



**MODELAGEM MATEMÁTICA DA DOENÇA DO CARANGUEJO  
LETÁRGICO VIA ONDAS VIAJANTES**

**RICARDO PEREIRA DE AVILA**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" para a obtenção do título de Mestre em Biometria.

BOTUCATU  
São Paulo - Brasil  
Março - 2010

biometria

**MODELAGEM MATEMÁTICA DA DOENÇA DO CARANGUEJO  
LETÁRGICO VIA ONDAS VIAJANTES**

**RICARDO PEREIRA DE AVILA**

**Orientador: Prof. Dr. Paulo Fernando de Arruda Mancera**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” para a obtenção do título de Mestre em Biometria.

BOTUCATU  
São Paulo - Brasil  
Março – 2010

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO  
DA INFORMAÇÃO  
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP  
*BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: Selma Maria de Jesus*

Ávila, Ricardo Pereira de.

Modelagem matemática da doença do caranguejo letárgico via ondas viajantes / Ricardo Pereira de Avila. – Botucatu, 2010.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Botucatu, 2010

Orientador: Paulo Fernando de Arruda Mancera

Assunto CAPES: 20100000

1. Biometria 2. Caranguejo - Biologia

Palavras-chave: Doença do caranguejo letárgico (DCL); Modelagem matemática; Ondas viajantes; Velocidade de onda

## **Dedicatória**

A Deus.

## **Agradecimentos**

A Deus,  
à minha família,  
aos meus orientadores Prof. Dr. Paulo F. A. Mancera e  
Profa. Dra. Cláudia Pio Ferreira,  
ao Prof. Dr. Hyun Mo Yang e  
ao Prof. Dr. Norberto Anibal Maidana,  
a Ernesto Augusto Bueno da Fonseca Lima e  
a Rosângela P. Sanches,  
aos colegas de mestrado,  
aos professores do Departamento de Bioestatística - IBB - Unesp,  
aos funcionários do Departamento de Bioestatística - IBB - Unesp,  
aos amigos e familiares,  
aos órgãos de fomento à pesquisa CAPES e FAPESP,  
ao CNPq (Projeto Universal/07 - processo n°. 478544/2007-3).

## Sumário

	Página
<b>LISTA DE FIGURAS</b>	<b>vi</b>
<b>LISTA DE TABELAS</b>	<b>viii</b>
<b>RESUMO</b>	<b>ix</b>
<b>SUMMARY</b>	<b>xi</b>
<b>1 INTRODUÇÃO</b>	<b>1</b>
<b>2 EQUAÇÕES DE REAÇÃO-DIFUSÃO</b>	<b>4</b>
2.1 Introdução . . . . .	4
2.2 A Equação de Conservação . . . . .	5
2.3 A Equação de Difusão . . . . .	8
2.4 A Equação de Reação-Difusão . . . . .	9
<b>3 ONDAS VIAJANTES</b>	<b>16</b>
3.1 Introdução . . . . .	16
3.2 Soluções Ondas Viajantes no Modelo de Fisher-Kolmogoroff . . . . .	19
<b>4 MODELO MATEMÁTICO</b>	<b>23</b>
4.1 Aspectos Biológicos . . . . .	23
4.1.1 O Caranguejo-Uçá . . . . .	23
4.1.2 O Fungo Patogênico . . . . .	27

	v
4.1.3 A Doença do Caranguejo Letárgico . . . . .	28
4.2 O Modelo Matemático . . . . .	30
4.2.1 O Modelo Dimensional . . . . .	30
4.2.2 O Modelo Adimensional . . . . .	33
4.2.3 O Modelo Espacial . . . . .	34
<b>5 RESULTADOS E DISCUSSÃO</b>	<b>36</b>
5.1 Matriz Jacobiana e os Pontos de Equilíbrio . . . . .	36
5.2 Análise de Estabilidade do Equilíbrio Livre da Doença $E_1$ . . . . .	37
5.3 Simulações . . . . .	43
<b>6 CONCLUSÕES</b>	<b>58</b>
<b>ANEXO</b>	<b>61</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>63</b>

## Lista de Figuras

		Página
1	(a) O caranguejo-uçá (Projeto ALMA, 2006), e (b) Distribuição do caranguejo-uçá pelo continente americano (PUÇÁ, 2009). . . . .	24
2	(a) Ribeirinho após coleta de caranguejos (Jornal Folha do Norte, 2009c) e, (b) Caranguejos no mangue no período de acasalamento, conhecido como “andada” (Projeto ALMA, 2006). . . . .	26
3	Caranguejos liberando suas larvas no mar (Projeto ALMA, 2006). . . . .	26
4	Gráficos do polinômio $P(\lambda)$ para três velocidades de onda viajante: $c < c_{min}$ , $c = c_{min}$ e $c > c_{min}$ . . . . .	40
5	Gráficos do polinômio $P(\lambda)$ para diferentes valores de $c$ . . . . .	43
6	Dinâmica espacial (a,b,c,d), respectivamente, em $t = 1, 5, 10$ e $30$ , e dinâmica temporal (e) para $\beta = 0,001$ , $v_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ , $R_C = 1,49$ e $R_F = 0,40$ . . . . .	46
7	Os diagramas de fase entre (a) caranguejos susceptíveis $S$ e infectados $I$ , (b) caranguejos susceptíveis $S$ e fungos $F$ e (c) caranguejos infectados $I$ e fungos $F$ para $\beta = 0,001$ , $v_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ , $R_C = 1,49$ e $R_F = 0,40$ . . . . .	47
8	Dinâmica espacial (a,b,c,d), respectivamente, em $t = 8, 7, 38, 93$ e $146, 1$ , e dinâmica temporal (e) para $\beta = 0,004$ , $v_F = 0,0 \text{ Km dia}^{-1}$ , $R_C = 1,49$ e $R_F = 1,60$ . . . . .	48
9	Os diagramas de fase entre (a) caranguejos susceptíveis $S$ e infectados $I$ , (b) caranguejos susceptíveis $S$ e fungos $F$ e (c) caranguejos infectados $I$ e fungos $F$ para $\beta = 0,004$ , $v_F = 0,0 \text{ Km dia}^{-1}$ , $R_C = 1,49$ e $R_F = 1,60$ . . . . .	49

10	Dinâmica espacial (a,b,c,d), respectivamente, em $t = 8, 7, 38, 93$ e $146, 1$ , e dinâmica temporal (e) para $\beta = 0,004$ , $\nu_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ , $R_C = 1,49$ e $R_F = 1,60$ . . . . .	50
11	Os diagramas de fase entre (a) caranguejos susceptíveis $S$ e infectados $I$ , (b) caranguejos susceptíveis $S$ e fungos $F$ e (c) caranguejos infectados $I$ e fungos $F$ para $\beta = 0,004$ , $\nu_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ , $R_C = 1,49$ e $R_F = 1,60$ . . . . .	51
12	Dinâmica espacial (a,b,c,d), respectivamente, em $t = 7, 20, 30$ e $50$ , e dinâmica temporal (e) para $\beta = 0,012$ , $\nu_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ , $R_C = 1,49$ e $R_F = 4,80$ . . . . .	52
13	Os diagramas de fase entre (a) caranguejos susceptíveis $S$ e infectados $I$ , (b) caranguejos susceptíveis $S$ e fungos $F$ e (c) caranguejos infectados $I$ e fungos $F$ para $\beta = 0,012$ , $\nu_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ , $R_C = 1,49$ e $R_F = 4,80$ . . . . .	53
14	Dinâmica espacial (a,b,c,d), respectivamente, em $t = 6, 15, 25$ e $32$ , e dinâmica temporal (e) para $\beta = 0,029$ , $\nu_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ , $R_C = 1,49$ e $R_F = 11,61$ . . . . .	54
15	Os diagramas de fase entre (a) caranguejos susceptíveis $S$ e infectados $I$ , (b) caranguejos susceptíveis $S$ e fungos $F$ e (c) caranguejos infectados $I$ e fungos $F$ para $\beta = 0,029$ , $\nu_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ , $R_C = 1,49$ e $R_F = 11,61$ . . . . .	55
16	Relação entre a velocidade $c$ de onda viajante e o parâmetro $\beta$ . . . . .	56
17	Relação entre a velocidade $c$ de onda viajante e o parâmetro $\mu_C$ . . . . .	56
18	Relação entre a velocidade $c$ de onda viajante e o parâmetro $\gamma$ . . . . .	57
19	Relação entre a velocidade $c$ de onda viajante e o parâmetro $\nu_F$ . . . . .	57
20	Relação entre a velocidade $c$ de onda viajante e o parâmetro $D_F$ . . . . .	57

## Lista de Tabelas

	Página
1 Parâmetros do modelo, descrição biológica e valores assumidos (Ferreira et al., 2009). . . . .	32
2 Locais atingidos pela doença . . . . .	61

# MODELAGEM MATEMÁTICA DA DOENÇA DO CARANGUEJO LETÁRGICO VIA ONDAS VIAJANTES

Autor: RICARDO PEREIRA DE AVILA

Orientador: Prof. Dr. PAULO FERNANDO DE ARRUDA MANCERA

## RESUMO

O caranguejo-uçá, *Ucides cordatus*, tem fundamental importância para os manguezais, seu ambiente natural, realizando a decomposição de matéria orgânica, e também sendo um importante biomonitor de áreas críticas. Sua comercialização é considerada a atividade econômica mais importante relacionada a manguezais, e essencial para o sustento das comunidades ribeirinhas. Desde 1997, têm sido observados eventos de mortalidade das populações dessa espécie, com redução de até 85% das coletas. Em tais eventos, os caranguejos doentes apresentavam sintomas comuns, entre eles, uma considerável dificuldade de locomoção, e conseqüentemente, dificuldade de retornar às suas tocas. Por essa razão, esta enfermidade foi chamada de Doença do Caranguejo Letárgico (DCL). Em 2005, comprovou-se que o agente causador da DCL é o fungo patogênico *Exophiala cf psychrophila*, um fungo do Filo Ascomycota.

O fungo da DCL não é facilmente encontrado entre os períodos em que ocorrem as mortandades, tendo sido então detectado apenas em caranguejos-uçá, todos assintomáticos. Não há também qualquer evidência da presença do fungo da DCL no solo ou em amostras de plantas dos manguezais ou de viveiros de cultivo. Em função disso, a hipótese inicial é que a doença se propaga entre os estuários via dispersão do fungo pelo mar.

Baseados no problema biológico em questão, apresentamos um modelo matemático para a dispersão da DCL, considerando difusão e advecção, através de um sistema de equações diferenciais parciais, baseado na epidemiologia da doença e na premissa de que a dispersão da DCL ocorra via dispersão do fungo pelo mar.

O objetivo deste trabalho consiste em encontrar soluções ondas viajantes (*travelling waves solutions*) para o modelo apresentado, as quais são soluções que conectam dois pontos de equilíbrio. Para tanto, apresentamos também a análise do polinômio característico da matriz jacobiana avaliada em um dos pontos de equilíbrio, o equilíbrio livre da doença, resultados sobre as condições necessárias para a existência da solução frente de onda viajante, simulações numéricas, além de calcularmos o valor da velocidade mínima da frente de onda de dispersão da DCL.

Palavras-chave: Doença do Caranguejo Letárgico (DCL), Modelagem Matemática, Velocidade de Onda, Ondas Viajantes.

# MATHEMATICAL MODELLING OF LETHARGIC CRAB DISEASE BY TRAVELLING WAVES

Author: RICARDO PEREIRA DE AVILA

Adviser: Prof. Dr. PAULO FERNANDO DE ARRUDA MANCERA

## SUMMARY

The mangrove crab, *Ucides cordatus*, plays a crucial role in a variety of ecosystem processes in its environment, such as nutrient cycling, and it is a bio-monitor of critical areas. Moreover, it is an important component in the economy of several underprivileged communities that depend on it for their subsistence. Beginning in 1997, massive mortalities of *U. cordatus* have been reported by crab-collectors, such as 85% reduction in collection rates in some regions. Crabs in areas of high mortality share several common symptoms, such as lethargy, poor motor control and inability to return to the upright position when turned upside down. Hence, this pathology is called *Lethargic Crab Disease* (LCD). Finally, in 2005, there were several evidences showing that LCD is caused by a fungus of Phylum Ascomycota, *Exophiala cf psychrophila*.

The DCL fungus is not easily found among the periods in which the mortalities occur, been detected only into the mangrove crab *U. cordatus*, all

asymptomatic. There is also no evidence of the presence of this fungus in the soil or plant samples of the mangrove. As a result, the initial hypothesis is that the disease spreads among the estuaries through dispersal of the fungus by the sea.

Based on the epidemiology of the LCD disease, we construct a mathematical model using a system of partial differential equations, considering diffusion and advection processes, to describe the dispersion of the disease through the mangrove complexes.

The aim of this work is to find travelling waves solutions for the developed model, that connect two equilibrium points. For this, we analyse the characteristic polynomial from the jacobian matrix evaluated at one of equilibrium points, the disease-free equilibrium, and present results about the necessary conditions for the existence of travelling wave solution, numerical simulations and finally, estimate the minimum value of the wavefront speed of disease dispersion.

Keywords: Lethargic Crab Disease (LCD), Mathematical Modelling, Wave Speed, Travelling Waves.

# 1 INTRODUÇÃO

Embora Daniel Bernoulli já tivesse apresentado e resolvido um modelo matemático para a transmissão da varíola em 1760, foi a partir dos trabalhos publicados por Kermack & Mckendrick (1926) que a modelagem matemática em epidemiologia avançou significativamente. Em seus trabalhos, apresentaram, como resultado importante, que a densidade da população de indivíduos susceptíveis deve suplantiar um valor limite a fim de haja o estabelecimento de uma epidemia (Murray, 2002a).

A partir de então, modelos matemáticos para problemas biológicos têm sido cada vez mais utilizados, especialmente em epidemiologia, no sentido de diagnosticar tais problemas, verificar hipóteses, variáveis e parâmetros, além de construir, testar e fundamentar teorias. Modelos de compartimentos do tipo SIR (susceptíveis, infectados, recuperados) vêm sendo largamente usados para a formulação de tais modelos matemáticos. Com o desenvolvimento e a difusão de ferramentas computacionais constantemente mais aprimoradas, tem sido possível realizar simulações cada vez mais realísticas e obter resultados mais aferidos, como valores limiars, taxas de contato e de reposição, bem como analisar a sensibilidade desses modelos em relação aos parâmetros envolvidos, podendo assim, estimar os parâmetros chaves para cada modelo. O estudo, análise e compreensão das características de doenças infecto-contagiosas e sua dinâmica de dispersão têm sido importantes para a detecção e prevenção de tais doenças, bem como para o planejamento e desenvolvimento de estratégias de controle.

Desde 1997, têm sido observados eventos de mortandade das populações da espécie de caranguejo *Ucides cordatus*, conhecido popularmente

como caranguejo-uçá. Nesses casos, os caranguejos moribundos apresentam uma considerável letargia, com dificuldade de locomoção das pernas e quelas e sem equilíbrio, razão pela qual esta enfermidade foi chamada de Doença do Caranguejo Letárgico (DCL). Essa espécie de caranguejo pode ser encontrada nas regiões de mangue localizadas na costa atlântica do continente americano desde a Flórida (Estados Unidos) até Santa Catarina (Brasil). O caranguejo-uçá tem fundamental importância para os manguezais, seu habitat natural, realizando a decomposição de matéria orgânica, e também sendo um biomonitor de áreas críticas. Sua comercialização é considerada a atividade econômica mais importante relacionada a manguezais, e essencial para o sustento das comunidades ribeirinhas, não só pelo aspecto econômico mas também como fonte de alimento.

A dispersão da DCL entre os estuários vem ocorrendo a partir do primeiro local de registro, em 1997, nos manguezais de Goiana, município vizinho a Recife, em Pernambuco. Esta dispersão parece ocorrer em forma de ondas, principalmente no sentido norte-sul, uma onda frontal de mortandade extensa seguida por ondas menores até a redução ou eliminação de tais eventos de mortandade. Até agora a doença atingiu um grande número de estuários na costa do Brasil, com redução de até 85% das capturas em algumas regiões, e apesar dos esforços dos profissionais do meio ambiente em deter esse avanço (com o estabelecimento de barreiras sanitárias e controle de catadores externos ao estado), a DCL continua se espalhando para outros estados. Em 2005, comprovou-se que o agente causador da DCL é o fungo patogênico *Exophiala cf psychrophila*, uma levedura negra pertencente ao Filo Ascomycota (GIA, 2006).

Em função da importância da questão biológica, e baseado na epidemiologia da doença e na dinâmica de transmissão da DCL entre a população de caranguejos, apresentamos um modelo matemático compartimental para a dispersão da DCL através de um sistema de equações diferenciais parciais, não lineares, e considerando no modelo processos de difusão e advecção em equação de reação-difusão.

