, ou seja,

$$\frac{dN(t)}{dt} = aN(t) - bN(t). \quad (1.4)$$

Aqui a representa a taxa de natalidade e b representa a taxa de mortalidade e ambas são constantes positivas. Resolvendo a equação, temos

$$N(t) = N_0 e^{(a-b)t} \quad (1.5)$$

Na equação (1.5) vemos se

$$a - b = \begin{cases} > 0, & \text{a população cresce indefinidamente} \\ < 0, & \text{a população entrará em extinção} \\ 0, & \text{população em equilíbrio.} \end{cases}$$

Este modelo torna-se não-ideal para tempos muito grandes, pois em uma comunidade de verdade existem outros fatores além das taxas de natalidade e mortalidade para determinar o comportamento da dinâmica. Porém, para tempos curtos, o modelo malthusiano se mostra um bom ajuste, concordando com valores estatísticos reais em diversos pontos da literatura. O modelo de Malthus sofreu várias críticas de cientistas e políticos. Entretanto, embora seja um modelo limitado, ele foi uma primeira abordagem matematicamente consistente de uma dinâmica de população real, considerando parâmetros que existem no sistema.

1.4 O modelo de Verhulst

Em 1838, Verhulst propôs que um processo auto limitante deve operar restringindo o crescimento de uma população, quando esta se torna demasiadamente grande. A equação da taxa de crescimento proposta por ele é escrita como

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) \quad (1.6)$$

Nesta equação, r e K são constantes positivas, relacionadas respectivamente ao processo de crescimento e capacidade de suporte do meio, i.e., o maior número de indivíduos (ou maior

densidade populacional) suportado pelo meio. Este processo limitante foi batizado por Verhulst como “Crescimento Logístico” e é o ponto de partida para vários outros modelos dinâmicos mais sofisticados. Nesta modelagem, se compararmos com o crescimento de Malthus, podemos identificar a taxa de crescimento como

$$r \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right), \quad (1.7)$$

ou seja, uma taxa de crescimento que depende de $N(t)$. A constante K é chamada de capacidade de suporte do sistema e está relacionada ao tamanho do sistema e a quantidade de nutrientes disponível. Os estados de equilíbrio são encontrados quando $dN(t)/dt = 0$ e são

$$N(t) = 0 \Rightarrow \text{Equilíbrio Instável} \quad (1.8)$$

$$N(t) = K \Rightarrow \text{Equilíbrio Estável}. \quad (1.9)$$

A solução da equação de Verhulst é obtida utilizando-se o método da separação de variáveis, como segue

$$\int r dt = \int \frac{dN}{N \left(1 - \frac{N}{K} \right)} = \int \frac{dN}{N} + \int \frac{dN}{K - N} = \ln \left(\frac{N}{K - N} \right) + cte, \quad (1.10)$$

e resolvendo para $N(t)$ temos

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0) \exp(-rt)}. \quad (1.11)$$

No modelo Logístico de Verhulst, como ilustrado na figura 1.1, notamos que a capacidade de suporte do sistema, K , é um valor limitante para o crescimento da população, não permitindo que esta seja maior, nem menor que este valor, o que nos mostra uma situação mais realista, pois não temos extinção e nem crescimento exponencial da comunidade.

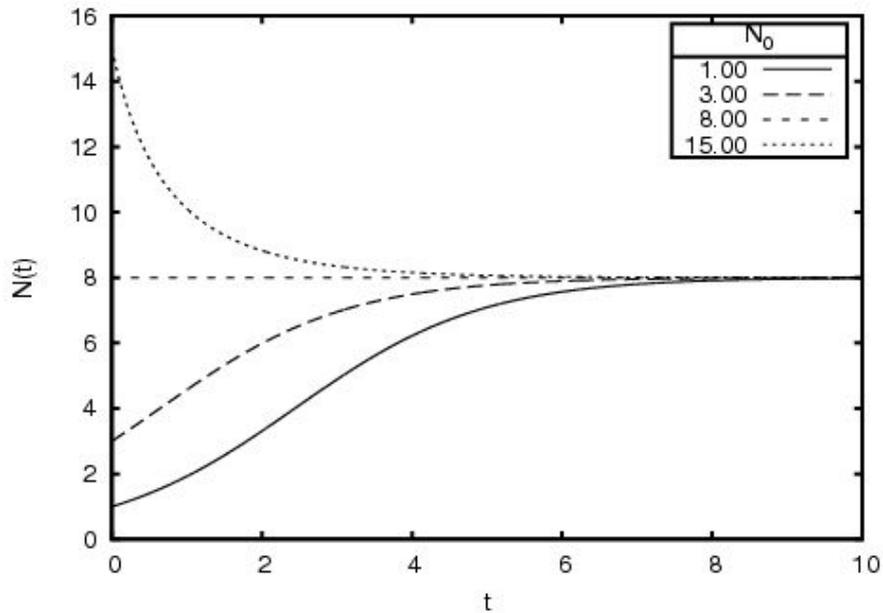


Figura 1.1: Solução geral da equação de Verhulst, para $r = 0,8$, $K = 8,0$ e vários valores iniciais do número de indivíduos de uma determinada população. Nesta figura vemos como a capacidade K , limita o número de indivíduos de uma população.

1.5 O modelo de Lotka-Volterra

O modelo de Lotka-Volterra tem um papel muito importante no estudo de sistemas ecológicos, pois foi o primeiro modelo proposto para tentar compreender como duas espécies estão relacionadas na dinâmica de presa-predador. Em 1925, Volterra desenvolveu o modelo presa-predador ao tomar conhecimento dos trabalhos do jovem zoologista Umberto d’Ancona. O estudo estatístico de d’Ancona mostrou que houve um aumento de frequência de predadores como tubarões e a diminuição de outros peixes durante a suspensão da pesca em determinadas partes do mar Adriático na Itália, devido à primeira guerra mundial entre 1914 e 1918. No mesmo ano em que Volterra tornou-se um estudioso de problemas de ecologia, Lotka publica seu livro intitulado “Elements of Physical Biology”. Neste texto, Lotka discute a mesma modelagem para estudar interações presa-predador. Como esta lei foi proposta de forma independente por Lotka e Volterra, este conjunto de equações ficou conhecido como equação de Lotka-Volterra.

Definimos como $u(t)$ o número ou densidade² de presas de uma determinada espécie e $v(t)$ como o número ou densidade de predadores, temos

$$\frac{du(t)}{dt} = a_u u(t) - b_u u(t)v(t) \quad (1.12)$$

$$\frac{dv(t)}{dt} = a_v u(t)v(t) - b_v v(t). \quad (1.13)$$

Neste conjunto de equações, a_u , a_v , b_u e b_v são constante positivas. Segundo este modelo, se não existirem predadores, a população de presa cresce exponencialmente conforme Malthus; se não existirem presas, os predadores diminuem até a extinção. Este comportamento é regulado pelo produto de presas e predadores onde definimos

a_u Taxa de crescimento das presas

a_v Taxa de crescimento dos predadores

b_u Taxa de predação das presas

b_v Taxa de morte dos predadores.

Assim, podemos encontrar uma equação que relacione u e v e verificar como é o comportamento de uma espécie em função da outra, para um dado tempo t . dividindo (1.13) por (1.12) temos

$$\frac{dv}{du} = \frac{v(-b_v + a_v u)}{u(a_u - b_u v)}. \quad (1.14)$$

Neste caso, é possível isolar as partes com u e v e supomos que valores iniciais u_0 e $v_0 > 0$. A solução é obtida pela integração

$$\int_{v_0}^v \frac{(a_u - b_u v')}{v'} dv' = \int_{u_0}^u \frac{(a_v u' - b_v)}{u'} du' \quad (1.15)$$

de onde encontramos a expressão

$$a_u \ln\left(\frac{v}{v_0}\right) - b_u(v - v_0) = -b_v \ln\left(\frac{u}{u_0}\right) + a_v(u - u_0). \quad (1.16)$$

²Consideramos uma densidade homogênea de animais em função do espaço.

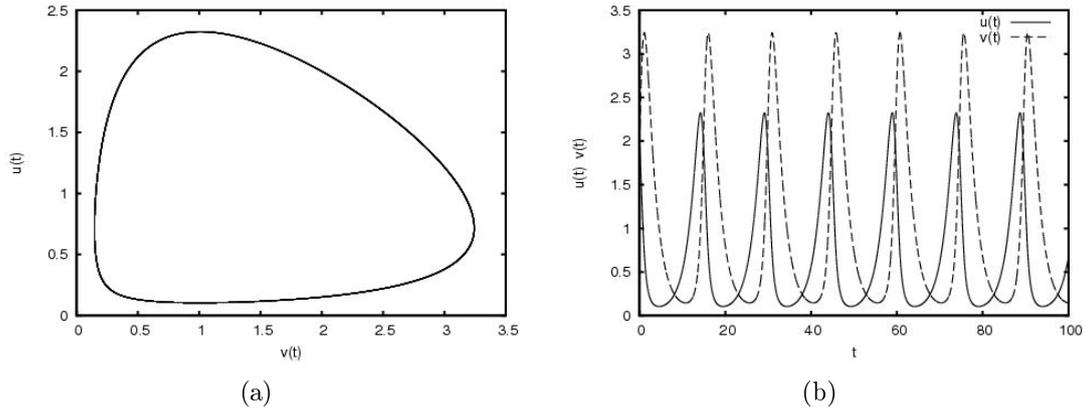


Figura 1.2: Solução do sistema Lotka-Volterra para um predador e uma presa. Em 1.2(a) temos o espaço de fase (u, v) , e em 1.2(b) apresentamos a variação dos números ou densidade de presas-predador no tempo. Estas curvas são feitas para $u_0 = 2, 0$ e $v_0 = 2, 0$. As taxas de crescimento, competição e mortes valem: $a_u = 0, 5$, $a_v = 0, 7$, $b_u = 0, 5$ e $b_v = 0, 5$

Note que a equação (1.16) pode ser escrita de forma compacta como

$$f(a_u, b_u, v)f(a_v, b_v, u) = f(a_u, b_u, v_0)f(a_v, b_v, u_0) \quad (1.17)$$

onde

$$f(a, b, x) = x^a e^{-bx} \quad (1.18)$$

Observe, pelas eqs. (1.17) e (1.18), que para um dado valor de v , por exemplo, $v = v_1$ temos dois valores possíveis de u . De modo que os pontos (u, v) tomados desta forma, geram o gráfico mostrado em 1.2(a). As eqs (1.17) e (1.18) podem ser solucionadas para condições iniciais u_0 e v_0 , juntamente com os parâmetros de interação b_u e a_v e as taxas de crescimento e mortes a_u e b_v , dadas.