Como objetivo deste trabalho, buscamos, para o modelo apresentado, soluções conhecidas por ondas viajantes (*travelling waves solutions*), as quais são soluções que conectam dois pontos de equilíbrio, no presente caso, o equilíbrio livre da doença e o equilíbrio endêmico. Para tanto, apresentamos também, a análise do polinômio característico da matriz jacobiana avaliada no ponto de equilíbrio livre da doença, bem como resultados sobre as condições necessárias para a existência da solução frente de onda viajante, simulações numéricas, além de calcularmos o valor da velocidade mínima da frente de onda de dispersão da DCL.

## 2 EQUAÇÕES DE REAÇÃO-DIFUSÃO

No presente capítulo apresentamos a equação de reação-difusão clássica, definimos conceitos importantes para sua construção e compreensão e também exibimos alguns exemplos utilizando esse modelo de equação e suas aplicações, entre eles a equação de Fisher-Kolmogoroff.

### 2.1 Introdução

De maneira geral, indivíduos pertencentes a um grupo qualquer de elementos não possuem movimentação regular ou padronizada no meio em que se encontram. Tal comportamento pode ser observado em conjuntos de bactérias, soluções químicas, grupos de animais em ecossistemas, entre outros. Esse processo irregular de movimentação aleatória permanente numa determinada região espacial é chamado de processo de difusão.

Embora muitos dos estudos realizados sobre difusão espacial sejam referentes a grupos de organismos microscópicos, como bactérias e fungos (Edelstein-Keshet, 2005), há também trabalhos a respeito de processos de difusão em grupos de insetos, pássaros e outras espécies de animais através dos mais variados movimentos migratórios, ou na movimentação territorial por competição alimentar ou por sobrevivência, como em sistemas do tipo presa-predador, entre outros (Aly & Farkas, 2004; Sabeti, 2007; Mbah, 2005). Também têm havido cada vez mais pesquisas sobre a existência de tais processos difusivos no transporte de material químico em soluções, especialmente entre células, como nas sinapses entre neurônios (Edelstein-Keshet, 2005). Um outro material importante de estudo

de processos difusivos é a dispersão de doenças, em especial as epidemias como a dengue e diversos tipos de influenza (Maidana & Yang, 2008, 2009; Takahashi et al., 2005), bem como o desenvolvimento de doenças tumorais (Fasano et al., 2009).

Podemos ter alterações no número de indivíduos, ou respectivas densidades, no espaço em que ocupam, estando tais alterações relacionadas aos processos de crescimento ou decrescimento populacional por diferentes meios, ou no caso de soluções químicas, a mudança na quantidade de substâncias por processos reativos. Tal fenômeno é conhecido como processo de reação. Embora o meio possa exercer influência no deslocamento desses indivíduos, alterando então suas diferentes densidades populacionais no ambiente ao longo do tempo, considera-se, para efeito de estudo, o comportamento microscópico de tais indivíduos em relação às suas diferentes concentrações em tal meio.

Muitos dos processos envolvem mecanismos de reação e de difusão que são modelados pela equação de reação-difusão. Os modelos de equação de reação-difusão têm sido usados para descrever processos evolutivos, forma e estrutura em desenvolvimento biológico (morfogênese), crescimento de tumores, padrões espaciais em ecologia e uma série de outros processos em biologia celular e molecular (Logan, 2004).

Na seção seguinte vamos apresentar a construção do modelo de equação de conservação, alicerce de nosso estudo para, a partir de então, obtermos o modelo de equação de reação-difusão.

## **2.2 A Equação de Conservação**

Uma das principais ferramentas matemáticas utilizados para descrever as alterações na distribuição espacial de uma dada população é a chamada lei de conservação para densidades populacionais, também conhecida como equação de conservação. A dedução de tal equação é baseada nas equações de balanço. Para tanto, assume-se que,

- a movimentação de partículas ocorra em um espaço de uma única dimensão,
- tal espaço tenha formato tubular ou outro equivalente, de tal forma que admita o deslocamento de partículas ao longo desse mesmo espaço,
- a área da seção transversal de tal espaço seja constante por toda a região em estudo.

Considerando  $x_0$  o ponto inicial de estudo e  $\Delta x$  a variação espacial a partir do ponto inicial  $x_0$ , a diferença de concentração de partículas ao longo do intervalo  $(x_0, x_0 + \Delta x)$  deve-se às seguintes possibilidades,

- fluxos de entrada e saída de indivíduos para o intervalo  $(x_0, x_0 + \Delta x)$ ,
- aumento ou diminuição do número de indivíduos devido, respectivamente, ao crescimento ou decrescimento populacional dentro do mesmo intervalo.

Sejam,

- $u(x, t)$  a concentração de indivíduos em número por unidade espacial em  $(x, t)$ ,
- $J(x_0, t)$  o fluxo de indivíduos em número no tempo  $t$ , que passam pelo ponto  $x_0$ , no sentido positivo, por unidade de tempo,
- $J(x_0 + \Delta x, t)$  a representação do fluxo de indivíduos em número no tempo  $t$ , que passam pelo ponto  $x_0 + \Delta x$ , no sentido positivo, por unidade de tempo,
- $f(x, t)$  o número de indivíduos, acrescido ou decrescido, em função, respectivamente, do crescimento ou decrescimento populacional ao longo do tempo, no intervalo  $(x_0, x_0 + \Delta x)$  por unidade espacial, correspondendo a um processo reativo no meio,
- $A$  a área da seção transversal do espaço tubular, e,
- $\Delta V = A \Delta x$  a variação do volume em todo o intervalo  $\Delta x$ .

Assim sendo, temos a equação de conservação dada por,

$$\frac{\partial}{\partial t} (u(x, t) A \Delta x) = J(x_0, t) A - J(x_0 + \Delta x, t) A + f(x, t) A \Delta x. \quad (1)$$

O fluxo  $J(x_0, t)$  contribui positivamente para a concentração de indivíduos no sentido positivo em  $x_0$ , enquanto que o fluxo  $J(x_0 + \Delta x, t)$  contribui negativamente no mesmo sentido em  $x_0 + \Delta x$ , de modo a assumirem, respectivamente, os sinais positivo e negativo nos extremos do intervalo.

Dividindo ambos os lados da equação por  $A \Delta x$  temos que,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = \frac{J(x_0, t) - J(x_0 + \Delta x, t)}{\Delta x} + f(x, t), \quad (2)$$

e calculando o limite da equação para  $\Delta x \rightarrow 0$ , segue que,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial J(x, t)}{\partial x} + f(x, t), \quad (3)$$

sendo esta última a forma básica da equação de conservação de densidades populacionais.

No caso da área da secção transversal  $A = A(x, t)$  ser uma função de duas variáveis, espacial e temporal, podemos obter uma equação generalizada reescrevendo (1) na forma de integral no intervalo  $(x_0, x_0 + \Delta x)$ ,

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \int_{x_0}^{x_0 + \Delta x} u(x, t) A(x, t) dx &= J(x_0, t) A(x_0, t) - J(x_0 + \Delta x, t) A(x_0 + \Delta x, t) \\ &+ \int_{x_0}^{x_0 + \Delta x} f(x, t) A(x, t) dx. \end{aligned} \quad (4)$$

Pelo Teorema do Valor Médio temos que,

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} (u(x_1, t) A(x_1, t)) \Delta x &= J(x_0, t) A(x_0, t) - J(x_0 + \Delta x, t) A(x_0 + \Delta x, t) \\ &+ f(x_2, t) A(x_2, t) \Delta x, \end{aligned} \quad (5)$$

com  $x_1$  e  $x_2$  pontos quaisquer no intervalo  $(x_0, x_0 + \Delta x)$ . Dividindo ambos os lados da equação por  $\Delta x$  e calculando o limite da equação para  $\Delta x \rightarrow 0$ , com  $x_1 \rightarrow x_0$  e  $x_2 \rightarrow x_0$ , segue que,

$$\frac{\partial}{\partial t} (u(x_0, t) A(x_0, t)) = -\frac{\partial}{\partial x} (J(x_0, t) A(x_0, t)) + f(x_0, t) A(x_0, t), \quad (6)$$

que, no caso mais geral, é equivalente à (3) (Edelstein-Keshet, 2005).

O sinal negativo para a variação do fluxo  $J(x, t)$  indica que os indivíduos se movimentam dos pontos de maior concentração para os de menor concentração, o que corresponde ao que conhecemos por gradiente de densidade. Esse fenômeno também é conhecido como primeira lei de Fick ou difusão Fickiana (Murray, 2002a; Muller, 2004).

### 2.3 A Equação de Difusão

Sabemos que a difusão é um dos mais importantes meios de movimentação coletiva a nível molecular. Mas o processo de difusão também se constitui num importante mecanismo de transporte de substâncias metabolizadas em sistemas biológicos, sendo que sua eficácia diminui rapidamente à medida que a distância aumenta (Edelstein-Keshet, 2005). O fluxo de material depende linearmente das diferenças de concentração de indivíduos. Num conceito mais amplo, temos que o fluxo para movimentação aleatória de indivíduos é proporcional ao gradiente da sua respectiva concentração, como já vimos anteriormente (primeira lei de Fick). Dessa forma, para os casos unidimensionais, temos que,

$$J(x, t) = -D \frac{\partial u(x, t)}{\partial x}, \quad (7)$$

e em dimensões maiores,

$$J(x, t) = -D \nabla u(x, t), \quad (8)$$

sendo a constante de proporcionalidade  $D$  conhecida como coeficiente de difusão ou difusividade das partículas. O sinal negativo indica que a difusão de material ocorre da região de maior concentração de partículas para a de menor concentração.

Substituindo (7) em (3), para os casos em uma dimensão, e considerando  $f(x, t)$  como sendo nula, temos que,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left( D \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} \right). \quad (9)$$

Para  $D$  constante, (9) é reescrita como,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2}, \quad (10)$$

equação de difusão clássica para uma única dimensão, também conhecida como equação do calor (Edelstein-Keshet, 2005; Figueiredo & Neves, 2007). Para dimensões superiores, a equação (9) se torna,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = \nabla \cdot D \nabla u(x, t), \quad (11)$$

e novamente, com  $D$  constante, obtemos,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = D \nabla^2 u(x, t), \quad (12)$$

com  $\nabla^2 u(x, t)$  o Laplaciano de  $u(x, t)$ , chamado de termo de difusão ou Fickiano.

Algumas observações podem ser feitas a partir da primeira lei de Fick. O termo  $D \nabla^2 u(x, t)$  dá direcionalidade ao fluxo  $J(x, t)$ , sendo que o coeficiente  $D$  representa o grau de movimentação aleatória dos indivíduos, isto é, o quão móveis eles são, e, num contexto molecular,  $D$  está estreitamente relacionado com o tamanho das partículas, o tipo de solvente e a temperatura do meio (Edelstein-Keshet, 2005).

No que se refere à difusão a nível celular, a própria troca de substâncias pelas membranas das células, estabelecida por fluxos de entrada e saída das mesmas constitui-se em um processo de difusão. Um caso clássico corresponde à transferência de substâncias neurotransmissoras entre neurônios, também conhecida como sinapse (Edelstein-Keshet, 2005).

## 2.4 A Equação de Reação-Difusão

Os diferentes grupos populacionais não necessariamente se distribuem pelo espaço da mesma forma. Contudo, de maneira geral, podemos estudá-los quanto à ocupação espacial dividindo-os em modelos espacialmente estruturados e não-estruturados.

No caso de modelos populacionais espacialmente estruturados, as principais técnicas ou métodos de estudo e resolução dos modelos se diferenciam em função das variáveis espacial e temporal assumirem valores discretos ou contínuos.

Para os casos em que o tempo e o espaço são discretos, os modelos de autômatos celulares têm se mostrado eficazes para tanto. Tais modelos fazem simulações do comportamento da população na ocupação do espaço através de regras envolvendo probabilidades (Slimi et al., 2009).

Quando temos somente a variável temporal como sendo discreta, um mecanismo muito utilizado são as equações de íntegro-diferença. Um exemplo clássico é o caso de grupos vegetais, cuja reprodução acontece em momentos distintos num ano, determinando gerações distintas de plantas como consequência de sua respectiva floração e polinização, determinando estágios bem definidos de crescimento e dispersão populacional (Edelstein-Keshet, 2005). Kot (1992), utilizando tais equações em alguns exemplos em ecologia, afirma que apesar da variável temporal ser discreta nesses casos, tais equações de íntegro-diferença possuem propriedades características similares às suas correspondentes com variável temporal contínua, as equações de reação-difusão (Kot, 1992).

Na situação em que somente a variável espacial é discreta, temos então aplicados os modelos de meta-população (Meyling & Hajek, 2009; Meulebrouck et al., 2009; Orizaola & Laurila, 2009).

No caso em que tanto o tempo, quanto o espaço são contínuos, as equações de reação-difusão têm sido largamente utilizadas na modelagem dos problemas em ecologia envolvendo crescimento e decréscimo populacional e sua dispersão no espaço com o passar do tempo.

Vamos considerar, para um espaço tridimensional de volume  $V$ , uma superfície  $S$ , subespaço de  $V$  e na fronteira de  $V$ . Pela equação geral de conservação, temos que a taxa de alteração na quantidade de material em  $V$  corresponde ao fluxo de material que atravessa a superfície  $S$  acrescido do material

produzido em  $V$ , de forma que,

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_V u(x, t) dV = - \int_S J(x, t) dS + \int_V f(u(x, t), x, t) dV, \quad (13)$$

na qual  $J(x, t)$  representa o fluxo de material, ou de indivíduos,  $u(x, t)$  sua concentração e  $f(u(x, t), x, t)$  a fonte desse mesmo material, sendo uma função de  $u(x, t)$ ,  $x$  e  $t$ . Em sendo  $f(u(x, t), x, t)$  uma função da concentração  $u(x, t)$  de indivíduos, temos um termo não-linear associado à equação. Tomando então  $u(x, t)$  como sendo uma função contínua, ao aplicarmos na equação o Teorema da Divergência para Integral de Superfície, obtemos,

$$\int_V \left( \frac{\partial u(x, t)}{\partial t} + \nabla \cdot J(x, t) - f(u(x, t), x, t) \right) dV = 0. \quad (14)$$

Como o volume  $V$  é arbitrário, o integrando deve ser zero e assim, a equação de conservação para  $u(x, t)$  é dada por,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = - \nabla \cdot J(x, t) + f(u(x, t), x, t), \quad (15)$$

e que é uma generalização para o fluxo de transporte  $J(x, t)$ , independentemente do processo realizado, seja ou não por difusão. No caso do processo ser o de difusão clássica, no qual,

$$J(x, t) = - D \nabla u(x, t), \quad (16)$$

então a equação (15) é reescrita como,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = f(u(x, t), x, t) + D \nabla^2 u(x, t), \quad (17)$$

e para o caso unidimensional, temos,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = f(u(x, t), x, t) + D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2}, \quad (18)$$

sendo esta a mesma equação de difusão (10) obtida anteriormente, agora com um termo fonte  $f(u(x, t), x, t)$  relativo ao processo reativo presente no sistema dinâmico.

Em um contexto ecológico, por exemplo, o termo fonte  $f(u(x, t), x, t)$ , termo de reação, pode representar os processos de nascimento e morte. Em soluções químicas, pode significar o aumento ou diminuição de determinada substância, ou até mesmo o surgimento de nova substância durante o processo de reação. Já o termo  $u(x, t)$  corresponde à densidade populacional  $n$ , ou à concentração de indivíduos, podendo corresponder também à concentração de uma substância em uma solução. E com crescimento logístico,  $f(u(x, t), x, t)$  é dada por,

$$f(u(x, t), x, t) = r n \left(1 - \frac{n}{K}\right), \quad (19)$$

sendo  $r$  a taxa linear de crescimento e  $K$  a capacidade de suporte ou saturação do ambiente. Dessa forma, sendo  $D$  constante, temos como resultado a seguinte equação,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = r n \left(1 - \frac{n}{K}\right) + D \nabla^2 u(x, t), \quad (20)$$

conhecida como equação de Fisher-Kolmogoroff. Fisher (1937) propôs a versão unidimensional como um modelo para propagação de aprimoramento genético em uma população e, Kolmogoroff et al. (1937) aprofundou os estudos sobre a mesma, obtendo resultados importantes (Murray, 2002a).