Na figura 1.2, mostramos o comportamento da solução das equações (1.17) e (1.18), para um conjunto de valores de coeficientes e uma dada condição inicial, onde podemos observar a relação periódica entre as duas espécies.

1.6 Outros Modelos

Nas seções anteriores, apresentamos os modelos clássicos de dinâmica de populações. Contudo existem muitas variações destes modelos na literatura, que servem para tratar de situações mais específicas. Esses modelos costumam ser modificações destas equações, assim como da equação de Fisher-Kolmogorov [17, 18], que estuda como uma população se distribui no meio. Também são utilizados para estudos de casos específicos como a predação da lebre pela lince no ártico [19–21], o parasitismo de salmões selvagens por piolhos-do-mar (*Lepeophtheirus salmonis*) [22, 23] devido à piscicultura de salmão em cativeiro, fazendas de salmão, ou até mesmo estudos de epidemiologia [24], entre muitos outros exemplos.

1.6.1 O modelo de Fisher-Kolmogorov

Até agora não consideramos nenhum tipo de distribuição espacial, ou seja, toda a população estava centrada em um ponto, ou foi considerada como uma distribuição totalmente homogênea. Porém, sabemos que vários fatores podem fazer o espaço ser heterogêneo: o clima pode dar direções preferenciais para uma espécie, o habitat pode ser melhor em uma direção do que em outra, seguindo o curso de um rio por exemplo, entre outras possibilidades. Desta forma, um sistema ecológico nunca está centrado em um ponto do espaço, mas está em constante movimento em busca das melhores condições para a vida. Este processo de espalhamento dos indivíduos em busca de sobrevivência poderia ser modelado, dentro de certas aproximações, como um gás em difusão.

Para um gás, este processo segue a lei de Fick, que determina que o fluxo de matéria \vec{J} é proporcional ao gradiente de densidade de material. Guardadas as devidas diferenças, podemos considerar que um sistema biológico também obedece à lei de difusão de Fick. Por analogia, dizemos que o fluxo de material, de animais, de bactérias, \vec{J} é proporcional ao gradiente da densidade de material em determinado ponto

$$\vec{J}(\vec{r}, t) = -D\nabla u(\vec{r}, t). \quad (1.19)$$

Considere uma dada espécie com densidade $u(\vec{r}, t)$ se difundindo em duas dimensões. Vamos supor que estes indivíduos estão confinados em uma superfície S que encerra um volume V . A equação geral de conservação de material biológico pode ser escrita como sendo o fluxo de material que atravessa uma superfície S somado à matéria que é produzida no interior do volume,

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_V u(\vec{r}, t) dv = - \int_S \vec{J}(\vec{r}, t) \cdot d\vec{s} + \int_V f(u, \vec{r}, t) dv. \quad (1.20)$$

A função $f(u, \vec{r}, t)dv$ é chamada de suprimento de matéria e é a quantidade de material biológico por unidade de volume, que pode ser criado ou destruído no volume V devido aos processos de nascimento e morte, por unidade de tempo. Utilizando o teorema da divergência

$$\int_S \vec{J}(\vec{r}, t) \cdot d\vec{s} = \int_V \nabla \cdot \vec{J}(\vec{r}, t) dv, \quad (1.21)$$

podemos escrever

$$\int_V \left(\frac{\partial}{\partial t} u(\vec{r}, t) + \nabla \cdot \vec{J}(\vec{r}, t) - f(u, \vec{r}, t) \right) dv = 0. \quad (1.22)$$

Agora utilizando a eq. (1.19), sabendo que (1.22) é válida para um volume qualquer arbitrário, e considerando que a constante de difusão não tenha dependência espacial, temos

$$\frac{\partial}{\partial t} u(\vec{r}, t) - D \nabla^2 u(\vec{r}, t) - f(u, \vec{r}, t) = 0. \quad (1.23)$$

Os processos de mortes e nascimentos $f(u, \vec{r}, t)$ podem ser definidos por interações de crescimento em um contexto malthusiano

$$f(u, \vec{r}, t) = ru(\vec{r}, t),$$

apenas por interações destrutivas

$$f(u, \vec{r}, t) = -\frac{u^2(\vec{r}, t)}{K},$$

ou em um contexto logístico

$$f(u, \vec{r}, t) = ru(\vec{r}, t) \left(1 - \frac{u(\vec{r}, t)}{K}\right).$$

Utilizando a forma logística para o suprimento de matéria, $f(u, \vec{r}, t)$, encontramos a famosa equação de Fisher-Kolmogorov [5, 9, 17].

$$\frac{\partial}{\partial t}u(\vec{r}, t) = D\nabla^2u(\vec{r}, t) + ru(\vec{r}, t) \left(1 - \frac{u(\vec{r}, t)}{K}\right) \quad (1.24)$$

Nesta formulação, a constante r é a taxa de crescimento e K a capacidade de suporte do sistema tal como no modelo logístico. A equação de Fisher-Kolmogorov é a equação mais simples que descreve um processo de difusão, crescimento e auto-interação de uma espécie. Esta equação é conhecida na física como uma equação de reação-difusão. Fisher sugeriu esta equação como um modelo determinístico para descrever como um gene favorecido se difunde em uma população [17]. De forma independente, Kolmogorov estudou esta equação com foco nos casos em que $f(u, \vec{r}, t)$ tem raízes em $u = 0$ e $u = K$ [18].

1.6.2 O Efeito Maternal

Nesta seção discutimos um efeito que produz populações cíclicas, tal como no modelos de Lotka-Volterra, porém com uma competição intra-específica, que pode ser pensada como um mecanismo de inércia no crescimento de uma população. Este efeito é a passagem de qualidade³ das mães para os filhos. O efeito maternal é conhecido do trabalho de Wellington [25], e tem atraído considerável atenção após os trabalhos de Boonstra & Boag [26] e mais recentemente por Rossiter [27].

Quando as mães possuem uma quantidade abundante de recursos, elas não produzem

³Qualidade refere-se a aspectos fenotípicos da prole, por exemplo, maior reserva de gordura, ou energia.

apenas uma grande quantidade de filhotes mas, sobretudo, filhotes mais fortes. Poderia acontecer que mães mais bem nutridas poderiam produzir uma quantidade maior de filhotes de um tamanho padrão, ou produzir uma mesma quantidade de filhotes mais bem dotados. Nenhuma destas duas opções parece ser o caso. Tanto em plantas como em animais que foram estudados, o padrão parece ser uma estratégia mista. Parte do recurso é investido em quantidade e parte em qualidade. Nota-se, então, que à medida que o investimento em qualidade é feito, temos o efeito maternal.

Cuidados parentais e outros mecanismos comportamentais podem ser facilmente generalizados para o efeito maternal. Contudo, por simplicidade, suporemos que as mães possuem total controle sobre o efeito. Também existe o efeito maternal inverso onde condições adversas afetam negativamente a prole [28].

O modelo formal para o efeito maternal foi proposto por Ginzburg & Tanneyhill [1] e foi primeiramente aplicado a um tipo de *Lepidoptera*, borboleta, porque é um caso simples em que as gerações coincidem com os anos e os dados estão distribuídos em uma escala de tempo por geração. O trabalho seguinte para pequenos mamíferos (ratos silvestres) de Inchausti & Ginzburg [29], foi criticado por Turchin & Hanski [30] que defendem a abordagem mais tradicional predador-presa como causa do efeito cíclico. A seguir, apresento as equações que descrevem o efeito tal como proposto por Ginzburg & Tanneyhill [1,31]

$$N_{t+1} = N_t f(x_t) \tag{1.25}$$

e

$$x_{t+1} = g(x_t, N_{t+1}). \tag{1.26}$$

Nas eq. (1.25) e (1.26) f é uma função monotonicamente crescente de x_t e descreve a taxa de reprodução em função de uma qualidade individual x , e g é uma função crescente

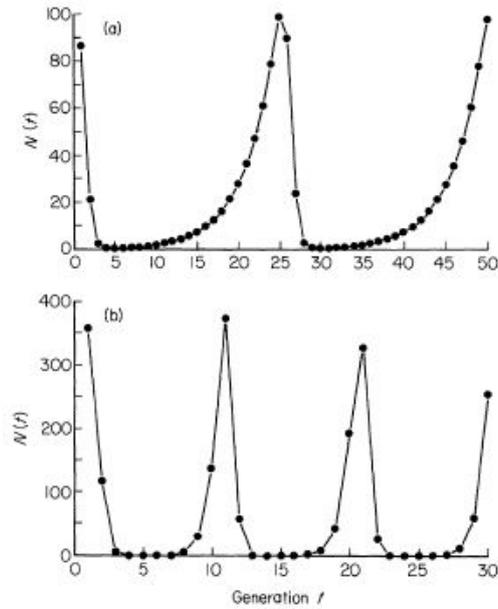


Figura 1.3: Comportamento típico do modelo de efeito maternal mostrado em series temporais: (a) $R = 1,3$ e $M = 10$; (b) $R = 3,0$, $M = 10$. (Fonte: [1])

de x e decrescente de N_{t+1} , considerando o exemplo dado pelo autor, teremos

$$f(x) = R \frac{x}{1+x} \quad (1.27)$$

$$g(x, N) = x \frac{M}{1+N}. \quad (1.28)$$

O parâmetro R representa a taxa máxima de reprodução para uma dada qualidade x , e M é o máximo crescimento médio da qualidade. Veja nas figuras 1.3 e 1.4 o comportamento do efeito maternal.

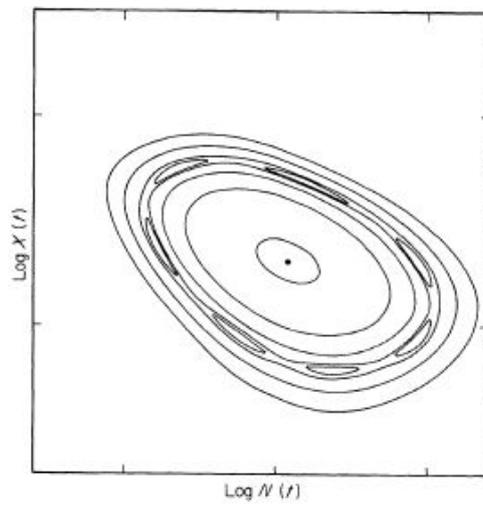


Figura 1.4: Espaço de fase típico do modelo de efeito maternal, mostrado em escala log-log. Cada elipse corresponde a um conjunto único de condições iniciais. Note a formação de “ilhas” para alguns conjuntos de valores iniciais. (Fonte: [1])

Capítulo 2

Relação entre Alometria e Fractalidade: A Teoria de West

2.1 As Taxas Alométricas

Desde a década de 50, o desenvolvimento da ciência da complexidade tem sido cada vez mais importante para a compreensão da dinâmica do crescimento de espécies e demais estruturas biológicas na natureza [13, 14, 32–37]. Podemos citar, por exemplo, o estudo da dinâmica de populações de colônias de bactérias, o crescimento em peso de peixes e mamíferos, a evolução de tumores cancerígenos, o estudo da circulação sanguínea nos organismos etc, nos quais um grande esforço tem sido empenhado para formular leis físicas e matemáticas gerais, na tentativa de aproximar, definitivamente, a Física da Biologia. O estudo do crescimento de tumores, por exemplo, é um tema atual no campo das pesquisas em bionanotecnologia, abrindo um campo promissor na medicina para o tratamento de muitas doenças.

Contudo, só muito recentemente os físicos têm se interessado em analisar, com algum rigor, a complicada, e pouco óbvia, relação matemática entre o crescimento e o metabolismo nos seres vivos, no intuito de predizer alguma importante lei geral. Neste âmbito, é razoável pensar que o nível de complexidade de um organismo esteja diretamente relacionado com o seu tamanho ou, mais precisamente, com a sua massa m . De fato, al-

guns trabalhos [12, 38–41] têm apontado que o tamanho afeta fortemente o metabolismo das estruturas biológicas, desde os organismos microscópicos celulares até o comportamento das populações, consistindo em uma lei universal associada ao estudo da dinâmica do crescimento. De um modo geral, este raciocínio pode ser sistematizado através de uma lei matemática muito simples que estabelece que uma determinada variável biológica Y é dependente da massa de seu corpo m através de uma lei de escala na forma

$$Y = Y_0 m^\alpha \quad (2.1)$$

onde α é um expoente de escala que reflete os vínculos geométricos da estrutura biológica, enquanto Y_0 é uma constante que depende das características do tipo de organismo em estudo. No entanto, a adoção da equação (2.1), tem sido criticada e, em particular, tem-se argumentado que a equação linear

$$Y = am + b \quad (2.2)$$

com a e b constantes, é mais apropriada [42, 43]. Porém, se m e Y estão relacionados entre si em 2.1 e tomando o logaritmo de ambos lados temos

$$\log Y = \alpha \log m + \log Y_0 \quad (2.3)$$

O gráfico $\log Y$ como função de $\log m$ produz uma linha reta com inclinação α , como visto na figura 2.1. O gráfico de Y em função de m produz uma curva a não ser que $\alpha = 1$; se isso ocorre, a relação entre m e Y é chamada de isometria, sendo um caso especial da alometria.

West *et al* [2] mostraram um fascinante e universal aspecto relativo à teoria de escala aplicada ao crescimento dos organismos. Eles observaram que entre todas as possíveis leis de potência que o expoente de escala α pode assumir, há uma lei de similaridade que fixa o valor deste expoente como um múltiplo da fração $1/4$. Um importante exemplo é

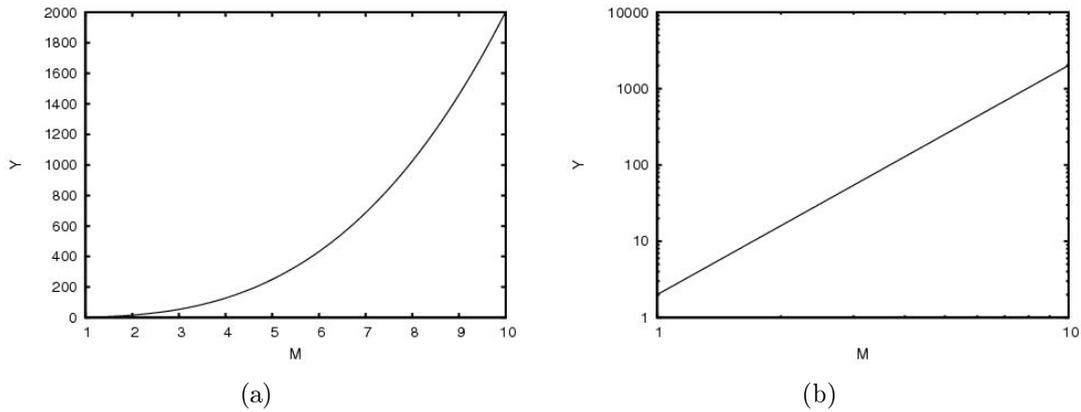


Figura 2.1: Gráfico da função $Y = 2m^3$ na escala decimal, 2.1(a), e na escala log, 2.1(b).

o comportamento da taxa metabólica dos organismos complexos conhecidos (peixes, aves e mamíferos) que parece obedecer uma lei de escala na forma $m^{3/4}$, ao mesmo tempo que outras variáveis biológicas, associadas a diferentes estruturas, como o metabolismo celular, o batimento cardíaco e o crescimento máximo de uma população, teriam lei de escala $m^{-1/4}$. Muitas pesquisas têm mostrado [15,44,45] que o ritmo do batimento cardíaco R nos animais é inversamente proporcional ao comprimento L da rede de circulação sanguínea nesses organismo, que parece também estar relacionado ao expoente de massa $-1/4$ na forma $R \propto L^{-1} \propto m^{-1/4}$. Como L está associado ao tamanho do corpo, temos, como consequência, que quanto menor é o animal mais intenso seria o seu ritmo cardíaco. Cogita-se também que a circulação sanguínea nos organismo complexos, o crescimento embrionário da maioria das espécies e a evolução de determinados microorganismos escalem com $m^{1/4}$.

A despeito das peculiaridades intrínsecas de cada organismo, é interessante notar a presença de uma lei de similaridade que estabelece a organização biológica dos seres vivos e que nos permite descrevê-los através de leis físicas e matemáticas bem definidas.

Segundo West, os organismos vivos mais complexos necessitam de um mecanismo eficiente de transporte de suprimentos, cuja estrutura é formada por um conjunto de redes vasculares que se bifurcam milhares de vezes, diminuindo gradualmente o seu diâmetro, até alcançar e alimentar todas as células do organismo, veja a figura 2.2. Em face da aparente universalidade desse mecanismo de alimentação, os organismos, em geral, ten-

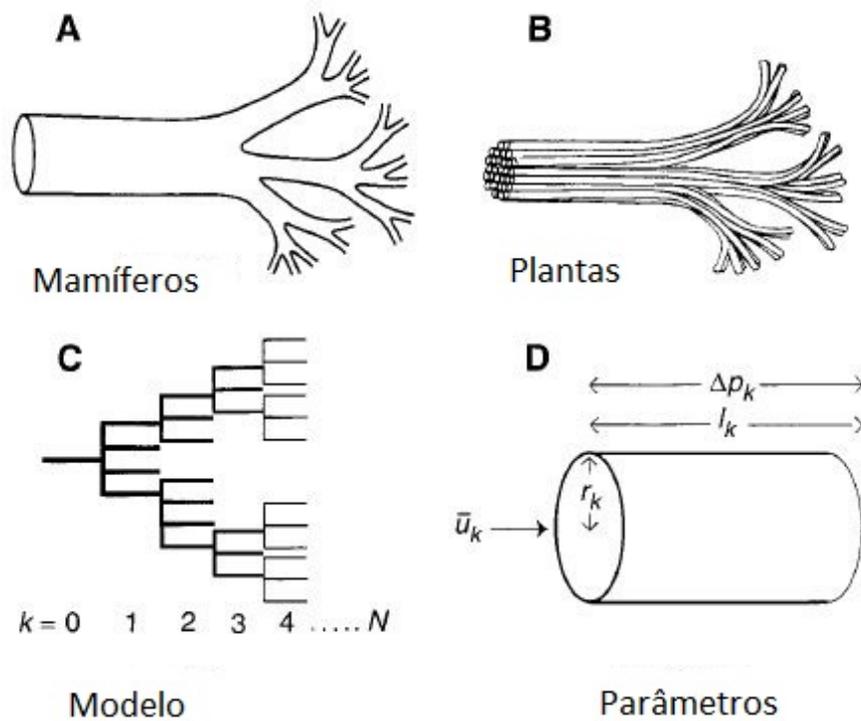


Figura 2.2: Exemplo esquemático da rede de distribuição biológica: **(A)** Sistema circulatório e respiratório de mamíferos composto por tubos ramificados; **(B)** Sistema vascular de plantas **(C)** Representação topológica das redes, onde k especifica a ordem do nível, começando com a aorta ($k = 0$) e terminando com os vasos capilares ($k = n$)(Fonte: [2]).

dem a exibir um princípio de similaridade, nos impelindo a perguntar o que há em comum, por exemplo, entre as ramificações da rede sangüínea dos mamíferos e a estrutura "de árvore" formada pela bifurcação dos brônquios dos pulmões, ou entre o sistema vascular das plantas e os tubos traquéias dos insetos. Em todos estes casos é possível estabelecer três fatores de unificação:

1. A rede de suprimento de um organismo se distribui em todo o volume do corpo através de uma estrutura fractal [46, 47], formando um padrão específico.
2. As ramificações finais que formam a rede capilar do sistema de transporte circulatório têm tamanho invariante, pois o tamanho mínimo dos vasos capilares são definidos pelo tamanho da hemoglobina (ou outra estrutura sangüínea similar).
3. Finalmente, a energia gasta para distribuir o alimento pelo corpo deve ser mínima para todo processo¹.

Note que o último requerimento é essencial pois consiste em estabelecer um transporte hidrodinâmico total com uma resistência mínima, ou seja, com a menor perda de energia possível no processo. De fato, se durante o transporte, o organismo gastasse muita energia, o processo de alimentação (que é o suprimento da energia do corpo) não seria efetivo, e os organismos mais complexos não poderiam existir. Se pararmos para refletir, existem leis físicas reais que garantem a existência dos organismos, isto é, os organismos exibem leis de escala que relacionam as variáveis biológicas à estrutura geométrica do corpo, obedecendo os três princípios de unificação citados acima.