Nos casos em que há um número significativo de substâncias químicas ou diferentes populações de espécies em interação, pode ser utilizada uma forma generalizada de (20), na qual temos  $\mathbf{u} = u_i(\mathbf{x}, t)$ ,  $i = 1, \dots, m$  como um vetor de densidades, ou concentrações, cada qual com seu respectivo coeficiente de difusão  $D_i$ , e relacionadas também com o vetor fonte  $\mathbf{f} = f_i$ , interagindo cada coeficiente de difusão  $D_i$  com sua respectiva fonte. Em tais situações, o processo difusivo de uma substância pode ser influenciado pela concentração e pelo processo de difusão de outra substância presente no meio. Tal fenômeno é conhecido como difusão cruzada. Nesse tipo de modelo, as interações entre os processos difusivos são representadas em uma matriz quadrada, com cada elemento da matriz correspondendo à interação entre as difusões  $D_i$ , duas a duas. Assim, a

generalização de (20) torna-se,

$$\frac{\partial \mathbf{u}}{\partial t} = \mathbf{f} + \nabla \cdot (\mathbf{D} \cdot \nabla \mathbf{u}), \quad (21)$$

em que  $\mathbf{D}$  corresponde à matriz das difusões  $D_i$ . No caso de não haver difusão cruzada entre espécies, essa matriz será uma matriz diagonal, caso contrário, a equação (21) passa a ser um sistema de reação-difusão (Murray, 2002a). Esse modelo generalizado admite também para o vetor fonte  $\mathbf{f} = f_i$  com crescimento logístico, uma capacidade de suporte  $K$  como uma função de dependência espacial  $K(x, t)$ .

Em 1952, Alan Turing apresentou esse mecanismo de difusão cruzada como o modelo para seu trabalho sobre morfogênese, sendo seu artigo um dos mais importantes e relevantes do século vinte no que se refere à biologia teórica (Murray, 2002a; Dilão, 2005).

Kovács (2004) examina as condições de existência e estabilidade de soluções para um sistema de equações de reação-difusão de duas substâncias em um espaço bidimensional, sob a primeira lei de Fick, e sujeitas às condições de Neumann na fronteira do domínio. Em seu trabalho, ele faz uso de uma matriz quadrada de ordem dois, representando a matriz das densidades das duas substâncias existentes, e com difusão cruzada, isto é, que o fluxo de cada substância no espaço é influenciado não apenas pela sua respectiva densidade, mas também pela densidade da outra substância presente (Kovács, 2004). Aly & Farkas (2004) também abordam um modelo de difusão cruzada, mas no caso, com uma matriz de difusões de ordem quatro (Aly & Farkas, 2004). Diferentemente, Sun et al. (2009) utilizam um único coeficiente de difusão para representar a difusão cruzada entre duas difusões distintas, num sistema de duas equações representando um modelo compartimental do tipo SI (susceptíveis, infectados) (Sun et al., 2009).

Um exemplo de processo de dispersão com diferentes coeficientes de difusão é descrito por Maidana & Yang (2009), no caso da dispersão da doença do *Vírus do Oeste do Nilo*. O modelo matemático consiste num sistema de equações diferenciais parciais seguindo um modelo compartimental do tipo SIR (susceptíveis,

infectados, recuperados) para duas espécies envolvidas, aves e mosquitos. No modelo, há um termo de difusibilidade próprio para cada uma das equações do sistema, e cada espécie com seu respectivo coeficiente de difusão.

A movimentação de indivíduos pode dar-se também por mecanismos de advecção e/ou convecção, e que correspondem, respectivamente, à movimentação horizontal e/ou vertical dos indivíduos no meio com velocidade  $v$ , constante ou não. Assim, o fluxo de indivíduos passa a ser dado por,

$$J(x, t) = u(x, t) v(x). \quad (22)$$

Logo,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = f(u(x, t)) - \frac{\partial J(x, t)}{\partial x}, \quad (23)$$

e com a velocidade  $v(x)$  constante temos,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = f(u(x, t)) - v \frac{\partial u(x, t)}{\partial x}. \quad (24)$$

Quando o processo de advecção ou convecção da equação (24) vem associado com um processo de difusão, passamos a ter equações da seguinte forma,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = f(u(x, t)) - v \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} + D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2}. \quad (25)$$

Podemos ter também uma variação de (25) com o termo de advecção/convecção de forma não-linear. Assim,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = f(u(x, t)) - u(x, t) \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} + D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2}, \quad (26)$$

é também conhecida como equação de Burger. Logan realiza um estudo mais detalhado sobre essa equação e suas características, as soluções para o modelo por soluções do tipo onda viajante, e também para o problema de valor inicial e análise assintótica da solução (Logan, 2008).

Um outro modelo que, além da difusão, também incorpora um processo advectivo é o dado pela equação de Keller-Segel (1971), referente à quimiotaxia, e que consiste no processo de locomoção de microorganismos, ou mesmo

de células, seguindo um gradiente de algum sinal de substância química. Sendo  $u(x, t)$  a densidade de células, e  $a = a(x, t)$  o sinal químico atraente, o modelo apresenta um termo de difusão  $D \nabla^2 u(x, t)$  e um termo de direcionamento, ou advecção, dado por  $\nabla(\chi(a) u(x, t) \nabla a)$ . Temos então:

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = D \nabla^2 u(x, t) + \nabla(\chi(a) u(x, t) \nabla a), \quad (27)$$

com a velocidade de deslocamento proporcional ao gradiente do sinal atraente  $a$ , e com constante de proporcionalidade  $\chi$ , também em função de  $a$  (Muller, 2004).

Uma variação de (18) é a chamada equação de Nagumo dada por,

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = u(x, t) (u(x, t) - a) (1 - u(x, t)) + \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2}, \quad (28)$$

em que o termo fonte  $f(u(x, t)) = u(x, t) (u(x, t) - a) (1 - u(x, t))$ , também conhecido como efeito Allee, é uma generalização da função logística com crescimento negativo, sendo  $a < \frac{1}{2}$  e 1 a capacidade de suporte. Essa equação é representativa para os casos de grupos de animais em pequenas densidades possuírem menor capacidade de formar casais, resultando assim num crescimento negativo da espécie.

Em face de sua ocorrência em diversos processos biológicos e químicos, as equações de reação-difusão têm se mostrado uma das mais importantes classes de equações não-lineares utilizadas para descrever tais fenômenos. Além dos modelos de equações já citados, existem outros utilizados para descrever processos difusivos em sistemas dinâmicos diversos como o modelo Lotka-Volterra, o modelo presa-predador, modelos compartimentais do tipo SIR (susceptíveis, infectados, recuperados), SIRS (susceptíveis, infectados, recuperados, susceptíveis), etc. Embora a quantidade de modelos de equações de reação-difusão seja grande, o estudo e análise da estabilidade da equação de Fisher-Kolmogoroff é representativo para muitas delas.

No capítulo a seguir, não só faremos tal estudo, como também iremos buscar soluções ondas viajantes (*travelling waves solutions*) para tais modelos de equações através da equação de Fisher-Kolmogoroff.

## 3 ONDAS VIAJANTES

Neste capítulo abordamos o conceito e definição de ondas viajantes como soluções para diversos tipos de equações diferenciais parciais, mesmo não-lineares, e realizamos um breve estudo de tal solução para a equação de Fisher-Kolmogoroff, e que é representativo para os demais modelos de equações de reação-difusão.

### 3.1 Introdução

No capítulo anterior vimos os principais conceitos envolvidos em equações de reação-difusão, bem como alguns modelos e suas aplicações. Equações de reação-difusão, em geral, não têm solução analítica, o que comumente ocorre com equações não-lineares e com sistemas de equações diferenciais parciais (EDPs) acopladas. Em muitos casos, é possível obtermos apenas soluções numéricas. Assim como muitos modelos de EDPs, tais equações podem admitir soluções conhecidas como soluções ondas viajantes. Essas soluções modelam um sinal ou perturbação que se move com velocidade constante e podem representar a frente de um movimento populacional, a forma de dispersão de uma doença ou ondas de epidemia, invasões biológicas diversas, reações químicas e vários outros fenômenos biológicos (Murray, 2002a; Logan, 2008).

Definimos, então, solução onda viajante como sendo solução que modela um sinal ou perturbação que se propaga no espaço em formato de onda, e uma vez estável, sem alteração no seu perfil, e escrita da forma  $u(x, t) = U(z)$ . A função  $U = U(z)$  corresponde a uma função qualquer responsável pelo formato da

onda e,  $z = x - ct$  a coordenada de movimento, também chamada de variável de onda dependente da variável espacial  $x$  e da variável temporal  $t$ , e que viaja com velocidade  $c$  constante e positiva. Tanto  $U$ , quanto  $c$ , a princípio, são desconhecidas. Dessa forma, para uma função  $u = u(x, t)$  representando uma onda viajante, a forma da solução será a mesma em todo o tempo. Como  $x$  pode assumir qualquer valor real, temos que  $z$  varia de  $-\infty$  a  $+\infty$ .

Nosso interesse consiste em encontrar essas soluções ondas viajantes, mas não qualquer onda viajante e sim, apenas aquelas cujos valores de fronteira se aproximam de valores constantes, e que conectam os dois estados estacionários em  $z = \pm\infty$ , de modo a termos  $U(-\infty) = u_l$  e  $U(+\infty) = u_r$ , sendo  $u_l$  e  $u_r$  constantes. Tais soluções são chamadas soluções de frente de onda (*wave front solutions*). Quando temos  $u_l = u_r$ , a onda é chamada de pulso. A técnica analítica usual para isso consiste em transformar a EDP, ou o sistema de EDPs, em equações diferenciais ordinárias (EDOs). Uma maneira de analisarmos o problema é buscarmos estabelecer relações entre os pontos críticos encontrados e os comportamentos das trajetórias no plano de fase bidimensional correspondente à dinâmica da população. Além disso, vamos buscar uma solução para  $U$ , correspondente ao formato da frente de onda, bem como encontrar os possíveis valores de  $c$ .

A velocidade  $c$  de onda, frequentemente, atua como um “autovalor”, o que significa que a solução onda viajante somente existirá para determinados valores de  $c$ , ou simplesmente, que teremos uma solução onda viajante a partir de um determinado valor mínimo para  $c$ .

Vamos considerar a seguinte equação de reação-difusão no espaço unidimensional,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad (29)$$

em que  $D$  é o coeficiente constante de difusão,  $u$  correspondendo à concentração de substâncias ou indivíduos, e  $f$  representando as cinéticas, isto é, a função de reação referente à variação de  $u$  no meio, seja o aumento ou diminuição de indivíduos ou substâncias, ou o crescimento ou decréscimo populacional. No caso temos

$f = f(u, \partial u/\partial x)$  como uma função não-linear dependente da concentração  $u$  e de seu gradiente espacial  $\partial u/\partial x$ , e reescrevemos (29) como,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f\left(u, \frac{\partial u}{\partial x}\right) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (30)$$

A solução que podemos apresentar para essa equação é a que foi mencionada anteriormente, ou seja,

$$u(x, t) = U(z) = U(x - ct), \quad \text{com } z = x - ct. \quad (31)$$

Temos que  $U(z) = u(x, t)$  é uma solução onda viajante, onda essa que se move com velocidade positiva constante  $c$  na direção e sentido de  $x$  positivo. Uma vez sendo  $z = x - ct$  constante, então  $U$  também o será. Por isso, quando  $c$  está na direção e sentido de  $x$  negativo, temos  $U(z) = U(x + ct)$ .

Seja o seguinte problema de valor de contorno em um domínio semi-infinito,

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= f\left(u, \frac{\partial u}{\partial x}\right) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, & x > 0, \quad t > 0, \\ u(x, 0) &= 0, & x > 0, \\ u(0, t) &= 1, & t > 0, \\ u(\infty, t) &= 0. \end{aligned} \quad (32)$$

Para tal situação, no instante inicial, a concentração de onda  $u(x, t)$  tem valor máximo, de magnitude 1, na fronteira  $x = 0$ , movendo-se no meio a partir de então. Assim, no início, forma da onda muda à medida que a onda evolui. No entanto, com o passar do tempo, a concentração de onda começa a aproximar a onda com a forma definitiva e constante da frente de onda, para alguma velocidade  $c \geq c_{min}$ . Embora, frequentemente, temos interesse apenas na frente de onda, é razoável pensar na questão de que, se as soluções para um problema de valor de contorno evoluem para uma frente de onda, então uma solução frente de onda age como um atrator para as demais soluções (Logan, 2004).

Quando procuramos soluções ondas viajantes numa equação em função de  $x$  e  $t$  na forma (31), calculamos as derivadas parciais de  $u$  para efetuarmos as devidas substituições na referida equação (30). A função  $U$ , que representa a frente de onda, deve ser duas vezes diferenciável em  $\mathbb{R}$ . Logo,

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= -c U' = -c \frac{dU}{dz}, \\ \frac{\partial u}{\partial x} &= U' = \frac{dU}{dz}, \\ \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} &= U'' = \frac{d^2 U}{dz^2}.\end{aligned}\tag{33}$$

Aplicando, então, (33) em (30), passamos a ter,

$$-c U' = f(U, U') + D U'', \quad -\infty < z < +\infty.\tag{34}$$

Observamos que  $U$  deve ser sempre positiva pois, para o caso realístico sob o ponto de vista biológico,  $U$  representa densidades como substâncias químicas, bactérias, ou populações.

A maioria dos modelos de interesse biológico envolve mais de uma dimensão espacial e mais de uma variável dependente mas, por simplicidade, consideramos o modelo de Fisher-Kolmogoroff em apenas uma dimensão espacial e, então, analisamos a existência de ondas viajantes entre os pontos críticos desse modelo.

### 3.2 Soluções Ondas Viajantes no Modelo de Fisher-Kolmogoroff

Consideremos o caso clássico de equação de difusão sugerido por Fisher (1937), com crescimento logístico na dinâmica da população,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = r u \left(1 - \frac{u}{K}\right) - D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2},\tag{35}$$

em que os parâmetros  $K$  e  $D$  são constantes positivas. Para reduzir o número de parâmetros, adimensionalizamos a equação (35) com as seguintes variáveis,

$$\bar{t} = r t, \quad \bar{x} = \frac{x}{\sqrt{D/r}} \quad \text{e} \quad \bar{u} = \frac{u}{K}.\tag{36}$$

Logo, (35) é reescrita como,

$$\frac{\partial \bar{u}}{\partial \bar{t}} = \bar{u}(1 - \bar{u}) + \frac{\partial^2 \bar{u}}{\partial \bar{x}^2}. \quad (37)$$

Retirando a notação em barras para efeito de simplificação, temos,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u) + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (38)$$

Para tal equação temos que o primeiro termo da equação possui dois pontos de equilíbrio,  $u = 1$  e  $u = 0$  (Murray, 2002a). Portanto, devemos verificar a possibilidade de existência de soluções ondas viajantes para a equação (38) no intervalo entre os pontos críticos, bem como a solução frente de onda conectando tais pontos. Neste caso, as soluções de ondas viajantes podem ser escritas como,

$$u(x, t) = U(z), \quad \text{sendo } z = x - ct. \quad (39)$$

Assumimos que  $c \geq 0$  (velocidade da onda) e fazendo a mudança de variável para variável de onda  $z$  em (38) temos,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{dU}{dz} \frac{\partial z}{\partial t} = \frac{dU}{dz}(-c) = -c U', \quad \text{e} \quad \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = U'', \quad (40)$$

em que, após substituição em (38), temos,

$$U'' + c U' + U(1 - U) = 0. \quad (41)$$

Para obtermos mais informações, do ponto de vista qualitativo, escrevemos a equação (41) como um sistema de equações diferenciais ordinárias de primeira ordem em relação a  $z$ , isto é,

$$\begin{aligned} \frac{dU}{dz} &= V, \\ \frac{dV}{dz} &= -cV - U(1 - U), \end{aligned} \quad (42)$$

que nos dá o comportamento das soluções no plano de fase como,

$$\frac{dV}{dU} = \frac{-cV - U(1 - U)}{V}. \quad (43)$$

O sistema (42) possui dois pontos críticos  $(0,0)$  e  $(1,0)$ . Para estudarmos o tipo de estabilidade destes pontos no plano de fase calculamos os autovalores da matriz jacobiana do sistema (42). De fato, se considerarmos,

$$f(U, V) = V, \quad e \quad g(U, V) = -cV - U(1 - U), \quad (44)$$

então temos,

$$J = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial U} & \frac{\partial f}{\partial V} \\ \frac{\partial g}{\partial U} & \frac{\partial g}{\partial V} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 2U - 1 & -c \end{pmatrix}. \quad (45)$$

Analisando o polinômio característico no ponto  $(0,0)$ , obtemos,

$$\det(J(0,0) - \lambda I) = \begin{vmatrix} -\lambda & 1 \\ -1 & -c - \lambda \end{vmatrix} = 0, \quad (46)$$

ou seja,

$$\lambda^2 + c\lambda + 1 = 0, \quad (47)$$

que nos dá os seguintes autovalores,

$$\lambda_1 = \frac{-c + \sqrt{c^2 - 4}}{2}, \quad e \quad \lambda_2 = \frac{-c - \sqrt{c^2 - 4}}{2}. \quad (48)$$

Portanto, o ponto  $(0,0)$  é um nó estável se  $c^2 > 4$ , pois os autovalores são reais com sinais negativos, e um nó espiral estável se  $c^2 < 4$ . Logo, para obtermos soluções realísticas, sob o ponto de vista biológico, consideramos  $c \geq 2$  pois, caso contrário, teremos  $-2 < c < 2$  que corresponde a um nó espiral e, conseqüentemente, obteremos valores negativos para a densidade da população, ou então, teremos  $c < -2$ , o que também não é aceitável, pois a velocidade de onda deve ser não negativa.