É bem conhecido que entre os organismos que apresentam transporte de nutrientes através de uma rede vascular (ou fractal), o tamanho dos tubos decresce regularmente até os menores tubos capilares, cujo diâmetro mínimo das ramificações finais é determinado pelo tamanho das hemácias, sendo isso uma característica universal para os organismos em geral. Estas redes de transporte apresentam tubos com propriedades que variam em

¹Este último não é importante para animais de pequeno porte, tais como os animais inferiores, insetos, pois neles o transporte de nutrientes é feito basicamente por difusão não sendo necessário um mecanismo de transporte de nutrientes específico.

rigidez e elasticidade, além de também transportarem fluidos com características diferenciadas (de líquidos a gases) como, por exemplo, os transportes de ar e sangue nos sistemas respiratório e circulatório sanguíneo, respectivamente, que utilizam uma estrutura vascular similar a uma árvore fractal. Nesta classe também encontramos a difusão de ar nas traquéias dos insetos e o transporte osmótico no sistema vascular das plantas. Apesar das diferenças entre esses organismos, pode-se indagar todas essas redes de alimentação respeitam uma lei de escala similar, dada por um múltiplo da fração $1/4$, ou simplesmente o expoente de escala $\alpha = n/4$, para a dinâmica do crescimento da maioria das estruturas biológicas. Assim, podemos verificar que a expressão

$$B = B_0 m^{3/4}, \quad (2.4)$$

representa a taxa metabólica basal, que é a energia necessária para se manter um animal vivo.

2.1.1 Equação de Crescimento

Quando estamos tratando do crescimento em massa dos organismos e fatores metabólicos associados, as equações mais difundidas na literatura são dadas por:

von Bertalanffy

$$\frac{dm}{dt} = am^{2/3} - bm \quad (2.5)$$

Gompertz

$$\frac{dm}{dt} = am(\ln m) \quad (2.6)$$

Logística

$$\frac{dm}{dt} = am - bm^2 \quad (2.7)$$

onde a e b são constantes positivas e são características do animal em estudo. Das três equações, apenas a equação (2.5) tem uma base fisiológica, Von Bertalanffy [48] supôs que

o catabolismo, destruição de tecido, procede a uma taxa proporcional ao peso corporal, m , onde a taxa de anabolismo, produção de tecido, é tido como proporcional a área, $m^{2/3}$. As outras duas equação possuem base empírica, sem uma real explicação de seus termos, sendo usadas por terem um comportamento semelhante ao encontrado experimentalmente.

Uma outra abordagem para equação de crescimento foi proposta por West e seu grupo [49]. Eles definem que o metabolismo total do animal deve servir para mantê-lo vivo bem como para produzir novas células, que servirão tanto para o crescimento do animal como para repor as células antigas, onde por simplicidade é desconsiderado o fenômeno de reposição de células mortas, ou seja,

$$B = N_c B_c + E_c \frac{dN_c}{dt}, \quad (2.8)$$

onde N_c é o número total de células, B_c é o metabolismo individual de cada célula e E_c é a energia para se criar uma nova célula. Assim possíveis diferenças no metabolismo das células nos diferentes tipos de tecidos que existem dentro dos organismos serão desconsiderados. O primeiro termo, $N_c B_c$, é a energia necessária para manter o animal em todas as suas atividades e o segundo termo $E_c \frac{dN_c}{dt}$ é a energia usada para gerar novas células. Assim, escrevemos a massa total do animal como sendo $m = m_c N_c$, onde m_c é a massa de uma célula unitária, substituindo e isolando, temos

$$\frac{dm}{dt} = \left(\frac{m_c}{E_c}\right) B - \left(\frac{B_c}{E_c}\right) m. \quad (2.9)$$

Agora usando a eq (2.4) obtemos

$$\frac{dm(t)}{dt} = am(t)^{3/4} - bm(t) \quad (2.10)$$

onde chamamos $a = B_0 m_c / E_c$ e $b = B_c / E_c$. Da teoria de equações diferenciais [50], observamos que esta equação é solúvel pelo método geral de Bernoulli, ou seja, é possível

realizar a seguinte mudança de variável

$$S(t) = m(t)^{1/4}, \quad (2.11)$$

então a equação (2.10) torna-se linear,

$$\frac{dS(t)}{dt} = -\frac{1}{4}bS(t) + \frac{1}{4}a, \quad (2.12)$$

e sua solução pode ser obtida facilmente,

$$S(t) = \frac{a}{b} + \gamma e^{-bt/4}. \quad (2.13)$$

Sendo que a solução geral em termos de $m(t)$ é escrita como

$$m(t) = \left(\frac{a}{b}\right)^4 \left(1 + \frac{\gamma b}{a} e^{-(b/4)t}\right)^4 \quad (2.14)$$

Para a solução geral encontrado podemos incluir as condições de contorno supondo que em $t = 0$ a massa inicial $m(0)$, é muito pequena e pode ser desprezada, ou seja, $m(0) \approx 0$.

Com isto, temos que $\gamma = -a/b$ e a equação anterior pode ser escrita como

$$m(t) = \mathcal{M} \left(1 - e^{-t/\tau}\right)^4, \quad (2.15)$$

onde $\mathcal{M} = (a/b)^4$ e $\tau = 4/b$. Tomando o limite $\lim_{t \rightarrow \infty} m(t)$ vemos que para um tempo muito grande a massa tende para \mathcal{M} sendo assim a maior massa que o animal pode atingir e τ fica definido como sendo o tempo médio de crescimento do animal, tal como na teoria de probabilidade [51]. Vemos o comportamento de (2.15) na figura 2.3.

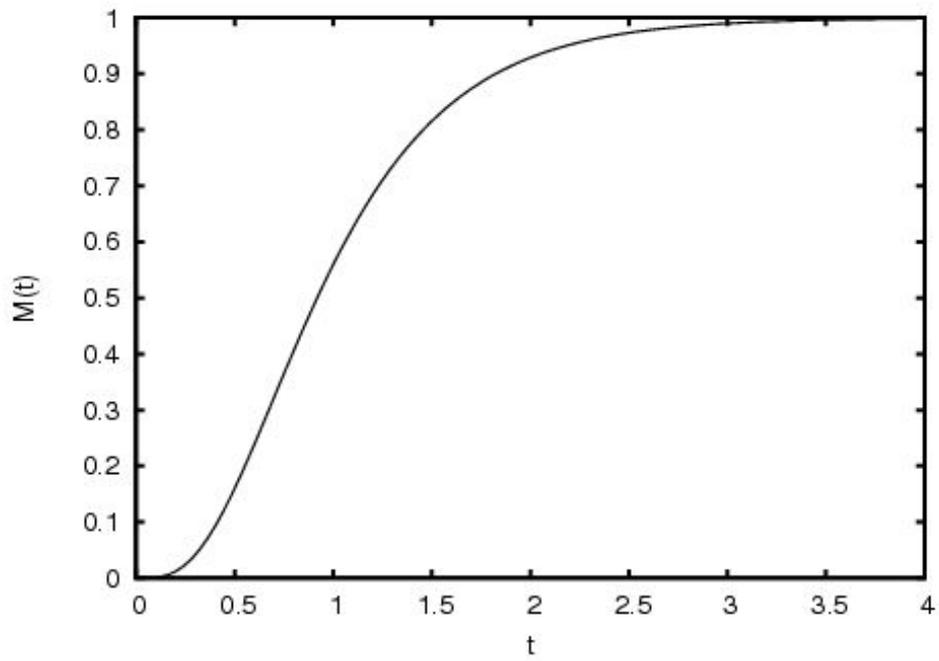


Figura 2.3: Crescimento da massa em função do tempo para $\tau = 0,5$ e $\mathcal{M} = 1$, logo $a = b = 8$.

Capítulo 3

A Relação entre Dinâmica de População e Taxas Alométricas

Neste trabalho, procuramos reunir em um arcabouço teórico os conceitos de dinâmica de população e as lei de escala metabólica, com o objetivo de obter um modelo de dinâmica de população que leva em consideração o tamanho de determinada espécie associando as suas necessidades nutricionais, bem como as possíveis relações com o meio ambiente em que vivem. Para iniciar este estudo, vamos partir da equação (2.15), a partir da qual podemos reescrever a massa, m_i , para cada animal da população como

$$m_i(t) = \mathcal{M}_i (1 - e^{-t/\tau_i})^4. \quad (3.1)$$

Aqui, ressaltamos que \mathcal{M}_i é a maior massa que o animal pode alcançar e τ_i é o tempo médio de crescimento do animal i da população. Assim, como estamos trabalhando com animais da mesma espécie, podemos supor que o parâmetro τ é constante, e assim, somar a massa de um conjunto ou parte da população com mesma característica, ou coorte¹, neste caso consideramos a idade como fator comum. Então somando a massa de todos os

¹grupo de indivíduos que compartilham alguma característica comum, por exemplo, peixes nascidos no verão de 2008 no rio Amazonas.

indivíduos i encontramos a massa total, $M(t) = \sum_i m_i(t)$, como sendo

$$M(t) = M_0 (1 - e^{-t/\tau})^4, \quad (3.2)$$

onde $M_0 = \sum_i \mathcal{M}_i$, aqui \mathcal{M}_i pode ser uma distribuição de probabilidade qualquer das massas máximas de cada animal da população, tais como:

Chi-quadrado (figura 3.1)

$$f(x; k) = \frac{1}{2^{k/2}\Gamma(k/2)} x^{k/2-1} e^{-x/2} \text{ para } x \geq 0, \quad (3.3)$$

Weibull (figura 3.2)

$$f(x; \lambda, k) = \frac{k}{\lambda} \left(\frac{x}{\lambda}\right)^{k-1} e^{-(x/\lambda)^k} \text{ para } x \geq 0, \quad (3.4)$$

Uniforme (figura 3.3)

$$f(x) = \begin{cases} \frac{1}{b-a} & \text{para } a \leq x \leq b \\ 0 & \text{para } x < a \text{ ou } x > b \end{cases}, \quad (3.5)$$

Normal (figura 3.4)

$$f(x; \sigma, \mu) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} e^{-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}}, \quad (3.6)$$

entre outras possíveis distribuições da teoria de probabilidades [51], porém, neste trabalho não chegamos a conseguir usar estas distribuições, deixando para trabalhos futuros.