No ponto crítico  $(1,0)$  obtemos o seguinte polinômio característico,

$$\det(J(1,0) - \lambda I) = \begin{vmatrix} -\lambda & 1 \\ 1 & -c - \lambda \end{vmatrix} = 0, \quad (49)$$

ou seja,

$$\lambda^2 + c\lambda - 1 = 0, \quad (50)$$

com os seguintes autovalores,

$$\lambda_1 = \frac{-c + \sqrt{c^2 + 4}}{2}, \quad \text{e} \quad \lambda_2 = \frac{-c - \sqrt{c^2 + 4}}{2}. \quad (51)$$

Portanto, o ponto  $(1, 0)$  é um ponto sela para todo valor de  $c > 0$ , pois os autovalores são reais com sinais opostos. Logo, considerando os resultados obtidos pelos pontos críticos, e que estes são condição necessária e suficiente no espaço bidimensional, verificamos a existência da onda viajante entre os pontos de equilíbrio, do ponto de equilíbrio  $(1, 0)$ , um ponto tipo sela, para o ponto de equilíbrio estável  $(0, 0)$ , e na forma monótona se  $c \geq 2$ .

No próximo capítulo, abordaremos aspectos importantes relativos ao problema biológico em questão, a doença do caranguejo letárgico, bem como apresentaremos um modelo matemático para a dispersão da doença.

## 4 MODELO MATEMÁTICO

Este capítulo é dedicado à apresentação de um modelo matemático para a dispersão da DCL e da solução onda viajante para tal modelo. Para isso, é necessário compreender questões relevantes a respeito da biologia do problema, embora a forma de transmissão e a dinâmica de dispersão da doença ainda não sejam conhecidas plenamente.

Assim, abordamos inicialmente o problema biológico para, e em seguida, apresentarmos o modelo matemático proposto para a DCL.

### 4.1 Aspectos Biológicos

Nesta seção, realizamos um breve descritivo a respeito da doença do caranguejo letárgico e sua dinâmica, bem como dos entes envolvidos no problema biológico, o caranguejo-uçá e o fungo patogênico da DCL.

#### 4.1.1 O Caranguejo-Uçá

O caranguejo-uçá, *Ucides cordatus*, também conhecido popularmente por catanhão, caranguejo do mangue ou caranguejo-verdadeiro, é uma espécie que habita os manguezais localizados na costa atlântica do continente americano desde a Flórida (Estados Unidos) até Santa Catarina (Brasil), como pode ser observado na Figura 1 (b). É o maior crustáceo encontrado em regiões de mangue, e também o maior de sua família (Ocypodidae), sendo que sua carapaça chega a atingir 10 cm de largura e 30 cm de envergadura na fase adulta. Apresenta uma longevidade de até mais de dez anos, atingindo sua maturidade sexual por volta dos dois a três

anos de idade (Projeto ALMA, 2006).

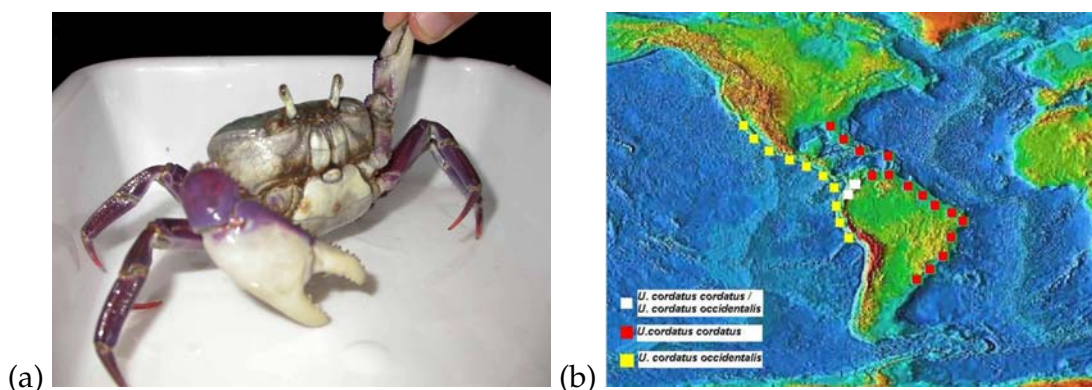


Figura 1: (a) O caranguejo-uçá (Projeto ALMA, 2006), e (b) Distribuição do caranguejo-uçá pelo continente americano (PUÇÁ, 2009).

De acordo com o GIA, Grupo Integrado de Aquicultura e Estudos Ambientais, da Universidade Federal do Paraná - UFPR, essa espécie tem comportamento territorialista construindo tocas individuais nos substratos macios das áreas de mangue, onde é encontrado, áreas essas que são influenciadas pelas marés. Suas tocas, que são intensamente protegidas de eventuais invasores, possuem profundidade máxima de dois metros e promovem a oxigenação das camadas mais profundas de sedimento de seu ecossistema. Quando submersas, em períodos de maré alta, as tocas servem de refúgio contra predadores e da dessecação. Durante a maré baixa, cada qual deixa sua toca para limpá-la, ou construir uma nova toca, e também para se alimentar. Usualmente, seu alimento tem origem vegetal, como algas, raízes, cascas, galhos, frutos, sementes e folhas em decomposição, podendo ser composto também por sedimento misturado à matéria orgânica e até, ocasionalmente, por alimentos de origem animal, como poliquetas, crustáceos, insetos e certas espécies de moluscos (GIA, 2006).

O período de reprodução é marcado pela presença em todo o mangue de um odor característico exalado pelos machos da espécie, e que produzem, concomitantemente, uma espuma branca. No acasalamento, os caranguejos adultos, tanto machos quanto fêmeas, deixam então suas tocas simultaneamente

deslocando-se de um lado para o outro de maneira desordenada, em perseguição mútua, degladiando-se entre si e copulando. Esse fenômeno é conhecido como “andada”, como pode ser visto na Figura 2 (b). Nesse período, os caranguejos passam por momentos de grande estresse físico e hormonal. Suas larvas, ao serem liberadas na água, nadam e alimentam-se de animais microscópicos e pequenas algas presentes na água, sofrendo processos de muda até atingirem a fase de megalopa, fase essa que precede a primeira fase de caranguejo propriamente dita, quando retornam para construir suas tocas no sedimento (Projeto ALMA, 2006; Cottens, 2009).

Há relatos de que o caranguejo-uçá já havia sido observado no litoral brasileiro por jesuítas e viajantes portugueses no período do descobrimento. Sua coleta na natureza consiste em uma atividade que remonta a tal período, sendo que, desde essa época, era utilizado como recurso medicinal para tratamento de doenças e, especialmente, como alimento por populações indígenas que habitavam regiões litorâneas brasileiras. Sua carne de sabor adocicado é rica em proteínas e minerais, principalmente zinco, e possui baixos teores lipídicos e calóricos. Desde então, além de sua utilização terapêutica, é fonte de alimento para as populações ribeirinhas, tornando-se também uma iguaria presente na culinária brasileira, especialmente dos estados litorâneos (GIA, 2006; Cottens, 2009).

Um dos aspectos que denotam sua importância para seu ecossistema consiste na decomposição de matéria orgânica feita através da ingestão e eliminação de resíduos vegetais. Folhas caídas de árvores do mangue e presentes em suas tocas se degradam 2,4 vezes mais rapidamente que na superfície do solo, sendo que aproximadamente 75% da matéria úmida oriunda das folhas presentes em solo de mangue são incorporadas ao sedimento de forma mais rápida devido à ação do caranguejo-uçá, que utiliza essas mesmas folhas caídas como alimento. Além disso, é um elemento fundamental na análise de impactos ambientais por ser um importante biomonitor de áreas críticas, já que demonstra sensibilidade a diversos poluentes e é encontrado em grande parte do litoral brasileiro (Ribeiro,

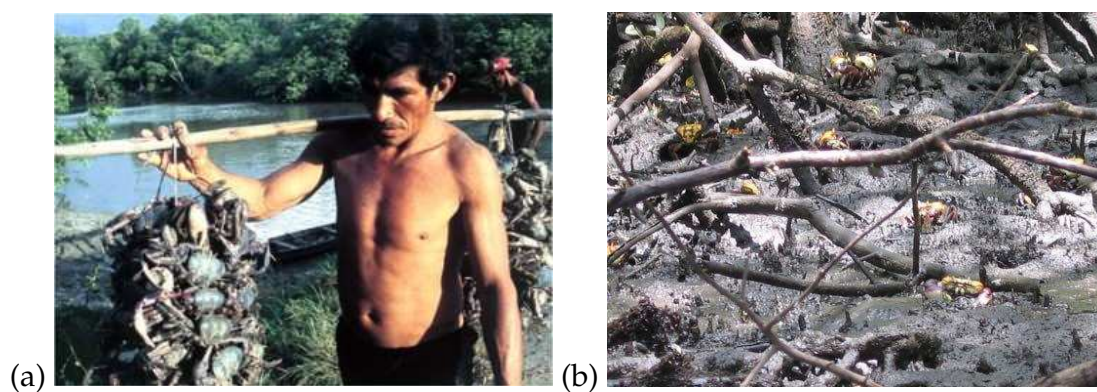


Figura 2: (a) Ribeirinho após coleta de caranguejos (Jornal Folha do Norte, 2009c) e, (b) Caranguejos no mangue no período de acasalamento, conhecido como “andada” (Projeto ALMA, 2006).



Figura 3: Caranguejos liberando suas larvas no mar (Projeto ALMA, 2006).

2008; Ferreira et al., 2009).

Dentre os recursos naturais extraídos de manguezais, a captura de caranguejo é considerada a atividade econômica mais importante conduzida em escala comercial no Brasil. Além do fato de ser utilizado como alimento pelas populações litorâneas, sua coleta e comercialização contribui com a renda familiar das mesmas. Muitas dessas famílias, especialmente as mais carentes, vivem de tal atividade por ser uma prática bastante rústica, que não exige equipamentos sofisticados, e de fácil realização. E por falta de opções de emprego e geração de renda nas regiões ribeirinhas, a coleta do caranguejo tornou-se, para muitos, o único meio de sobrevivência (Souto, 2007).

#### **4.1.2 O Fungo Patogênico**

Pelo grande número de espécies e o grau de complexidade com que se apresentam, os fungos por si só formam um reino próprio. Enquanto a maioria se alimenta de matéria orgânica em decomposição, outros são espécies predadoras. Possuem alta variabilidade morfológica e alternância de fases. Atualmente, a caracterização das espécies é feita através da identificação da morfologia complementada pela análise de sequências de DNA.

Dentre as mais de 80.000 espécies de fungos catalogadas, cerca de 50% pertence ao Filo Ascomycota. Os ascomicetos são conhecidos como fungos dematiáceos ou fungos negros da família Hypotrichiellaceae. Tais fungos possuem coloração escura por causa da presença de melanina na parede celular das células vegetativas e reprodutivas, e estão comumente presentes na natureza em integração com o solo e com material orgânico em decomposição, especialmente em regiões de clima tropical e subtropical.

Grande parte dos fungos ascomicetos hypotrichiellaceos são responsáveis por inúmeros casos de micoses e apresentam uma forte tendência à patogenicidade em hospedeiros vertebrados e invertebrados. Dentre os principais tipos de micoses destaca-se a feohifomicose que caracteriza-se por uma va-

riedade de manifestações, incluindo desde a colonização superficial até a infecção sistêmica podendo, em alguns casos, causar lesões cerebrais em humanos e outros organismos. Dentre tais fungos destacam-se os do gênero *Exophiala* (GIA, 2006).

#### 4.1.3 A Doença do Caranguejo Letárgico

Desde 1997, tem-se observado eventos de mortalidade das populações de caranguejo-uçá no litoral brasileiro, com redução de até 85% das capturas em determinadas regiões. Durante os eventos de mortalidade, os caranguejos moribundos apresentam-se letárgicos, sem controle das pernas e quelas e sem equilíbrio. Aparentemente, as mortes ocorrem fora das tocas, mas próximos a elas, sendo que os caranguejos mortos têm sido encontrados com o cefalotórax virado para baixo. Em função desses sintomas, esta enfermidade foi chamada de Doença do Caranguejo Letárgico (DCL) (Boeger et al., 2005).

Após inúmeras especulações sobre o que poderia estar causando a enfermidade, em 2005, comprovou-se que o agente causador da DCL é o fungo patogênico *Exophiala cf psychrophila*, uma levedura negra da Filo *Ascomycota*. Para tanto, foram realizadas análises morfológica e de sequenciamento genético para uma precisa identificação do fungo patogênico. Além disso, a equipe do GIA desenvolveu e aplicou marcadores moleculares a caranguejos, sintomáticos e assintomáticos, e em diversas regiões do litoral do nordeste e do sudeste brasileiro, de modo a permitir não apenas a detecção da doença, mas também a prospecção dessa espécie de fungo no meio ambiente. A comprovação de que o *Exophiala cf psychrophila* era a agente patogênico responsável causador da DCL veio com a realização de experimento de infecção experimental, e que satisfizes os postulados de Koch (GIA, 2006).

Esta é a primeira enfermidade causada por fungo em crustáceos e é específica do caranguejo-uçá. O fungo da DCL não é facilmente encontrado entre os períodos em que ocorrem as mortalidades, tendo sido então detectado apenas em caranguejos-uçá, todos assintomáticos (caranguejos resistentes). Não

há também qualquer evidência da presença do fungo da DCL no solo ou em amostras de plantas dos manguezais ou de viveiros de cultivo. Em função disso, a hipótese inicial era de que dispersão ocorresse pelo mar.

Usualmente, a dispersão das várias espécies de fungos no meio ambiente dá-se por algum processo advectivo, como o vento ou água corrente, transportando suas hifas ou seus conídios (também conhecidos por esporos, e que surgem a partir de hifas modificadas), nos quais encontra-se seu material genético. Apenas as formas assexuadas (anamorfias) do fungo, isto é, hifas e conídios, foram encontradas parasitando os caranguejos (GIA, 2006). Ribeiro, admitindo por hipótese que o processo difusivo do *Exophiala cf psychrophila* acontecesse por via marítima, e fundamentalmente pelo contato do caranguejo-uçá com a água do mar, examinou a resistência desse fungo a diferentes índices de salinidade e temperaturas variadas. Em seu trabalho, observou que todas as amostras que foram examinadas apresentaram uma grande porcentagem de fungos que conseguiram sobreviver às condições a que foram expostos, até mesmo às mais adversas para sua sobrevivência. Suas conclusões corroboram a hipótese inicial de que a dispersão da DCL ocorresse pelo mar (Ribeiro, 2008).

A dispersão da DCL entre os estuários vem ocorrendo a partir do primeiro local de registro, em 1997, nos manguezais de Goiana, município vizinho a Recife, em Pernambuco. Esta dispersão parece ocorrer em forma de ondas, principalmente no sentido norte-sul, uma onda frontal de grande mortalidade de caranguejos seguida por ondas de mortalidade menores até a redução ou eliminação dos eventos de mortalidade. Até agora a doença atingiu um grande número de estuários na costa do Brasil e apesar dos esforços dos profissionais do meio ambiente em deter esse avanço (com o estabelecimento de barreiras sanitárias e controle de catadores externos ao estado), a DCL continua se espalhando para outros estados (GIA, 2006). Recentemente, foi detectada a presença da DCL em Goiabeiras, na Grande Vitória-ES, o que levou as autoridades a proibirem temporariamente a coleta de caranguejos para o não comprometimento definitivo

dos estoques, dado o enorme decréscimo populacional de caranguejos-uçá (Jornal Folha do Norte, 2009a).

## 4.2 O Modelo Matemático

A seguir, apresentaremos um modelo matemático para a dispersão da DCL, inicialmente na forma dimensional, em seguida na forma adimensionalizada e por fim, o modelo espacial.

### 4.2.1 O Modelo Dimensional

Ferreira et al. (2009) propuseram um modelo descrevendo a dinâmica de transmissão da DCL entre a população de caranguejos-uçá (*Ucides cordatus*). Esse modelo é composto pelo seguinte conjunto de equações diferenciais ordinárias (Ferreira et al., 2009),

$$\begin{aligned}\frac{dS(t)}{dt} &= \phi S(t) \left(1 - \frac{S(t)}{K}\right) - (\mu + \mu_C) S(t) - \beta S(t) F(t) + \gamma I(t), \\ \frac{dI(t)}{dt} &= \beta S(t) F(t) - (\gamma + \mu + \alpha) I(t), \\ \frac{dF(t)}{dt} &= \sigma \alpha I(t) - \mu_F F(t),\end{aligned}\tag{52}$$

em que,

- $S(t)$  corresponde à população de caranguejos susceptíveis à doença,
- $I(t)$  à quantidade de caranguejos infectados pela mesma,
- $F(t)$  é a densidade de fungos,

sendo cada uma das equações correspondentes às respectivas variações populacionais de  $S$ ,  $I$  e  $F$  no tempo. A primeira equação possui um termo logístico descrevendo o crescimento populacional de  $S$  a uma taxa  $\phi$  de natalidade de caranguejos susceptíveis e um decréscimo por competição de acordo com a capacidade  $K$  de suporte do meio. A população de  $S$  também é diminuída em função das taxas  $\mu$

e  $\mu_C$  de mortalidade natural e por coleta, respectivamente, bem como pelo contato com a população  $F$  de fungos a uma taxa  $\beta$  de probabilidade de contato entre as duas populações, de forma que tais caranguejos tornam-se infectados. Por esse motivo, esse mesmo termo é acrescentado à segunda equação, correspondente à variação da população  $I$  de caranguejos infectados. A população de caranguejos susceptíveis também é aumentada pela quantidade de caranguejos infectados que tornam-se recuperados a uma taxa  $\gamma$  de recuperação, sendo tal termo subtraído da segunda equação. Uma vez infectado, o caranguejo ou morre a uma taxa  $\alpha$  de mortalidade pela doença, ou por mortalidade natural  $\mu$ , ou torna-se novamente susceptível, uma vez que os artrópodes (por exemplo crustáceos e insetos) só tem imunidade natural, portanto não há memória imunológica. Já a terceira equação, relativa à variação da população  $F$  de fungos, possui um termo correspondente ao crescimento de tal população a partir de seu desenvolvimento em caranguejos infectados a uma taxa  $\sigma$ , fungos esses que são liberados no meio à medida que os caranguejos infectados morrem a uma taxa  $\alpha$  de mortalidade pela doença, e outro termo de decrescimento populacional a uma taxa  $\mu_F$  de mortalidade natural de fungos. Todos os parâmetros e seus respectivos valores estão descritos na Tabela 1.

Uma vez considerando a rápida disseminação da DCL ao longo da costa brasileira, passando de estuário em estuário entre os estados litorâneos, e que o fungo apresenta resistência a altos níveis de salinidade, podemos assumir que a DCL tem se propagado pela dispersão da população de fungos por via marítima. Essa hipótese é corroborada pelo fato de que os caranguejos infectados, uma vez moribundos, apresentam letargia, morrendo próximo às suas tocas, e portanto não disseminando a mesma justamente pela dificuldade de locomoção, além do fato de que as populações de caranguejos, por possuírem cada qual uma dinâmica local, contribuiriam muito pouco para a dispersão da DCL através de sua dinâmica espacial. Além disso, não há migração de caranguejos jovens ou adultos entre os estuários, somente de larvas, porém o tamanho das mesmas aliada a fragilidade

Tabela 1: Parâmetros do modelo, descrição biológica e valores assumidos (Ferreira et al., 2009).

Parâmetros	Descrição Biológica (taxas)	Valores
$\phi$	natalidade de caranguejos susceptíveis	0,15 - 0,4 dia <sup>-1</sup>
$K$	capacidade de suporte do meio	200 (assumido)
$\mu$	mortalidade natural de caranguejos	0,00025 - 0,0006 dia <sup>-1</sup>
$\mu_C$	mortalidade pela coleta	0 - 0,5 dia <sup>-1</sup> (assumido)
$\mu_F$	mortalidade de fungos	0,1 (assumido)
$\alpha$	mortalidade pela doença	0,002 - 0,12 dia <sup>-1</sup>
$\beta$	contato entre susceptíveis e fungo	0,001 - 0,029 (assumido)
$\gamma$	caranguejos recuperados	0,01 - 0,1 dia <sup>-1</sup>
$\sigma$	crescimento de fungos	0,01 - 1,4 (assumido)

destas inviabilizam a disseminação do fungo via larvas infectadas.

Assim, para o presente estudo foram incorporados dois termos distintos ao conjunto de equações apresentado anteriormente, sendo um correspondente à difusão da doença,  $D_F$ , e outro referente a advecção,  $v_F$ , estabelecendo uma preferência de sentido a dispersão da doença. Pelos motivos apresentados acima, tais termos foram introduzidos exclusivamente na terceira equação de (52), relacionada à densidade de fungos, e não à segunda equação relativa à população de caranguejos infectados.

Como visto no capítulo 1, os processos de advecção e difusão estão relacionados com a variação de uma população ou de sua densidade no espaço. Por isso, os referidos termos são respectivamente termos de derivada primeira e derivada segunda em relação à variável espacial  $x$ , e cada qual com seu coeficiente associado. Dessa forma, as populações  $S(t)$ ,  $I(t)$  e  $F(t)$ , antes vistas como funções de uma única variável temporal  $t$ , agora são descritas como funções de duas variáveis, a espacial  $x$  e a temporal  $t$ . Temos assim,  $S = S(x, t)$ ,  $I = I(x, t)$  e  $F = F(x, t)$ . Logo,

$$\frac{\partial S}{\partial t} = \phi S \left(1 - \frac{S}{K}\right) - (\mu + \mu_C) S - \beta S F + \gamma I,$$

$$\begin{aligned}\frac{\partial I}{\partial t} &= \beta S F - (\gamma + \mu + \alpha) I, \\ \frac{\partial F}{\partial t} &= \sigma \alpha I - \mu_F F + D_F \frac{\partial^2 F}{\partial x^2} - v_F \frac{\partial F}{\partial x},\end{aligned}\quad (53)$$

sendo  $D_F$  o coeficiente de difusão que, para o presente caso assumimos constante, e  $v_F$  o coeficiente de advecção, também constante.

A partir de então, temos que a terceira equação, relativa à densidade de fungos, passa a ser uma equação de reação-difusão, composta por um termo de difusão com coeficiente constante  $D_F$ , correspondente ao movimento aleatório da população de fungos espacialmente no meio, e um termo referente à função de aumento ou diminuição da densidade de fungos, que é  $\sigma \alpha I - \mu_F F$  correspondendo ao processo de reação da população de fungos no meio, e adicionada ainda de um termo de advecção de coeficiente  $v_F$  constante, correspondendo à movimentação horizontal dos fungos, por algum movimento advectivo, seja o vento, correntes marítimas ou outro equivalente.

Em função dessa equação de reação-difusão, podemos então supor soluções ondas viajantes para a dispersão da DCL. Dessa forma, vamos buscar tais soluções supostamente existentes, encontrando os pontos de equilíbrio do sistema, a solução que conecta tais pontos, a análise da estabilidade, e a velocidade  $c$  da frente de onda.

#### 4.2.2 O Modelo Adimensional

Para tanto, vamos inicialmente adimensionalizar o sistema (53) de equações, para reduzir o número de parâmetros, fazendo as seguintes mudanças de variáveis,

$$\bar{S} = \frac{S}{K}, \quad \bar{I} = \frac{\gamma}{\phi K} I, \quad \bar{F} = \frac{\beta}{\phi} F, \quad \bar{t} = \phi t \quad e \quad \bar{x} = \sqrt{\frac{\phi}{D_F}} x. \quad (54)$$

Retirando a notação em forma de barra, temos o sistema de equações na forma adimensional, dado por,

$$\frac{\partial S}{\partial t} = S(1 - S) - SF - A_1 S + I,$$

$$\begin{aligned}\frac{\partial I}{\partial t} &= A_2 S F - A_3 I, \\ \frac{\partial F}{\partial t} &= A_4 I - A_5 F - A_6 \frac{\partial F}{\partial x} + \frac{\partial^2 F}{\partial x^2},\end{aligned}\tag{55}$$

sendo,

$$\begin{aligned}A_1 &= \frac{\mu_C + \mu}{\phi}, & A_2 &= \frac{\gamma}{\phi}, & A_3 &= \frac{\gamma + \alpha + \mu}{\phi}, \\ A_4 &= \frac{\sigma \alpha \beta K}{\gamma \phi}, & A_5 &= \frac{\mu_F}{\phi}, & A_6 &= v_F \sqrt{\frac{1}{D_F \phi}}.\end{aligned}$$

A adimensionalização proposta permitiu reescrever o sistema original com onze parâmetros como um novo sistema de seis parâmetros. A principal vantagem da adimensionalização é a identificação dos parâmetros relevantes, consequentemente, reduzindo e simplificando a análise do espaço de parâmetros.

### 4.2.3 O Modelo Espacial

O modelo adimensional (55) é composto por equações diferenciais parciais, em função de  $x$  e  $t$ , dentre as quais uma equação de reação-difusão. Bem sabemos também que esses modelos admitem solução onda viajante da forma  $u(x, t) = U(z) = U(x - ct)$ , com  $z = x - ct$ , sendo  $c$  a velocidade de onda. Para encontrarmos tal solução, precisamos reescrever (55) a partir da mudança de variável  $z = x - ct$ , de modo a termos para,

$$S(x, t) = S(z):$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} = -c \frac{dS}{dz} = -c S',\tag{56}$$

$$I(x, t) = I(z):$$

$$\frac{\partial I}{\partial t} = -c \frac{dI}{dz} = -c I',\tag{57}$$

$$F(x, t) = F(z):$$

$$\frac{\partial F}{\partial t} = -c \frac{dF}{dz} = -c F',\tag{58}$$

$$\frac{\partial F}{\partial x} = \frac{dF}{dz} = F',\tag{59}$$

$$\frac{\partial^2 F}{\partial x^2} = \frac{d}{dz} \left( \frac{dF}{dz} \right) = F''.\tag{60}$$

Então, realizando as devidas substituições em (55), obtemos,

$$\begin{aligned}
 \frac{dS}{dz} &= -\frac{1}{c} S(1-S) + \frac{1}{c} S F + \frac{1}{c} A_1 S - \frac{1}{c} I, \\
 \frac{dI}{dz} &= -\frac{1}{c} A_2 S F + \frac{1}{c} A_3 I, \\
 \frac{dF}{dz} &= M, \\
 \frac{dM}{dz} &= -A_4 I + A_5 F + (-c + A_6) M,
 \end{aligned} \tag{61}$$

um novo sistema de equações, agora com 4 EDOs, todas em função da variável  $z$ . A partir deste novo sistema apresentaremos, no capítulo a seguir, a análise da estabilidade do sistema para o ponto de equilíbrio livre da doença, o cálculo da velocidade da solução frente de onda, bem como simulações numéricas.

## 5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Neste capítulo apresentamos os pontos de equilíbrio do sistema anterior, composto por 4 EDOs, realizamos a análise de estabilidade para um dos pontos obtidos, o equilíbrio livre da doença, bem como, simulações numéricas para o problema em questão, além de calcularmos a velocidade da onda de propagação da DCL.

### 5.1 Matriz Jacobiana e os Pontos de Equilíbrio

Os pontos de equilíbrio de (61) são,

- a solução trivial  $E_0 = (S, I, F, M) = (0, 0, 0, 0)$ ,
- o equilíbrio livre da doença dado por  $E_1 = (S, I, F, M) = (1 - A_1, 0, 0, 0)$ , e que também pode ser escrito em função de  $R_C$ , o número de reprodutibilidade basal para a população de caranguejos, com  $R_C = \frac{\phi}{\mu_c + \mu}$  (Ferreira et al., 2009) e, sendo então  $E_1 = \left(\frac{1}{R_C}(R_C - 1), 0, 0, 0\right)$ ,
- o equilíbrio endêmico dado por  $E_2 = (S, I, F, M) = (x_1, x_2, x_3, 0)$  com  $x_i, i = 1, 2, 3$ , constantes dependentes dos parâmetros descritos anteriormente no modelo.

A matriz Jacobiana  $J$  do sistema (61) é dada por,

$$J = \begin{bmatrix} \frac{1}{c}(-1 + 2S + F + \frac{1}{R_C}) & -\frac{1}{c} & \frac{1}{c}S & 0 \\ -\frac{1}{c}A_2F & \frac{1}{c}A_3 & -\frac{1}{c}A_2S & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & A_4 & A_5 & -c + A_6 \end{bmatrix}. \quad (62)$$

Para analisarmos a estabilidade do sistema dinâmico precisamos encontrar o polinômio característico relativo a cada ponto de equilíbrio, e, em seguida, devemos calcular  $\det(J - \lambda I) = 0$ , sendo  $J$  avaliada em cada um dos pontos estacionários encontrados. Como o objetivo do presente trabalho consiste em estudar a dispersão da DCL sobre a população de caranguejos, e não a colonização de tal população, não consideramos em nossa análise a solução trivial  $E_0$ . Buscamos, então, uma solução onda viajante que conecte os dois pontos de equilíbrio restantes, o equilíbrio livre da doença  $E_1$ , sendo um ponto de equilíbrio instável ou ponto sela, e o equilíbrio endêmico  $E_2$ . Assim, nosso interesse consiste em avaliar a matriz Jacobiana  $J$  no ponto de equilíbrio livre da doença  $E_1$ , analisar a estabilidade do ponto através de seu polinômio característico e encontrarmos a solução frente de onda viajante que conecte tais pontos.

## 5.2 Análise de Estabilidade do Equilíbrio Livre da Doença $E_1$

A matriz Jacobiana  $J$  avaliada em  $E_1$  é dada por,

$$J1 = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & 0 \\ 0 & a_{22} & a_{23} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & a_{42} & a_{43} & a_{44} \end{bmatrix}, \quad (63)$$

com,

$$\begin{aligned} a_{11} &= \frac{1}{c R_C}(R_C - 1), & a_{12} &= -\frac{1}{c}, & a_{13} &= \frac{1}{c R_C}(R_C - 1), \\ a_{22} &= \frac{1}{c} A_3, & a_{23} &= -\frac{1}{c R_C}(R_C - 1) A_2, \\ a_{42} &= -A_4, & a_{43} &= A_5, & a_{44} &= -c + A_6. \end{aligned}$$

Esperamos que o ponto de equilíbrio livre da doença  $E_1$  seja o ponto de partida da frente de onda viajante. Dessa forma, é necessário que  $E_1$  seja um ponto de equilíbrio instável ou ponto sela. Para que isto ocorra, é condição

necessária que o respectivo polinômio característico possua ao menos uma raiz real positiva.

Da última matriz obtemos, então, o polinômio característico calculando  $\det(J_1 - \lambda I)$  dado por,

$$\det \begin{bmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} & a_{13} & 0 \\ 0 & a_{22} - \lambda & a_{23} & 0 \\ 0 & 0 & -\lambda & 1 \\ 0 & a_{42} & a_{43} & a_{44} - \lambda \end{bmatrix}$$

$$= (a_{11} - \lambda) \left( -\lambda^3 + (a_{22} + a_{44}) \lambda^2 + (a_{43} - a_{22} a_{44}) \lambda - a_{22} a_{43} + a_{42} a_{23} \right)$$

$$= Q(\lambda) P(\lambda),$$

com,

$$Q(\lambda) = (a_{11} - \lambda), \quad (64)$$

$$P(\lambda) = -\lambda^3 + (a_{22} + a_{44}) \lambda^2 + (a_{43} - a_{22} a_{44}) \lambda - a_{22} a_{43} + a_{42} a_{23}. \quad (65)$$

De Ferreira et al. (2009), temos que  $R_C = \frac{\phi}{\mu_C + \mu}$  corresponde ao número de reprodutibilidade basal para a população de caranguejos. Para que a população de caranguejos consiga se estabelecer colonizando o meio ambiente é necessário que tenhamos  $R_C > 1$  (Ferreira et al., 2009).

Ao buscarmos as raízes dos polinômios, de (64) temos,

$$Q(\lambda) = (a_{11} - \lambda) = 0 \quad \Rightarrow \quad \lambda = a_{11} = \frac{1}{c R_C} (R_C - 1) > 0,$$

se  $R_C = \frac{\phi}{\mu_C + \mu} > 1$  (Ferreira et al., 2009).

Dessa forma, como  $Q(\lambda)$  possui raiz positiva, temos então assegurada a condição de que  $E_1$  é um ponto de equilíbrio instável ou ponto sela, condição essa necessária para a existência da solução frente de onda viajante.