Desta forma, podemos usar as equações (3.2) e (2.4), para definir a variável associada ao metabolismo total deste coorte, como sendo

$$B(t) = B_0 M(t)^{3/4} = B_0 M_0^{3/4} (1 - e^{-t/\tau})^3. \quad (3.7)$$

Contudo, os modelos anteriores não preveem a possibilidade de uma taxa de mortalidade de uma população específica, apenas a possibilidade de saturação da comunidade. Assim

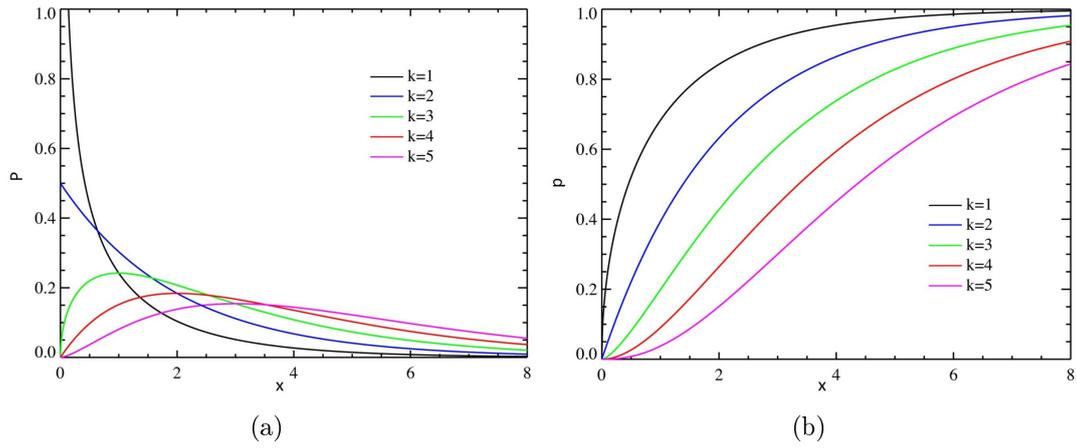


Figura 3.1: A função densidade de probabilidade da distribuição χ^2 e sua função distribuição acumulada.

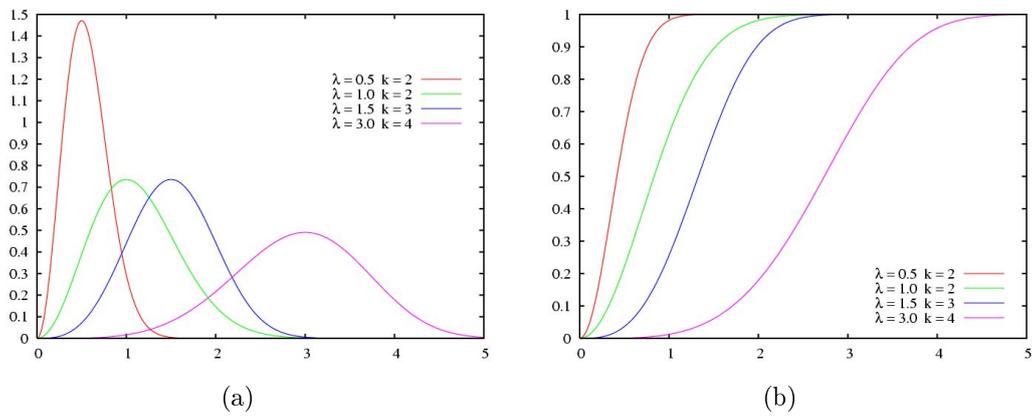


Figura 3.2: A função densidade de probabilidade da distribuição Weibull e sua função distribuição acumulada.

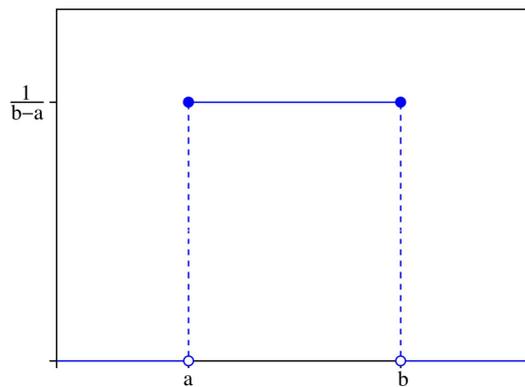


Figura 3.3: A função densidade de probabilidade da distribuição Uniforme.

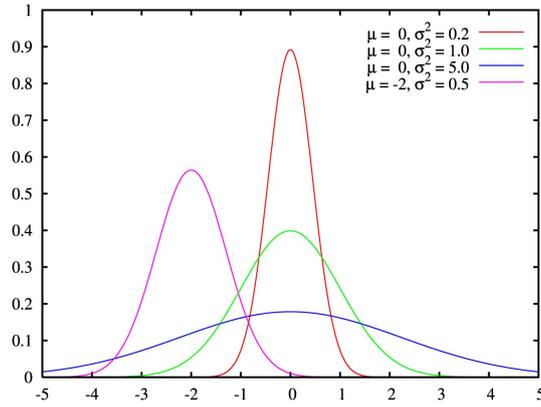


Figura 3.4: A função densidade de probabilidade da distribuição Normal (Gaussiana).

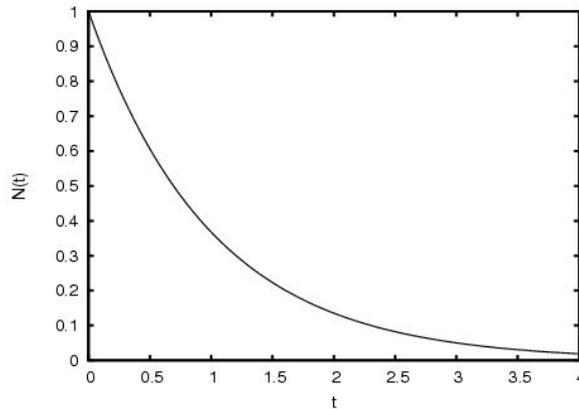


Figura 3.5: Frações de sobreviventes no coorte em função do tempo para $\gamma = 1, 0$.

sendo, partindo da eq. (1.4), podemos tomar a taxa de natalidade igual a zero e a de mortalidade igual a uma constante, pois queremos estudar como o metabolismo da comunidade evolui no tempo, sem que ocorra entrada de animais na comunidade, ou seja, queremos estudar o consumo total em função do tempo para os animais nascidos em um dado instante de tempo, tal que

$$N(t) = N_0 e^{-t/\gamma}, \quad (3.8)$$

onde n_0 é o tamanho inicial do coorte e γ é o tempo médio de vida da espécie [51]. Note que se usarmos a equação do metabolismo total, (3.7), com a equação do número de indivíduos em função do tempo, (3.8), obtemos o que chamamos de consumo total da

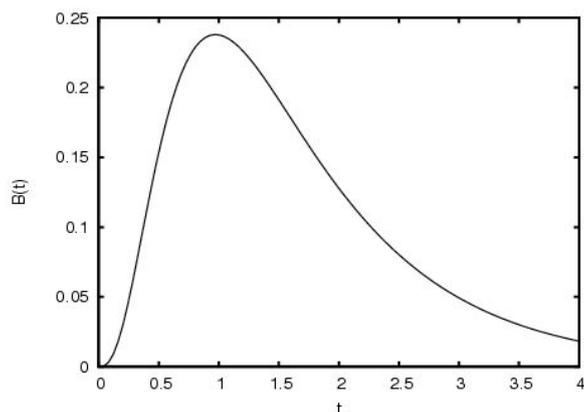


Figura 3.6: Metabolismo total no coorte em função do tempo para $\gamma = 1,0$ e $\tau = 0,5$.

comunidade, $K(t)$, ou seja,

$$K(t) = B(t)N(t) = N_0 B_0 M_0^{3/4} (1 - e^{-t/\tau})^3 e^{-t/\gamma} \quad (3.9)$$

Deste modo a evolução de $K(t)$ combina um fator crescente que é o aumento de massa versus um fator decrescente que é a mortalidade dos animais. O máximo de $K(t)$ é obtido para um t_{\max} , tal que

$$t_{\max} = \tau \ln \left(\frac{3\gamma + \tau}{\tau} \right). \quad (3.10)$$

A partir dessas considerações, vamos aplicar o modelo acima descrito para o caso específico da reprodução de uma população de Salmão, que apresenta características ideais para a modelagem das variáveis metabólicas e dinâmicas em questão.

3.1 O Modelo do Salmão

Buscaremos agora aplicar o modelo descrito na última seção para a dinâmica de uma população de salmão, que apresenta um comportamento bastante simples e compreensível e de fácil tratamento analítico. O modelo do Salmão é simples porque a sua dinâmica não exhibe cruzamentos entre as gerações, facilitando nossa análise sobre a eficácia (ou não) do modelo descrito anteriormente. Neste caso, vamos considerar o seguinte algoritmo.

1. A época de reprodução ocorre uma vez por ano, sempre na mesma temporada;;
2. Todos os indivíduos que se reproduzem morrem ao final do processo;
3. O número de filhotes que nascem é proporcional ao número de animais que se reproduziram;
4. O salmão se reproduz após completar 4 anos;
5. Deve haver um equilíbrio entre as gerações, de forma que uma não se prevaleça em relação a outra.

Nas seções seguintes trabalhamos com este algoritmo descrevendo-o em detalhes.

3.1.1 Modelo Estático

Como um primeiro exemplo sugerimos a utilização do modelo mais simples possível, ou seja, começamos com um modelo estático, pois esperamos que a comunidade de animais (neste caso peixes) continue a existir após várias gerações, como ocorre na natureza. Portanto, do item 3.1.3, temos que o número de animais que nascem é

$$N'_0 = R_0 N_r, \quad (3.11)$$

onde R_0 é um fator de reprodução, neste caso uma constante, e N_r o número de animais que chegam à idade reprodutiva e se reproduziram, como visto em (3.8),

$$N_r = N_0 e^{-t_r/\gamma} \quad (3.12)$$

com t_r sendo o tempo de reprodução, 4 anos para o salmão, e γ o tempo médio de vida dos animais como definido no início deste capítulo. Usando agora o fato que $N'_0 = N_0$ para construirmos a situação estática, temos