A velocidade de propagação da onda viajante será calculada ao avaliarmos o ponto de máximo ou mínimo local em  $P(\lambda)$  e resolvermos  $P(\lambda) = 0$

(Maidana & Yang, 2008, 2009; Takahashi et al., 2005). Analisando, então  $P(\lambda)$ , verificamos que,

$$\lim_{\lambda \rightarrow \pm\infty} P(\lambda) = \mp \infty, \quad (66)$$

e de (65), para  $\lambda = 0$ , obtemos,

$$P(0) = -a_{22} a_{43} + a_{42} a_{23}. \quad (67)$$

Analisando, também, o termo independente de  $P(\lambda)$ , e lembrando que  $R_c > 1$ , temos,

$$\begin{aligned} -a_{22} a_{43} &= -\frac{A_3 A_5}{c} = -\frac{\mu_F (\gamma + \mu + \alpha)}{c \phi^2} < 0, \\ a_{42} a_{23} &= \frac{(R_C - 1) A_4 A_2}{c R_C} = \frac{\sigma \alpha \beta K (\phi - (\mu_C + \mu))}{c \phi^3} > 0. \end{aligned}$$

Assim, se  $R_F$ , que corresponde ao número de reprodutibilidade basal para a população de fungos (Ferreira et al., 2009), for maior que 1, isto é,

$$R_F = \frac{\sigma \alpha \beta K (\phi - (\mu_C + \mu))}{(\gamma + \mu + \alpha) \mu_F \phi} > 1, \quad (68)$$

teremos,

$$-a_{22} a_{43} + a_{42} a_{23} = \frac{\mu_F (\gamma + \mu + \alpha)(R_F - 1)}{c \phi^2}, \quad (69)$$

e sendo  $R_F > 1$ , temos que o termo independente de  $P(\lambda)$  é positivo.

Pelas características de  $P(\lambda)$ , temos algumas possibilidades para  $P(\lambda)$ , como nos mostra a Figura 4. Podemos verificar que  $P(\lambda)$  possui ao menos uma raiz real, por ser um polinômio de terceiro grau, e de (69), que tal raiz real é positiva. De (66), temos que as demais raízes  $P(\lambda)$  podem ser um par de raízes complexas conjugadas, uma raiz real dupla ou ainda duas raízes reais distintas. Para termos resultados biologicamente aceitáveis, precisamos que  $P(\lambda)$  tenha raízes reais, pois, em caso contrário, no espaço de fase, haveria solução rotacionando pelo menos um dos eixos relativos às variáveis, de modo que teríamos densidades populacionais assumindo valores negativos, o que é biologicamente inaceitável. Assim, podemos

admitir apenas raízes reais para  $P(\lambda)$ . O valor da velocidade  $c$  de onda está vinculado à obtenção de tais raízes, de modo que o menor valor possível para  $c$  será obtido quando  $P(\lambda)$  possuir uma raiz real dupla, e valores maiores para  $c$  quando tivermos duas raízes reais distintas. Assim, pelos resultados anteriores, devemos avaliar, entre as raízes de  $dP(\lambda)/d\lambda$ , aquela que corresponde a um ponto de mínimo local para  $P(\lambda)$  com o fim de obtermos a velocidade mínima de onda, como podemos observar na Figura 4.

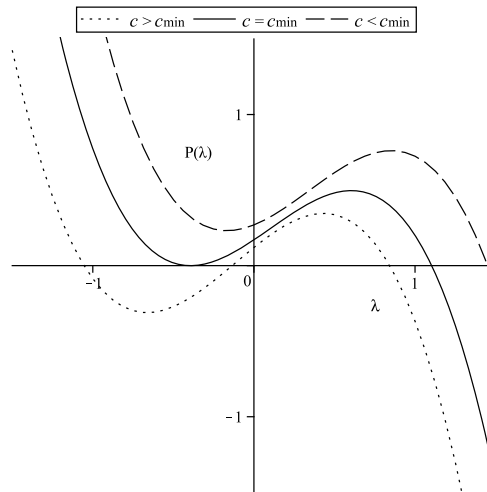


Figura 4: Gráficos do polinômio  $P(\lambda)$  para três velocidades de onda viajante:  $c < c_{min}$ ,  $c = c_{min}$  e  $c > c_{min}$ .

A partir de então vamos calcular as raízes para  $dP(\lambda)/d\lambda$  e avaliarmos a raiz conveniente em  $P(\lambda)$  com o fim de obtermos a velocidade  $c$  da solução frente de onda viajante do modelo da dispersão da DCL.

Calculando a derivada primeira de  $P(\lambda)$  obtemos,

$$\frac{dP(\lambda)}{d\lambda} = -3\lambda^2 + 2(a_{22} + a_{44})\lambda + a_{43} - a_{22}a_{44}, \quad (70)$$

e calculando, em seguida, as raízes de  $dP(\lambda)/d\lambda$ , temos então,

$$\frac{dP(\lambda)}{d\lambda} = -3\lambda^2 + 2(a_{22} + a_{44})\lambda + (a_{43} - a_{22}a_{44}) = 0 \quad \Rightarrow$$

$$\lambda = \frac{1}{3} \left( (a_{22} + a_{44}) \mp \sqrt{(a_{22} + a_{44})^2 + 3(a_{43} - a_{22}a_{44})} \right). \quad (71)$$

Ao analisarmos as raízes obtidas, verificamos que o discriminante  $(a_{22} + a_{44})^2 + 3(a_{43} - a_{22} a_{44})$  é sempre positivo, de modo que,

$$\lambda_- = \frac{1}{3} \left( (a_{22} + a_{44}) - \sqrt{(a_{22} + a_{44})^2 + 3(a_{43} - a_{22} a_{44})} \right) < 0, \quad (72)$$

$$\lambda_+ = \frac{1}{3} \left( (a_{22} + a_{44}) + \sqrt{(a_{22} + a_{44})^2 + 3(a_{43} - a_{22} a_{44})} \right) > 0. \quad (73)$$

Para a análise de máximo ou mínimo local, calculamos,

$$\frac{d^2 P(\lambda)}{d\lambda^2} = -6\lambda + 2(a_{22} + a_{44}), \quad (74)$$

e avaliada nas raízes  $\lambda_-$  e  $\lambda_+$ , temos,

$$\frac{d^2 P(\lambda_-)}{d\lambda^2} = 2 \sqrt{(a_{22} + a_{44})^2 + 3(a_{43} - a_{22} a_{44})} > 0, \quad (75)$$

e,

$$\frac{d^2 P(\lambda_+)}{d\lambda^2} = -2 \sqrt{(a_{22} + a_{44})^2 + 3(a_{43} - a_{22} a_{44})} < 0. \quad (76)$$

Portanto,  $\lambda_-$  é um ponto de mínimo local e,  $\lambda_+$ , um ponto de máximo local.

De (65) estamos interessados apenas no ponto de mínimo local  $\lambda_-$ . Como visto anteriormente, para termos resultados biologicamente aceitáveis, precisamos que  $P(\lambda)$  tenha raízes reais em  $\lambda_-$ . A velocidade  $c$  da frente de onda viajante está relacionada com a obtenção de tais raízes reais, de modo que,  $c = c_{min}$  quando  $\lambda_-$  for uma raiz real dupla (Maidana & Yang, 2008, 2009). Para tanto, vamos avaliar  $\lambda_-$  em  $P(\lambda)$  fazendo  $P(\lambda_-) = 0$ . Assim temos,

$$\begin{aligned} P(\lambda_-) &= -\lambda_-^3 + (a_{22} + a_{44}) \lambda_-^2 + (a_{43} - a_{22} a_{44}) \lambda_- - a_{22} a_{43} + a_{42} a_{23} \\ &= - \left( \frac{1}{3} \left( (a_{22} + a_{44}) - \sqrt{(a_{22} + a_{44})^2 + 3(a_{43} - a_{22} a_{44})} \right) \right)^3 \\ &+ (a_{22} + a_{44}) \left( \frac{1}{3} \left( (a_{22} + a_{44}) - \sqrt{(a_{22} + a_{44})^2 + 3(a_{43} - a_{22} a_{44})} \right) \right)^2 \end{aligned}$$

$$+ (a_{43} - a_{22} a_{44}) \left( \frac{1}{3} \left( (a_{22} + a_{44}) - \sqrt{(a_{22} + a_{44})^2 + 3(a_{43} - a_{22} a_{44})} \right) \right)$$

$$- a_{22} a_{43} + a_{42} a_{23} = 0,$$

sendo,

$$a_{22} + a_{44} = \frac{A_3}{c} + (A_6 - c),$$

$$a_{43} - a_{22} a_{44} = A_5 - \frac{A_3 (A_6 - c)}{c}, \quad e$$

$$a_{22} a_{43} + a_{42} a_{23} = \frac{A_5 A_3 (R_F - 1)}{c}.$$

Ferreira et al. (2009) realizaram uma análise detalhada da dinâmica de transmissão da DCL baseada na variação dos valores dos parâmetros envolvidos. Tal trabalho apresenta uma análise de sensibilidade do modelo em função da variação do parâmetro  $\beta$ , e sua relação com alguns dos demais parâmetros, mostrando quatro situações distintas para a dinâmica da doença: o equilíbrio trivial, o equilíbrio livre da doença, o equilíbrio endêmico e o ciclo limite, o qual surge de uma bifurcação de Hopf. Como estamos interessados em encontrar a velocidade da frente de onda que conecte os pontos de equilíbrio livre da doença e endêmico, consideramos os valores adotados para os parâmetros em equilíbrio endêmico propostos por Ferreira et al. (2009), e utilizados nas simulações numéricas, que são  $K = 200$ ,  $\phi = 0,15 \text{ dia}^{-1}$ ,  $\gamma = 0,01 \text{ dia}^{-1}$ ,  $\alpha = 0,07 \text{ dia}^{-1}$ ,  $\mu = 0,0006 \text{ dia}^{-1}$ ,  $\mu_C = 0,1 \text{ dia}^{-1}$ ,  $\mu_F = 0,1 \text{ dia}^{-1}$  e  $\sigma = 0,7 \text{ dia}^{-1}$ . Adotamos  $v_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$  para o coeficiente de advecção, valor esse estimado a partir das informações relativas às distâncias entre os estuários, onde foram registradas ocorrências da doença e o respectivo tempo de intervalo entre tais eventos, conforme descrito na Tabela 2 no anexo do presente trabalho. Também adotamos para o coeficiente de difusão o valor  $D_F = 0,2 \text{ Km}^2 \text{ dia}^{-1}$  (assumido). O valor de  $\beta$  utilizado é o menor valor

para o qual há o surgimento e propagação da frente de onda viajante,  $\beta = 0,004$ , e que corresponde ao menor valor que temos para  $\beta$  em equilíbrio endêmico. Observamos que  $R_C > 1$  assegura que a população de caranguejos será capaz de colonizar o meio, e  $R_F > 1$  garante que a população de fungos será capaz de invadir a população de caranguejos, disseminando, então, a doença (Ferreira et al., 2009). Para garantirmos a existência dos pontos de equilíbrio livre da doença e endêmico, e conseqüentemente, da solução onda viajante que os conecte, ambas condições devem ser satisfeitas. Para este caso,  $\beta = 0,004$ , temos  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 1,60$ .

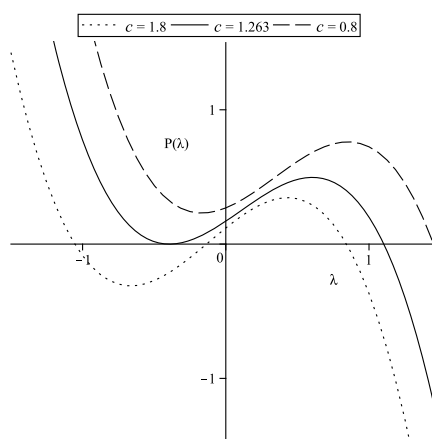


Figura 5: Gráficos do polinômio  $P(\lambda)$  para diferentes valores de  $c$ .

### 5.3 Simulações

Assim, com o uso do *software* MAPLE, versão 12 (Lynch, 2001), ao calcularmos  $P(\lambda_-) = 0$ , obtivemos a velocidade mínima da onda viajante para o modelo de dispersão com advecção, isto é, a velocidade adimensional da frente de onda de propagação da DCL,  $c = 1,263$ , e que corresponde à velocidade  $v = 0,164$  Km dia<sup>-1</sup> para o caso dimensional. A Figura 5 nos mostra os gráficos do polinômio  $P(\lambda)$  para diferentes velocidades de onda viajante para o presente caso. Podemos notar que o polinômio  $P(\lambda)$  tem uma raiz real dupla positiva em  $c = 1,263$ , a velocidade mínima de onda para o modelo com advecção positiva.

Para velocidades menores que esse valor,  $P(\lambda)$  não possui raiz real positiva, o que não é realisticamente aceitável, enquanto que para velocidades maiores que o valor mínimo para a velocidade de onda teremos duas raízes reais positivas e distintas (Maidana & Yang, 2008, 2009).

Foram feitas simulações numéricas utilizando o modelo adimensional. Embora alguns dos parâmetros do modelo possuam um espectro de valores possíveis a serem adotados, utilizamos um conjunto específico de valores utilizados por Ferreira et al. (2009). As populações de caranguejos susceptíveis  $S$ , de caranguejos infectados  $I$  e de fungos  $F$  estão identificadas nos gráficos de dinâmica espacial e temporal respectivamente pelas cores vermelha, verde e azul. No caso da dinâmica espacial, foram selecionados intervalos de tempo específicos de modo que fosse possível notar com mais clareza a propagação da frente de onda viajante da dispersão da doença através da dinâmica das três populações envolvidas. Nos gráficos relativos à dinâmica espacial, as simulações foram realizadas a partir de um único pulso de infecção gerado no momento inicial na origem espacial. Como condições iniciais utilizamos  $S = 1$ ,  $I = 0$ , e  $F = 1$ , este último apenas no intervalo espacial entre  $-1$  e  $1$ , o que corresponde ao pulso de infecção inicial. Na fronteira, utilizamos as condições de Neumann.

As simulações numéricas foram feitas utilizando o *software* FlexPDE, versão estudante (FlexPDE 5.0, 2005), e a partir dos conjuntos de dados obtidos, foram gerados os gráficos através do GNUPLOT (GNUPLOT 4.2, 2009), com o uso de algoritmos em linguagem C.

Temos para o presente modelo quatro estados distintos, que são, o equilíbrio trivial, o equilíbrio livre da doença, o equilíbrio endêmico e o ciclo limite, havendo bifurcação de Hopf entre o equilíbrio endêmico e o ciclo limite, a partir das possibilidades de variações de parâmetros do modelo. Assim, como Ferreira et al. (2009), adotamos  $\beta$  como o parâmetro utilizado para verificarmos essa distinção. Dessa forma, para o conjunto de valores citados anteriormente, temos o equilíbrio livre da doença para valores de  $\beta = 0,001$  a  $\beta = 0,003$ , o equilíbrio endêmico de

$\beta = 0,004$  até  $\beta = 0,021$  e o ciclo limite a partir de  $\beta = 0,022$ .

As Figuras 6 e 7 apresentam o equilíbrio livre da doença, com  $\beta = 0,001$ . No caso, nos gráficos de dinâmica espacial, é possível notar o pulso de infecção gerado no tempo inicial, com o decréscimo da população de caranguejos susceptíveis e um aumento das populações de caranguejos infectados e de fungos também na origem. Neste caso, a condição necessária para a existência da população de caranguejos susceptíveis  $S$  é satisfeita,  $R_C = 1,49$ , enquanto que a condição para a existência da infecção não,  $R_F = 0,40$ . Com o decorrer do tempo, as populações de caranguejos infectados e fungos são extintas, não havendo a propagação da onda viajante, permanecendo somente a população de caranguejos susceptíveis, como mostra o gráfico da dinâmica temporal. Os diagramas de fase da Figura 7, tanto entre susceptíveis  $S$  e infectados  $I$ , e entre susceptíveis  $S$  e fungos  $F$  nos mostram o decréscimo das populações com o tempo, mas a existência e permanência de  $S$  num valor estável enquanto que  $I$  e  $F$  se extinguem com o tempo, o que é possível ver no plano de fase entre  $I$  e  $F$ .

As Figuras 8, 9, 10 e 11 apresentam dois casos de equilíbrio endêmico, para os quais adotamos  $\beta = 0,004$ , e que se diferenciam pelos valores adotados para o coeficiente de advecção  $v_F$ . Em um caso, Figuras 8 e 9, temos advecção nula,  $v_F = 0,0 \text{ Km dia}^{-1}$ , enquanto que no outro, Figuras 10 e 11, temos o coeficiente de advecção  $v_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ .

Nesses dois casos, Figuras 8, 9, 10 e 11, atribuímos para  $\beta$  o menor valor possível para o equilíbrio endêmico,  $\beta = 0,004$ . Temos, então, no primeiro caso, a propagação da onda viajante de maneira simétrica a partir da origem espacial, com igual propagação de onda nos dois sentidos, e assimétrica no segundo caso, conforme verificamos nos gráficos de dinâmica espacial das Figuras 8 e 10, respectivamente. Isso nos mostra que um processo advectivo presente no modelo proporciona uma preferência de sentido para a propagação da onda, no presente caso, para a direita em função do valor positivo de  $v_F$ . Essa preferência de sentido estabelece então um aumento na velocidade da frente de onda no sentido prefe-

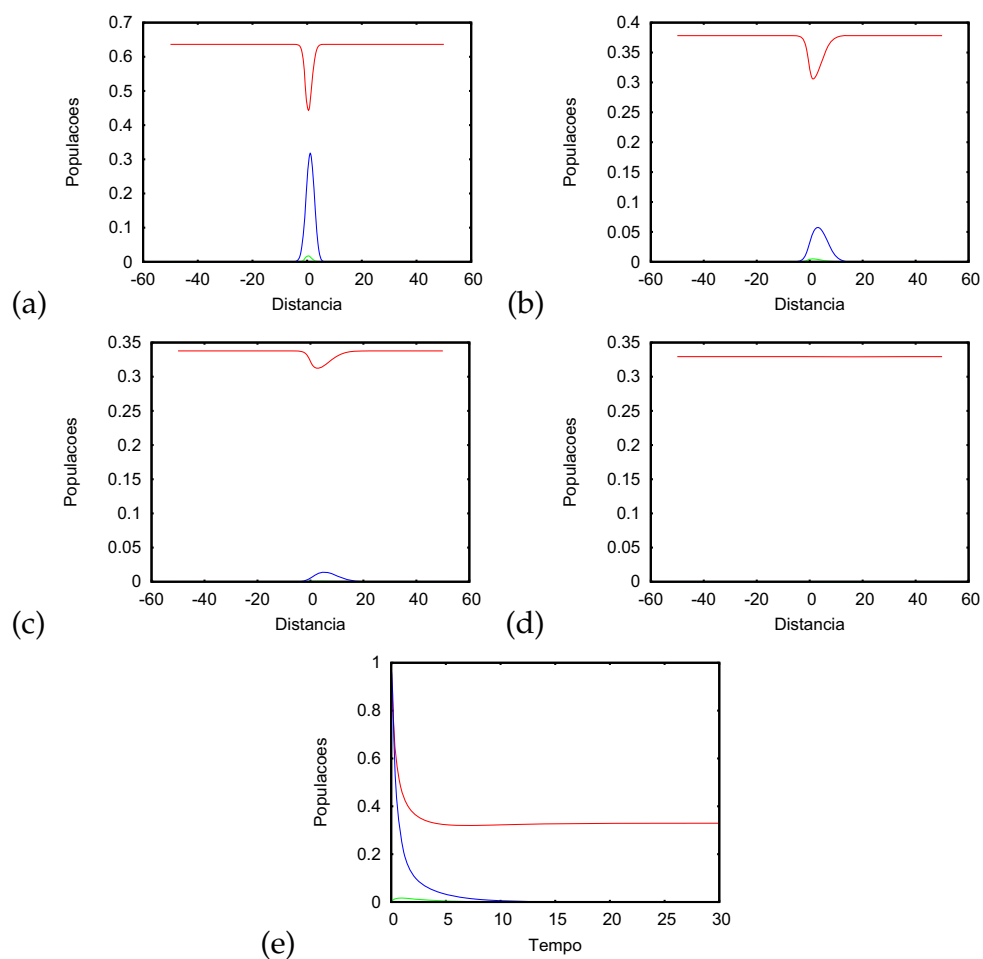


Figura 6: Dinâmica espacial (a,b,c,d), respectivamente, em  $t = 1, 5, 10$  e  $30$ , e dinâmica temporal (e) para  $\beta = 0,001$ ,  $\nu_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ ,  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 0,40$ .

rencial e uma diminuição dessa velocidade no sentido oposto. O fato da DCL se propagar mais rápida e intensamente no sentido norte-sul do litoral brasileiro do que no sentido contrário indica haver um processo de advecção no presente caso.

Nos gráficos de dinâmica temporal dos casos de equilíbrio endêmico, como na Figura 8, podemos notar um período transiente do início da propagação da doença até que os valores populacionais se estabilizem. Já nos gráficos de dinâmica espacial, também da Figura 8, a velocidade de onda  $c = 0,545$ , observada entre os tempos  $t = 38$  e  $t = 93$  com respectivos  $x = 30$  e  $x = 60$ , difere da velocidade mínima calculada para  $\beta = 0,004$ , neste caso, sem advecção, quando  $P(\lambda_-) = 0$ , de

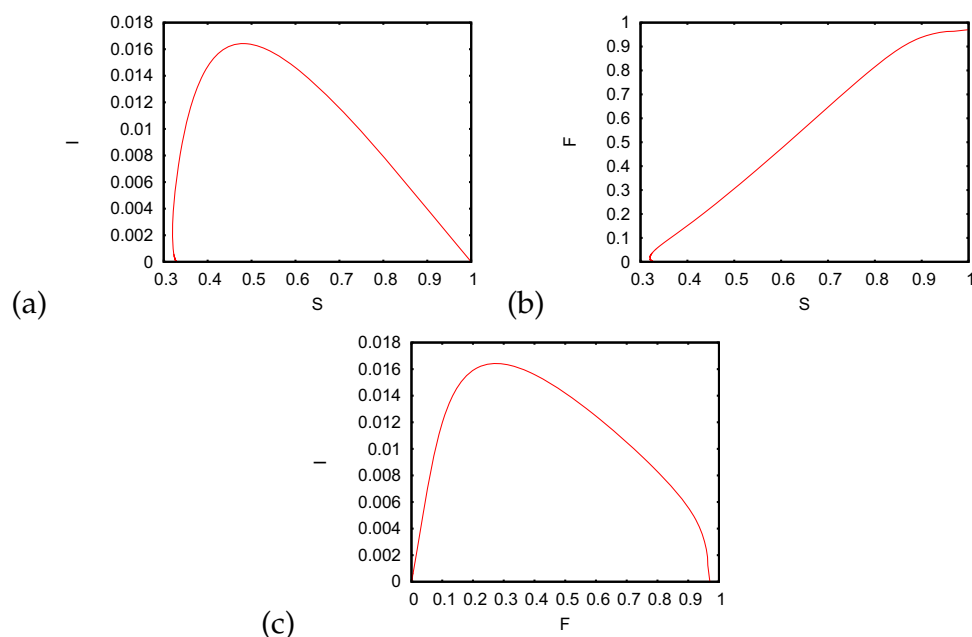


Figura 7: Os diagramas de fase entre (a) caranguejos susceptíveis  $S$  e infectados  $I$ , (b) caranguejos susceptíveis  $S$  e fungos  $F$  e (c) caranguejos infectados  $I$  e fungos  $F$  para  $\beta = 0,001$ ,  $v_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ ,  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 0,40$ .

$c = 0,565$ . Isto deve-se ao fato de que, no tempo  $t = 38$ , as populações ainda não atingiram valores estáveis para o equilíbrio endêmico, o que só ocorre após o tempo  $t = 45$ , como podemos observar no gráfico da correspondente dinâmica temporal. Já a velocidade  $c$  observada entre os tempos  $t = 93$  e  $t = 146,1$ , respectivamente em  $x = 60$  e  $x = 90$ , quando as populações já se encontram em condição de equilíbrio endêmico, corresponde à mesma calculada anteriormente para  $P(\lambda_-) = 0$ , de  $c = 0,565$ . Este exemplo nos mostra que, durante o período transiente, quando os valores populacionais oscilam em função dos picos de infecção irregulares e sucessivos, a velocidade  $c$  de onda também se mostra variável. Após tal período transiente, o valor da velocidade  $c$  de onda corresponde à velocidade da frente de onda viajante.

Os valores adotados para os parâmetros do modelo e utilizados nos gráficos da Figura 10, com processo advectivo e com  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 1,60$ ,

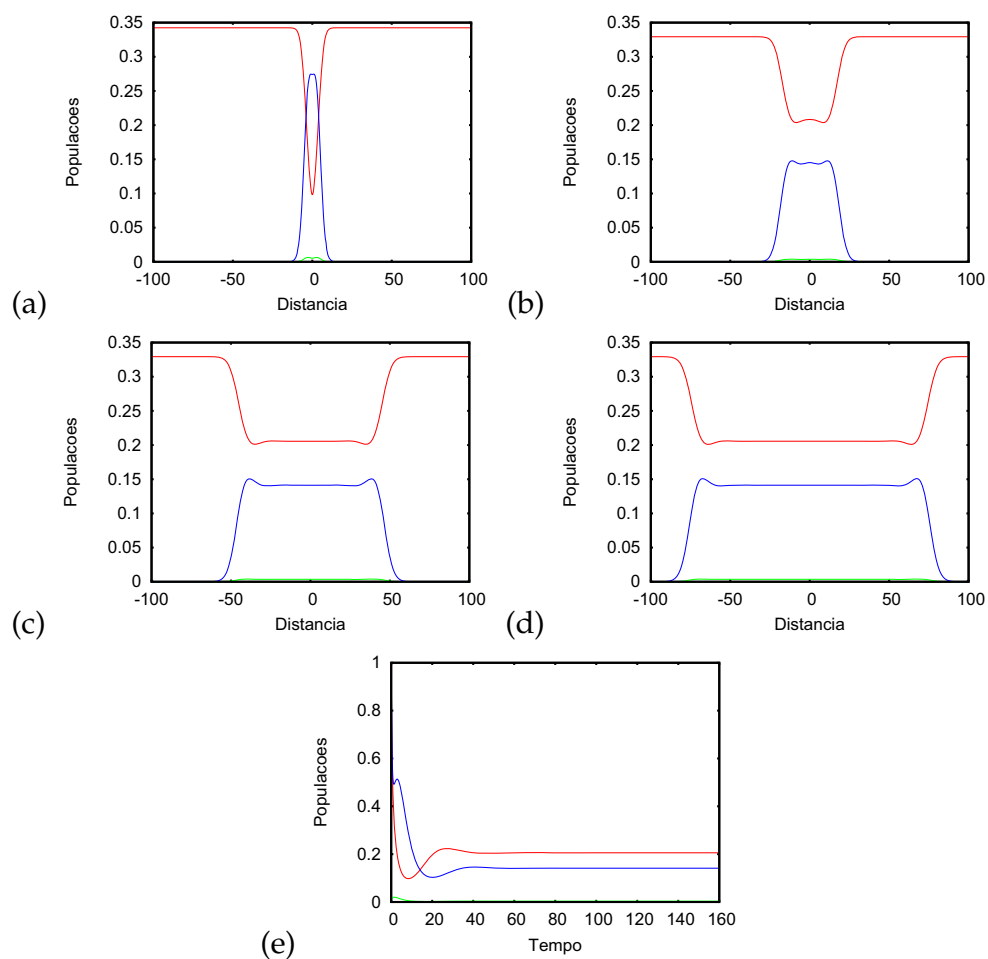


Figura 8: Dinâmica espacial (a,b,c,d), respectivamente, em  $t = 8, 7, 38, 93$  e  $146, 1$ , e dinâmica temporal (e) para  $\beta = 0,004$ ,  $v_F = 0,0 \text{ Km dia}^{-1}$ ,  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 1,60$ .

correspondem aos usados para o cálculo da velocidade mínima da onda viajante, isto é, a velocidade da solução frente de onda,  $c = 1,263$ .

Nos diagramas de fase das Figuras 9 e 11, temos que as populações, após alguma oscilação, estabilizam-se ainda que em valores pequenos, indicando sua permanência e estabilização. Os respectivos diagramas de fase mostram, cada um, convergência para um nó espiral.

Nas Figuras 12 e 13, temos mais um caso de equilíbrio endêmico, agora com  $\beta = 0,012$ , e novamente com advecção  $v_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ . Os gráficos de dinâmica espacial da Figura 12 apresentam, após o foco de infecção inicial, a

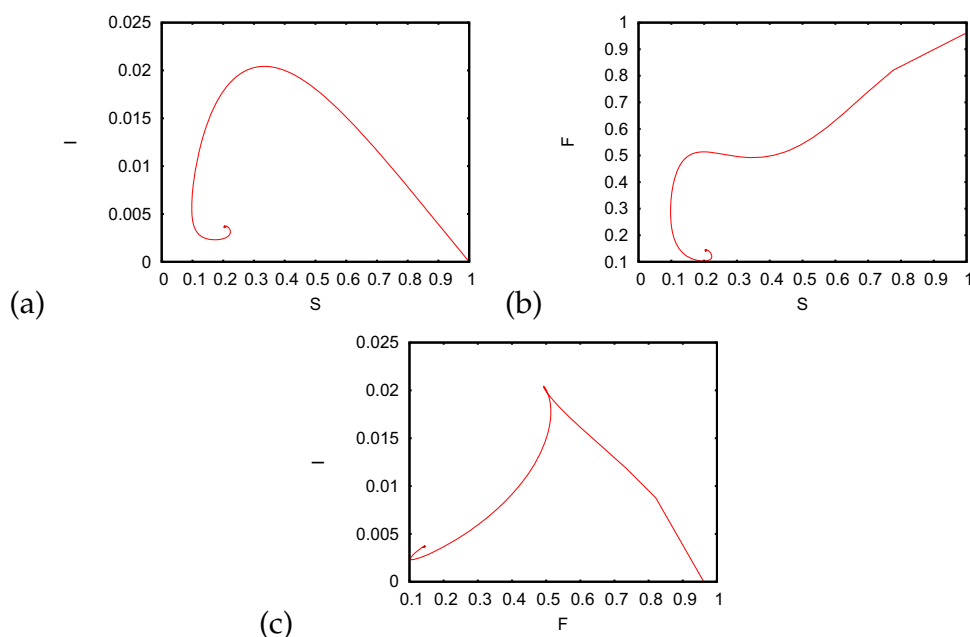


Figura 9: Os diagramas de fase entre (a) caranguejos susceptíveis  $S$  e infectados  $I$ , (b) caranguejos susceptíveis  $S$  e fungos  $F$  e (c) caranguejos infectados  $I$  e fungos  $F$  para  $\beta = 0,004$ ,  $\nu_F = 0,0 \text{ Km dia}^{-1}$ ,  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 1,60$ .

propagação de onda oriunda do primeiro pulso de infecção, bem como um segundo pulso de infecção mostrado no gráfico correspondente ao tempo  $t = 30$ . Já o gráfico da dinâmica temporal da Figura 12 nos mostra uma estabilização populacional para caranguejos susceptíveis e fungos após um período transiente, de oscilações cada vez menores, e que vão desaparecendo com o tempo, convergindo também, cada qual, para um nó espiral. Isto pode ser notado nos diagramas de fase da Figura 13. Para este caso, temos  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 4,80$ .

As Figuras 14 e 15 nos apresentam um caso de ciclo limite, com  $\beta = 0,029$ . Assim como nos casos de equilíbrio endêmico, também temos no ciclo limite sucessivos picos de infecção, com a diferença de que tais picos não desaparecem com o decorrer do tempo. Ao invés disso, após o período transiente, tais picos tornam-se regulares e periódicos, gerando ondas viajantes também regulares e periódicas. Essa periodicidade pode ser notada no gráfico de dinâmica

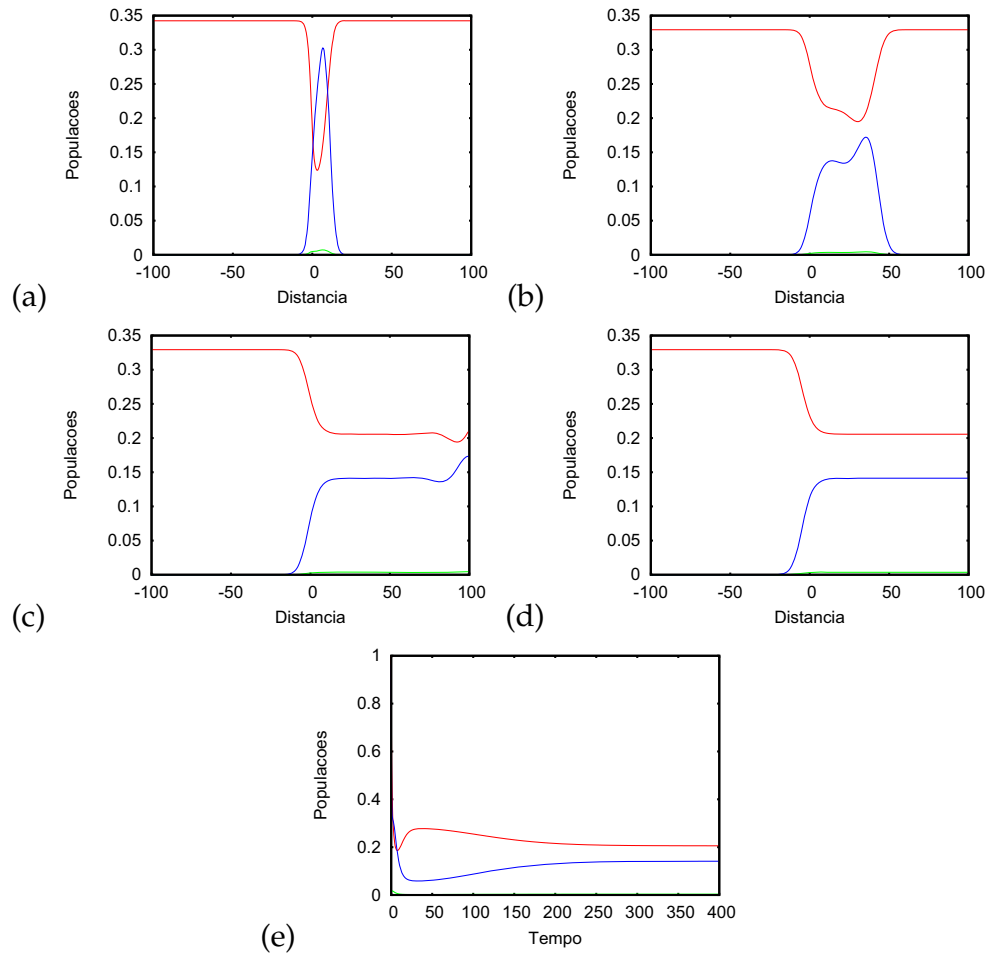


Figura 10: Dinâmica espacial (a,b,c,d), respectivamente, em  $t = 8, 73, 38, 93$  e  $146, 1$ , e dinâmica temporal (e) para  $\beta = 0,004$ ,  $v_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ ,  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 1,60$ .

temporal da Figura 14. Os respectivos diagramas de fase mostram que, neste caso, a convergência ocorre não mais para um nó espiral, mas para um ciclo limite, como podemos ver nos diagramas de fase da Figura 15. Também no presente caso, a onda viajante somente será considerada a frente de onda após o período transiente. A partir de então, já no ciclo limite, cada onda que surge tem sua velocidade correspondendo à velocidade calculada para a frente de onda viajante. A velocidade  $c$  de onda calculada para esta situação, com advecção,  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 11,61$ , é  $c = 2,712$ .