$$N'_0 = R_0 N_r = (R_0 e^{-t_r/\gamma}) N_0 \quad (3.13)$$

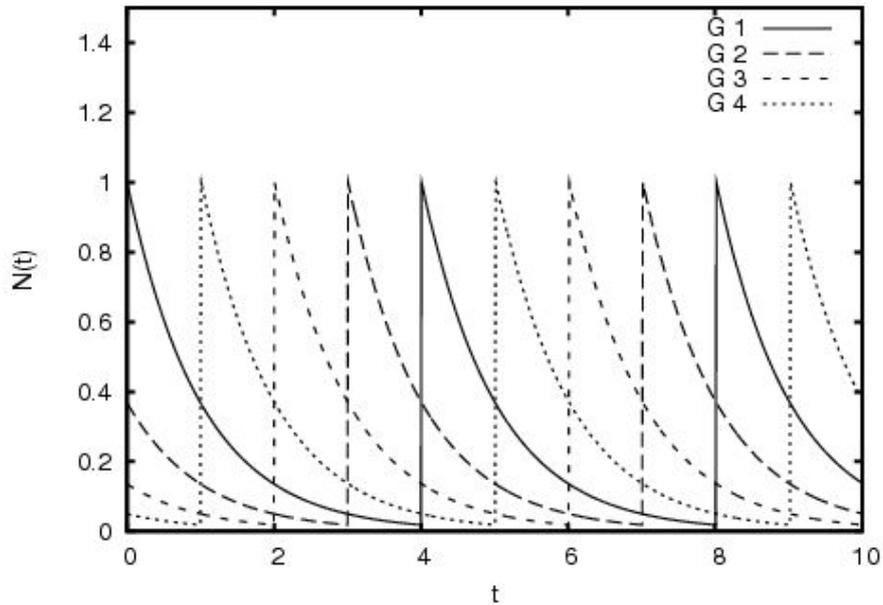


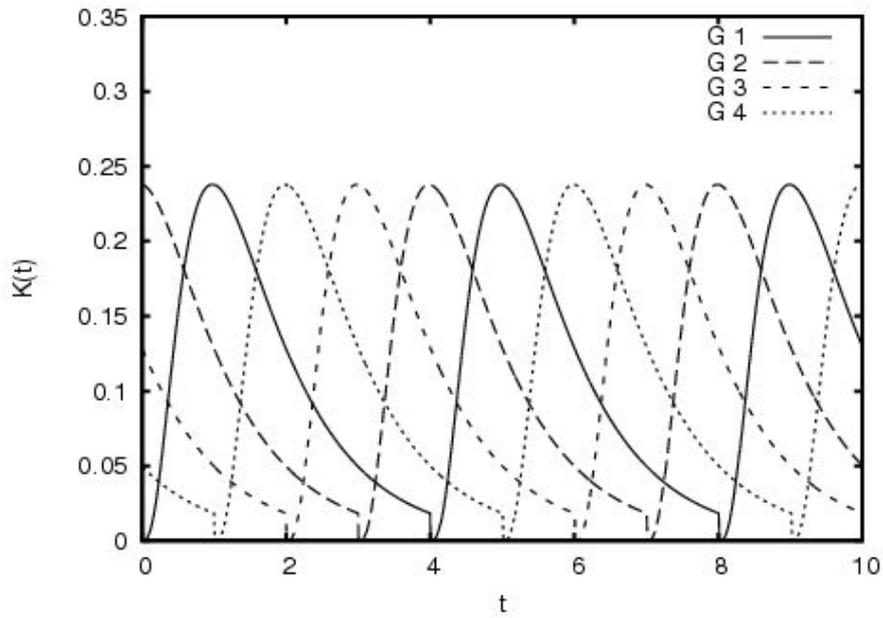
Figura 3.7: Fração de indivíduos sobreviventes separados por geração em função do tempo, com $\tau = 0,5$, $\gamma = 1,0$ e $t_r = 4$.

logo devemos fazer $R_0 e^{-t_r/\gamma} = 1$, ou seja, $R_0 = e^{t_r/\gamma}$.

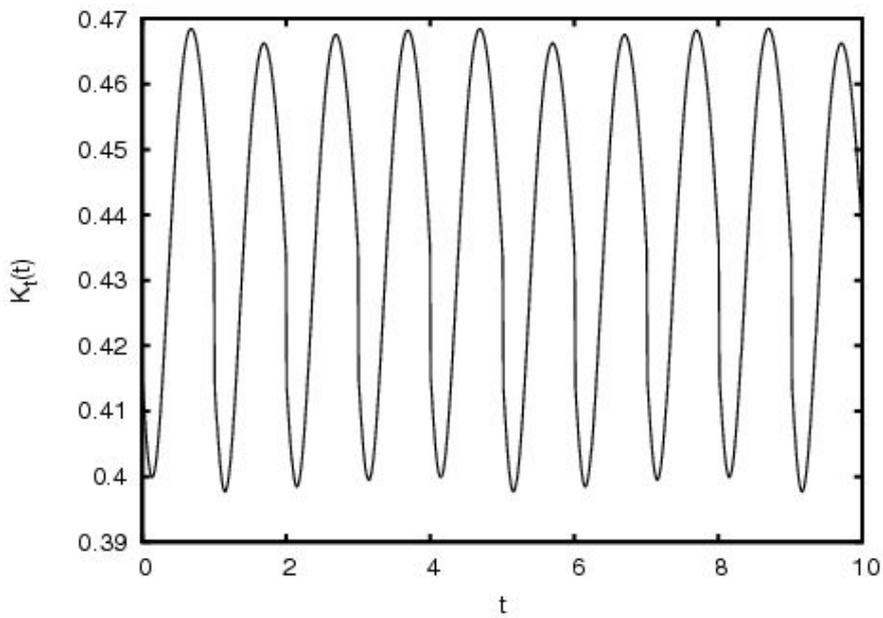
Na figura 3.7 mostramos o comportamento do sistema para um total de 4 gerações seguidas por suas proles, onde a reprodução é mostrada de forma instantânea, ou seja, ocorre reprodução, nascimentos da nova prole e morte dos pais no mesmo instante, e no conjunto de figuras 3.8 usamos a eq. (3.9) para mostrar o metabolismo de cada geração independentemente (figura de cima) e do metabolismo total, ou seja, a soma das 4 gerações em todos os instantes de tempo (figura de baixo). Porém, como dissemos, este modelo é muito simples, uma espécie de campo médio, e não considera a interação da população com o meio e as flutuações na reprodução. Nosso objetivo na próxima seção é preencher esta lacuna no modelo.

3.1.2 O Modelo Dinâmico

Pretendemos agora modificar o modelo anterior a fim de possibilitarmos que a população varie em função da quantidade de comida disponível no ambiente, ou gasta pela população de forma a manter o uso de recursos dentro de um determinado limite. Vemos,



(a)



(b)

Figura 3.8: Demanda em função do tempo, com $\tau = 0,5$, $\gamma = 1,0$ e $t_r = 4$ em 3.8(a) para cada geração separadamente. e em 3.8(b) demanda total das 4 gerações. Observe que a existência de várias gerações estabiliza a demanda.

da equação (3.11), que para que isto ocorra devemos modificar o parâmetro R , tornando-o uma função da quantidade média de nutrientes utilizada durante a vida do animal em reprodução, que podemos definir como sendo a integral da taxa metabólica no tempo dividida pelo tempo decorrido, ou seja,

$$\bar{K} = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} K_T(t) dt, \quad (3.14)$$

onde K_T é a soma da taxa metabólica individual de cada geração, tal como visto na figura 3.8(b), t_0 é o tempo inicial de nascimento da prole e definimos como T o tempo de vida até a reprodução (4 anos). Assim podemos usar a eq. (3.14) para gerar uma função que controle a quantidade de animais para cada nova geração em função da variável \bar{K} , ou seja,

$$N_0(t_0) = N'_0 = R_0 N_r R(\bar{K}). \quad (3.15)$$

Aqui $N_0(t_0)$ é uma função que no período da reprodução te dá o valor da reprodução levando em consideração vários fatores. No nosso caso vamos incluir em $R(\bar{K})$ apenas os efeitos de demanda metabólica no período de tempo T , ou seja, se as condições ao nascimento estão favoráveis. Uma análise mais detalhada mostraria o efeito desse processo histórico, mostrando uma taxa de mortalidade inicial maior ou menor dependendo do consumo médio \bar{K} . Entretanto, estamos colocando este efeito na reprodução evitando carregar o modelo demasiadamente.

A função $R(\bar{K})$ deve ser monotonicamente decrescente e deve depender de um parâmetro K_0 , que é a taxa metabólica média que o sistema, ambiente, pode suprir sem se deteriorar. Em termos sociais um sistema auto-sustentável. As eqs (3.14) e (3.15) mostram que a dinâmica de crescimento tem memória levando em conta não apenas o tempo presente, mas a história da população e do meio ambiente.

A função $R(\bar{K})$ “corrige” a dinâmica possibilitando que o sistema oscile em torno de um equilíbrio que agora é dinâmico. Como exemplo mais simples temos a função linear

$$R(\bar{K}) = 1 - \epsilon, \quad (3.16)$$

onde o parâmetro ϵ é definido como,

$$\epsilon = \frac{\bar{K} - K_0}{K_0}, \quad (3.17)$$

Porém esta função é apenas uma aproximação de primeira ordem, sendo boa para pequenas variações de \bar{K} em torno de K_0 . Podemos redefinir $R(\bar{K})$ como $R(\epsilon)$ e procurar por funções do tipo

$$R(\bar{K}) = 1 - g(\epsilon) \quad (3.18)$$

onde $g(\epsilon)$ é uma função de controle ou retro alimentação negativa (feedback) [52]. Postulamos que a função $g(\epsilon)$ deve satisfazer as seguintes propriedades:

1. é crescente;
2. é linear para pequenos valores de ϵ ;
3. é limitada nos extremos, ou seja,

$$-c < \lim_{\epsilon \rightarrow \pm\infty} g(\epsilon) < 1$$

com $c > 0$.

Desta forma, podemos propor funções de controle com comportamento do tipo $\tanh(\epsilon)$ ou $\arctan(\epsilon)$, que apresentam as características desejadas, i.e.,

$$g(\epsilon) = \begin{cases} \tanh(\epsilon) \\ \frac{2}{\pi} \arctan(\epsilon). \end{cases}$$

Plotamos os comportamentos deste conjunto de equações na figura 3.9. Assim, podemos analisar o comportamento do sistema para cada uma destas equações. Tomaremos então uma população em equilíbrio estático e a perturbaremos acrescentando ou diminuindo a população para verificarmos como o sistema volta ao equilíbrio mantendo a capacidade de suporte constante. No primeiro caso reduzimos o tamanho da população de $N_0 = 1$

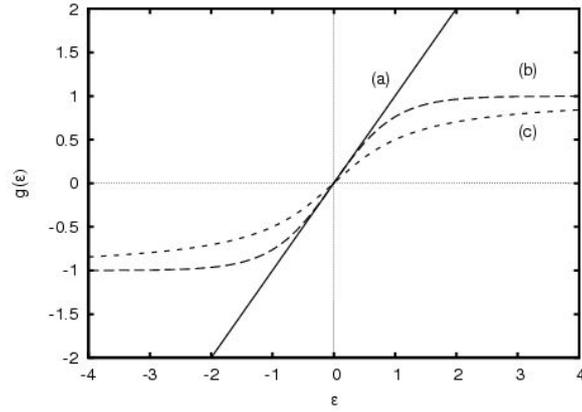
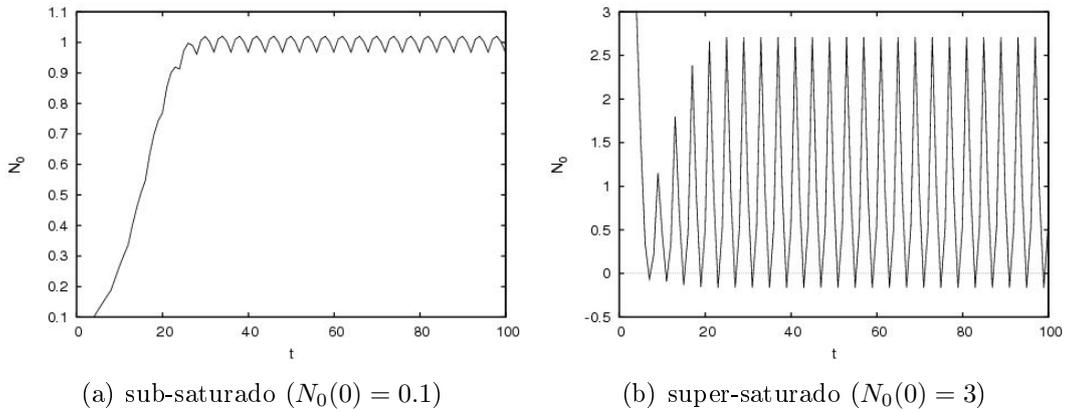


Figura 3.9: Função de controle, $g(\epsilon)$. (a) Linear; (b) $\tanh(\epsilon)$; (c) $\arctan(\epsilon)$.



(a) sub-saturado ($N_0(0) = 0.1$)

(b) super-saturado ($N_0(0) = 3$)

Figura 3.10: Mostramos a evolução da população inicial N_0 em função de t_0 , ano de nascimento, para função de controle Linear, $g(\epsilon) = \epsilon$. Aqui t_0 assume valores discretos, inteiros; contudo, mostramos uma linha contínua como uma forma de auxílio visual.

para $N_0 = 0,1$, sub-saturado, e no segundo aumentamos a população até $N_0 = 1$ para $N_0 = 3$, super-saturado, fazemos isso para as três funções de controle mostradas em 3.9 o resultado pode ser visualizado no conjunto de figuras 3.10, 3.11 e 3.12, onde mostramos o número de indivíduo que nasceram em função do ano de nascimento, t_0 .

Para todos os três sistemas vemos que quando o N_0 é reduzido, sub-saturado, obtemos resultados semelhantes, então qualquer uma das três escolhas de função é razoável, ou seja, desde que o sistema não esteja saturado o retorno à população média se faz sem muita distinção, sendo que a diferença consiste no tempo gasto para se voltar ao equilíbrio, nos dois primeiros casos cerca de 20 anos e no último 40 anos. Porém, quando fazemos o inverso, ou seja, aumentamos o tamanho da população, os sistemas se comportam

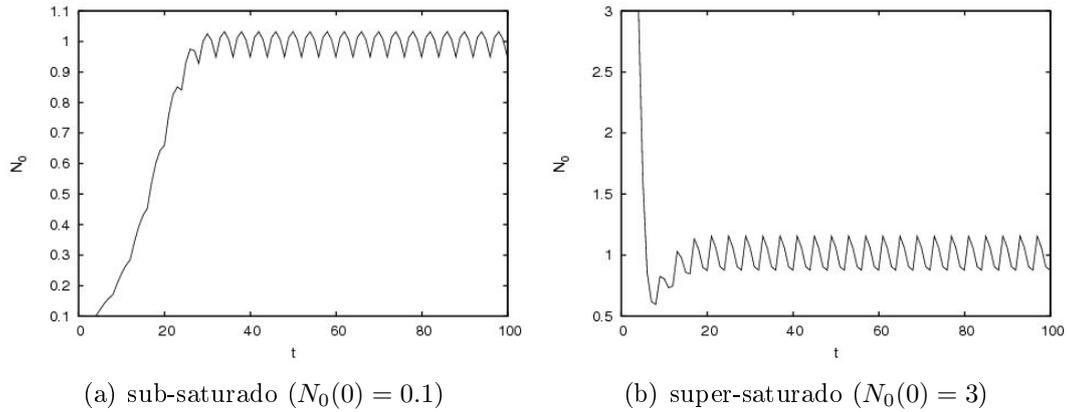


Figura 3.11: Mostramos a evolução da população inicial N_0 em função de t_0 , ano de nascimento, para função de controle Tangente hiperbólica, $g(\epsilon) = \tanh(\epsilon)$. Aqui t_0 assume valores discretos, inteiros; contudo, mostramos uma linha contínua como uma forma de auxílio visual.

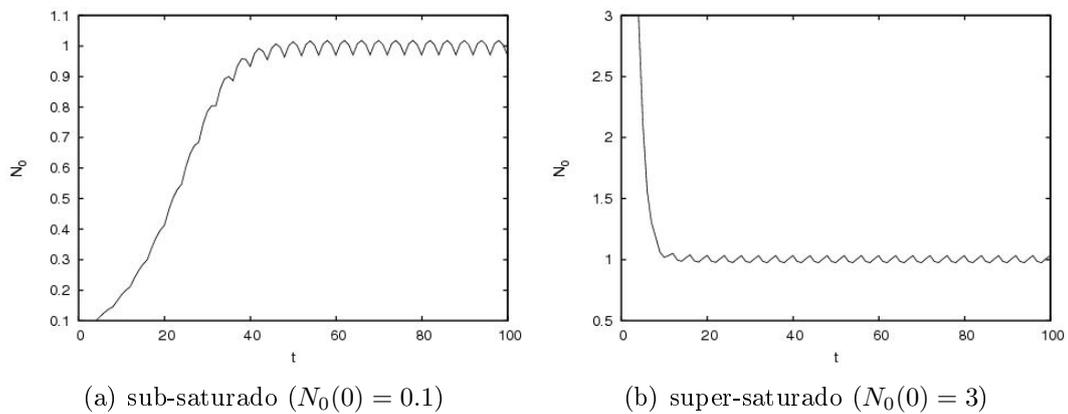


Figura 3.12: Mostramos a evolução da população inicial N_0 em função de t_0 , ano de nascimento, para função de controle Arco tangente, $g(\epsilon) = \arctan(\epsilon)$. Aqui t_0 assume valores discretos, inteiros; contudo, mostramos uma linha contínua como uma forma de auxílio visual.

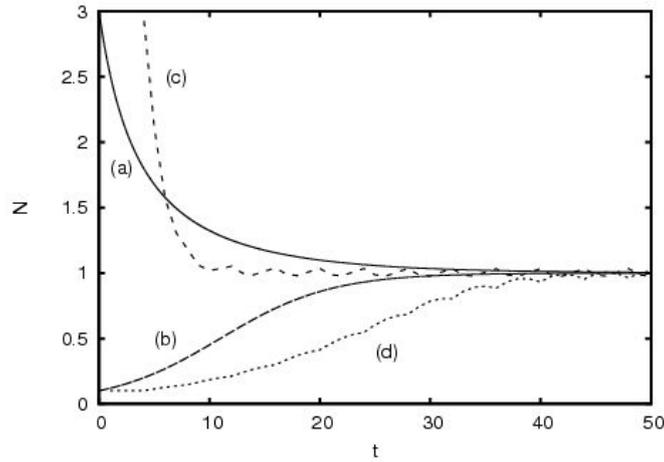


Figura 3.13: Comparação do modelo do Salmão Dinâmico com o modelo logístico de Verhulst, onde (a) e (b) logístico; (c) e (d) modelo do salmão.

diferente. A função linear apresenta grande oscilação e número de animais negativos, o que é física e biologicamente inconsistente. A $\tanh(\epsilon)$ apresenta uma pequena oscilação, tal como a $\arctan(\epsilon)$ mas esta última apresenta uma oscilação bem menor quando comparada com as duas anteriores.

Para verificarmos a validade do nosso modelo fazemos a comparação dele com o modelo Logístico de Verhulst que pode ser visto na figura 3.13, onde usamos \arctan como função de procriação, notamos que o comportamento de ambos os modelos são muito parecidos, portanto, o nosso modelo não só reproduz o Logístico como o incrementa trazendo mais informações, tais como o consumo médio de alimentos necessário para manter a comunidade em cada época do ano, possibilitando se decidir qual é a melhor estação para que se ocorra a reprodução,

Em resumo a função $g(\epsilon)$ é fundamental para descrição da dinâmica de reprodução, particularmente para o tratamento de sistemas degradados quando a espécie está demandando mais do ambiente de que ele pode fornecer. Infelizmente, no momento não possuímos um mecanismo de determinar analiticamente a função $g(\epsilon)$, sendo que ela poderia, talvez, ser obtida experimentalmente.

Capítulo 4

Conclusão

Nesta dissertação, apresentamos um modelo de dinâmica de população que inclui também a evolução de parâmetros metabólicos, tais como o crescimento e a massa dos organismos. Para isto, partimos de uma revisão geral sobre os modelos clássicos de dinâmica de população importantes na Física e demais Ciências e que servem como base para a realização deste trabalho. Observamos que nenhum desses modelos clássicos relatados apresenta a preocupação em se tratar o problema específico de vincular os aspectos relativos ao metabolismo de cada indivíduo da população com a sua evolução espaço-temporal, ou seja, com a sua dinâmica de população. De uma maneira simples, a intenção desta dissertação foi justamente apresentar esses elementos, discuti-los e aplicá-los no caso específico da população de Salmão.

Por outro lado, também discutimos como as leis de escala baseadas na teoria de fractais estão associadas ao conceito das taxas metabólicas dos organismos, partindo das leis de escala metabólicas de West. Levando isto em consideração, deduzimos uma equação para o crescimento dos organismos, que foi em seguida utilizada para descrever o comportamento da taxa metabólica do animal em função de sua idade.

Desta forma, construímos um modelo geral em que os conceitos de dinâmica de população e a taxa metabólica de uma população se relacionam. Finalmente, para mostrar a eficiência desse modelo aplicamos as expressões obtidas para o caso de uma população fictícia de salmões que se reproduz conforme um determinado algoritmo. Ainda ressaltamos

que houve a necessidade de se criar um conceito novo associado à taxa metabólica total de uma população, que serviu para regular a reprodução da espécie, e que se mostrou bastante eficaz no cálculo da massa deste modelo. Ao final da dissertação, obtivemos um modelo que apresenta um comportamento muito similar ao modelo Logístico de Verhulst.

A diferença fundamental do nosso modelo é que estabelecemos a taxa metabólica como ponto de partida, isto é, estamos trabalhando com a física do problema relacionando o desenvolvimento metabólico do indivíduo da população com a dinâmica de um conjunto desses indivíduos em um sistema onde a restrição de nutrientes e outros fatores ecológicos podem ser ainda considerados. Elaboramos e inserimos aspectos como a quantidade de energia em termos da massa que a população precisa consumir para manter-se, que são agora os parâmetros físicos das equações dinâmicas, ampliando o poder de análise do modelo para possíveis questões em biologia e ecologia. Devemos ainda destacar que as equações obtidas nesta dissertação permitem também relacionar o indivíduo em uma população, segundo a sua idade em termos da massa adquirida, e compará-lo com os membros dessa mesma população. Esta característica é crucial para a previsão do comportamento de sistemas ambientais sub-saturados (ou super-saturado), como por exemplo, os fatores que influenciam a massa dos peixes na pesca predatória.

Como perspectivas de estudos futuros temos a intenção de ampliar o modelo de forma a aplicá-lo em situações onde as interações de duas ou mais espécies são relevantes, tais como: no estudo específico onde ocorre competição de espécies, predação, entre outros. Pretendemos, ainda, estudar os possíveis efeitos climáticos no nosso modelo em questão, simulando a variação na quantidade de comida disponível. Outra extensão interessante desse modelo seria a simulação incluindo a retirada seletiva de indivíduos da comunidade, tal como ocorre com peixes, onde a seleção é feita somente em função do tamanho do animal sem se considerar a idade, o que pode ocasionar uma modificação do tamanho médio da comunidade. Finalmente, podemos ainda destacar que este modelo ainda pode ser adaptado para simular espécies que se reproduzem sem o extermínio de uma geração (lembrando que no caso do Salmão consideramos o extermínio), tal como o Surubim

(*Pseudoplatystoma corruscans*) [53].

Referências Bibliográficas

- [1] GINZBURG, L. R.; TANNEYHILL, D. E. Population cycles of forest lepidoptera: a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, v. 63, p. 79–92, 1994.
- [2] WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *SCIENCE*, v. 276, n. 5309, p. 122–126, APR 4 1997.
- [3] SOLOMON, M. E. *Dinâmica de populações*. 1980.
- [4] BERGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. *Ecology*. 2006.
- [5] MURRAY, J. D. *Mathematical biology i: An introduction*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2002.
- [6] BRINTTON, N. F. *Essential mathematical biology*. 2002.
- [7] ODUM, E. P. *Systems ecology: An introduction*. Jon wiley and sons, New York, 1983.
- [8] LOTKA, A. J. Undamped oscillations derived from the law of mass action. *j. Am. Chem. Soc.*, v. 42, p. 1595–1599, 1920.
- [9] VOLTERRA, V. *Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together*. zoological sciences. McGraw-Hill book Co, 1931. p. 417.
- [10] HOPPELER, H.; WEIBEL, E. R. Editorial - scaling functions to body size: theories and facts. *J. Exp Biol.*, v. 208, p. 1573–1574, 2005.

- [11] KLEIBER, M. Body size and metabolism. *Hilgardia*, v. 6, p. 315–353, 1932.
- [12] KLEIBER, M. *The fire of life: An introduction to animal energetics*. Malabar: Krieger Publishing Company, 1975.
- [13] CALDER III., W. A. *Size, function, and life history*. mineola: Dover Publication, 1996.
- [14] HEMMINGSEN, A. M. *Rep. Steno Men. Hosp.*, v. 4, p. 1, 1950.
- [15] WEST, G. B.; BROWN, J. H. The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. *JOURNAL OF EXPERIMENTAL BIOLOGY*, v. 208, n. 9, p. 1575–1592, MAY 2005.
- [16] CHARNOV, E. L. *Life history invariants*. Oxford. Oxford University Press, 1993.
- [17] FISHER, R. A. The wave of advance of advantageous genes. *Ann. Eugen.*, v. 7, p. 355, 1936.
- [18] KOLMOGOROV, A.; PETROVSKII, L.; PISKUNOV, N. *Moscow Unio. Bull Math.*, v. 1, p. 1–25, 1937.
- [19] KREBS, C. J.; BOONSTRA, R.; BOUTIN, S.; SINCLAIR, A. R. E. What drives the 10-year of snowshoes hares? *BioScience*, v. 51, n. 1, p. 25–35, 2001.
- [20] PECKARSKY, B. L.; ET ALL. Revisiting the classics: Considering nonconsumptive effects. *Ecological Society of America*, v. 89, n. 9, p. 2416–2425, 2008.
- [21] SINCLAIR, A. R. E.; KREBS, C. Complex numerical responses to top-down and bottom-up processes in vertebrate populations. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, v. 357, n. 1425, p. 1221–1231, 2002.
- [22] RICKER, W. E. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1954.

- [23] KRKOSEK, M.; FORD, J. S.; MORTON, A.; LELE, S.; MYERS, R. A.; LEWIS, M. A. Declining Wild Salmon Populations in Relation to Parasites from Farm Salmon. *Science*, Washington, v. 318, n. 5857, p. 1772–1775, 2007.
- [24] MEDLOCK, J.; LUZ, P. M.; STRUCHINER, C. J.; GALVANI, A. P. The impact of transgenic mosquitoes on dengue. *The american naturalist*, v. 174, n. 4, p. 565–577, 2009.
- [25] WELLINTON, W. G. Individual differences as a factor in population dynamics: the development of a problem. *Canadian Journal of Zoology*, v. 35, p. 293–323, 1957.
- [26] BOONSTRA, R.; BOAG, P. T. A test of the chintty hypothesis: inheritance of life-history traits in meadow voles *microtus pennsylvanicus*. *Evolution*, v. 41, p. 929–947, 1987.
- [27] ROSSITER, M. C. Environmentally based maternal effects: a hidden force in population dynamics. *Oecologia*, v. 87, p. 288–294, 1991.
- [28] ROSSITER, M. C. *The role of enviromental variation en parental effets as adaptations*. 1998. p. 113–134.
- [29] INCHAUSTI, P.; GINZBURG, L. R. Small mammals cycles in northern europe: Patterns and evidence for a maternal effect hypothesis. *Journal of Animal Ecology*, v. 67, n. 2, p. 180–194, 1998.
- [30] TURCHIN, P.; HANSKI, I. Constrasting alternative hypotheses about rodent cycles by translating them into parametrized models. *Ecology Letters*, v. 4, p. 267–276, 2001.
- [31] GINZBURG, L. R.; TANNEYHILL, D. Higher growth rates implies shorter cycle, whatever the causes: a reply to berryman. *Journal of Animal Ecology*, v. 64, p. 294–295, 1995.

- [32] DREYER, O. Allometric scaling and central source systems. *PHYSICAL REVIEW LETTERS*, v. 87, n. 3, JUL 16 2001.
- [33] WIESENFELD, K. Resource letter: ScL-1: Scaling laws. *AMERICAN JOURNAL OF PHYSICS*, v. 69, n. 9, p. 938–942, SEP 2001.
- [34] DE OLIVEIRA, P.; MARTINS, J.; STAUFFER, D.; DE OLIVEIRA, S. Simple bit-string model for lineage branching. *PHYSICAL REVIEW E*, v. 70, n. 5, Part 1, NOV 2004.
- [35] WEST, G.; BROWN, J. Life’s universal scaling laws. *PHYSICS TODAY*, CIRCULATION & FULFILLMENT DIV, 2 HUNTINGTON QUADRANGLE, STE 1 N O 1, MELVILLE, NY 11747-4501 USA, v. 57, n. 9, p. 36–42, SEP 2004.
- [36] CASTORINA, P.; DELSANTO, P. P.; GUIOT, C. Classification scheme for phenomenological universalities in growth problems in physics and other sciences. *PHYSICAL REVIEW LETTERS*, v. 96, n. 18, MAY 12 2006.
- [37] GOYAL, S.; WINGREEN, N. S. Growth-induced instability in metabolic networks. *PHYSICAL REVIEW LETTERS*, v. 98, n. 13, MAR 30 2007.
- [38] PETERS, R. H. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, 1983.
- [39] CHEVERUD, J. RELATIONSHIPS AMONG ONTOGENETIC, STATIC, AND EVOLUTIONARY ALLOMETRY. *AMERICAN JOURNAL OF PHYSICAL ANTHROPOLOGY*, v. 59, n. 2, p. 139–149, 1982.
- [40] HEUSNER, A. *J. Exp. Biol.*, v. 160, p. 25, 1991.
- [41] DARVEAU, C.; SUAREZ, R.; ANDREWS, R.; HOCHACHKA, P. Allometric cascade as a unifying principle of body mass effects on metabolism. *NATURE*, v. 417, n. 6885, p. 166–170, MAY 9 2002.
- [42] THOMPSON, D. W. *On growth and form*. 1942.

- [43] SMITH, R. J. Rethinking allometry. *J. Theor. Biol.*, v. 87, p. 97–111, 1980.
- [44] BANAVAR, J.; MARITAN, A.; RINALDO, A. Size and form in efficient transportation networks. *NATURE*, v. 399, n. 6732, p. 130–132, MAY 13 1999.
- [45] KLARREICH, E. *Science news*, v. 167, p. 106, (2005).
- [46] MANDELBROT, B. B. *The fractal geometry of nature*. Updated and augm. New york: W. H. Freeman, 1983.
- [47] GRASMAN, J.; BRASCAMP, J.; LEEUWEN, J. V.; PUTTEN, V. *J. Theor. Biol.*, v. 73, p. 220, 2003.
- [48] VON BERTALANFFY, L. *Principles of theory of growth*. Amsterdam: Elsevier, 1960. p. 137–259.
- [49] WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. A general model for ontogenetic growth. *NATURE*, v. 413, n. 6856, p. 628–631, OCT 11 2001.
- [50] BOYCE, W. E.; DIPRIMA, R. C. *Equações diferenciais elementares e problemas de valores de contorno*. 8. ed. Rio de janeiro : LTC, 2006.
- [51] MEYER, P. L. *Probabilidade - aplicacao a estatistica*. ED. LIVRO TEC, 1983.
- [52] WIENER, N. *Cibernética; ou controle e comunicação no animal e na máquina*. São Paulo: Editora Polígono e Universidade de São Paulo, 1970. Estamos usando uma definição semelhante a cibernética.
- [53] SANTOS, R. V. R. D. *SimulaÇÃO dos efeitos da pesca seletiva sobre as caracterÍsticas de crescimento do surubim pseudoplatystoma corruscans (spixe & agassiz, 1829) (pisces: Pimelodidae)*. 2008. Dissertação (Mestrado em Física) - Universidade Federal de Lavras, LAVRAS - MINAS GERAIS - BRASIL, 2008.