A Figura 16 nos mostra como a velocidades  $c$  de onda viajante va-

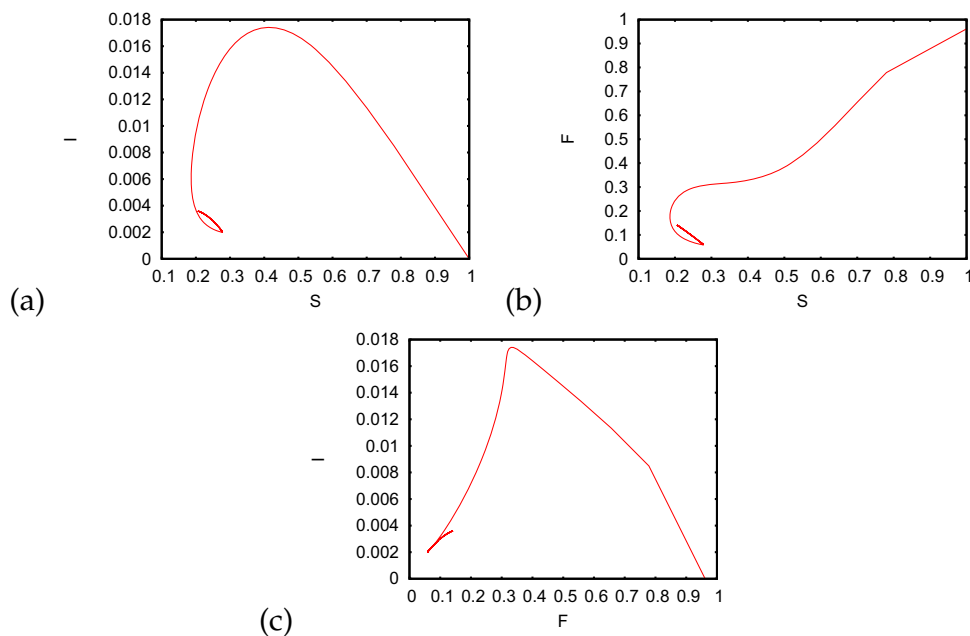


Figura 11: Os diagramas de fase entre (a) caranguejos susceptíveis  $S$  e infectados  $I$ , (b) caranguejos susceptíveis  $S$  e fungos  $F$  e (c) caranguejos infectados  $I$  e fungos  $F$  para  $\beta = 0,004$ ,  $v_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ ,  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 1,60$ .

ria com  $\beta$ . Para o conjunto de valores de parâmetros adotados nas simulações anteriores, temos um aumento da velocidade  $c$  de onda, isto é, da velocidade de propagação da doença à medida que  $\beta$ , a taxa de contato entre caranguejos susceptíveis e fungos, também aumenta. Podemos notar na Figura que a variação de  $c$  é maior para os menores valores de  $\beta$ , abaixo de  $0,01$ , do que para valores maiores, acima de  $0,025$ . Isso indica que ações efetivas de controle da propagação da doença com relação ao contato entre caranguejos susceptíveis e fungos serão mais eficazes quando for pequena a probabilidade de contato entre tais populações. Atualmente, tem sido estudada a possibilidade de introdução, no meio ambiente, de caranguejos geneticamente modificados para serem resistentes à doença, de modo a colonizarem o meio. Com a concretização de tal possibilidade, teríamos uma diminuição da população de caranguejos susceptíveis, e conseqüentemente, uma diminuição da probabilidade de contato entre caranguejos susceptíveis e

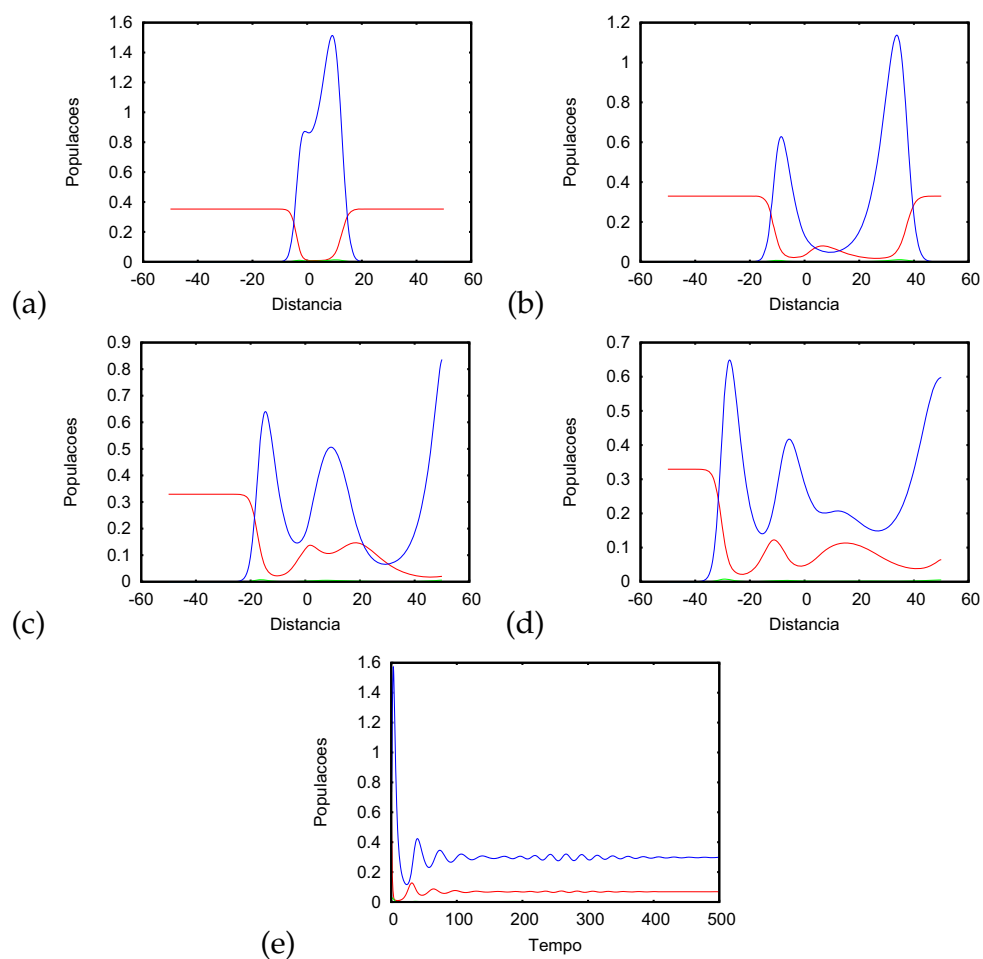


Figura 12: Dinâmica espacial (a,b,c,d), respectivamente, em  $t = 7, 20, 30$  e  $50$ , e dinâmica temporal (e) para  $\beta = 0,012$ ,  $v_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ ,  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 4,80$ .

fungos, mecanismo esse que, em tese, também provocaria uma diminuição da velocidade de propagação da DCL.

Já na Figura 17, vemos como a velocidade  $c$  de onda viajante varia com  $\mu_C$ . Para este caso, utilizamos  $\beta = 0,004$ . Podemos verificar que, com o aumento da taxa de coleta de caranguejos, representada pelo parâmetro  $\mu_C$ , a velocidade  $c$  de onda tende a diminuir, uma vez que a população de caranguejos saudáveis, os susceptíveis, diminuem com o aumento da coleta, diminuindo também a probabilidade de contato entre caranguejos susceptíveis e fungos. É possível notar no gráfico que a diminuição da velocidade de propagação da doença

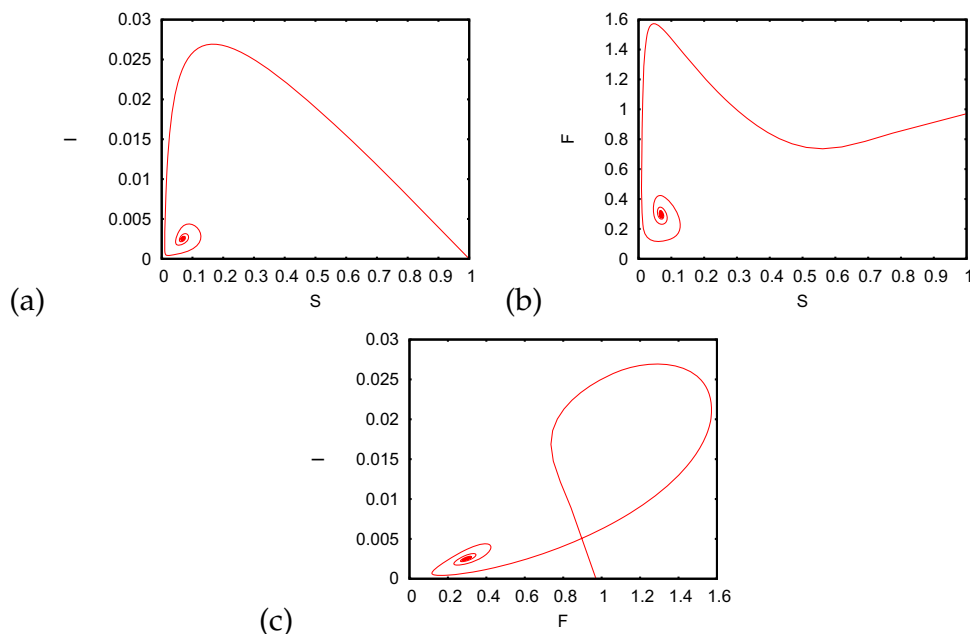


Figura 13: Os diagramas de fase entre (a) caranguejos susceptíveis  $S$  e infectados  $I$ , (b) caranguejos susceptíveis  $S$  e fungos  $F$  e (c) caranguejos infectados  $I$  e fungos  $F$  para  $\beta = 0,012$ ,  $v_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ ,  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 4,80$ .

é mais acentuada para valores mais altos da taxa de coleta, acima de  $0,075$ , enquanto que para valores menores de  $\mu_C$ , entre  $0,0$  e  $0,025$ , a diminuição de  $c$  é bem menor. Tal resultado pode servir de referência para que se encontre um valor adequado para a taxa de coleta, de forma que a atividade de coleta e comercialização de caranguejos possa ser mantida sem o comprometimento dos estoques de suas populações (valores de  $\mu_C$  grandes podem levar a extinção da população), e de modo a reduzir também a velocidade de dispersão da DCL. O presente resultado consiste em um dos principais objetos de interesse dos biólogos para o estabelecimento de mecanismos de controle da DCL, já que a redução da coleta, ou até mesmo a proibição da mesma, tem ação direta e imediata na manutenção dos estoques das populações de caranguejos, e conseqüente preservação da espécie.

A relação entre o parâmetro  $\gamma$ , taxa de recuperação de caranguejos infectados, e a velocidade  $c$  de onda é mostrada na Figura 18. Como podemos

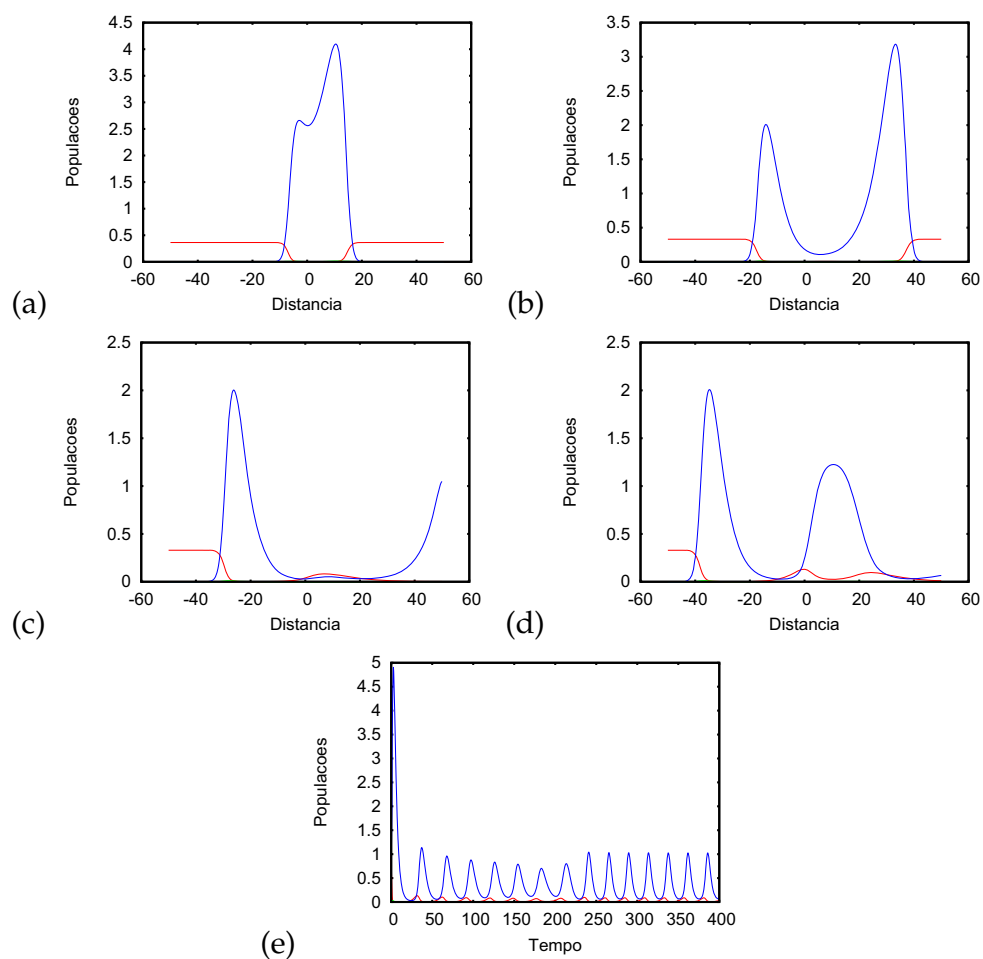


Figura 14: Dinâmica espacial (a,b,c,d), respectivamente, em  $t = 6, 15, 25$  e  $32$ , e dinâmica temporal (e) para  $\beta = 0,029$ ,  $\nu_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ ,  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 11,61$ .

notar, a velocidade  $c$  diminui à medida que o parâmetro  $\gamma$  aumenta, sendo tal diminuição mais sensível para valores menores do parâmetro  $\beta$ , nos casos de equilíbrio endêmico, e mais sutil quando no ciclo limite, para valores maiores de  $\beta$ . Isso nos mostra que, se a taxa  $\beta$  de contato entre  $S$  e  $F$  for pequena, o aumento da população de caranguejos resistentes (via aumento de  $\gamma$ ) leva a diminuição da população de caranguejos infectados, e conseqüentemente, da população de fungos liberados no meio ambiente. Dependendo do valor de  $\beta$ , o aumento de  $\gamma$  pode levar o sistema ao equilíbrio livre da doença, quando temos  $R_F < 1$  (por exemplo, curva azul com  $\beta = 0,004$  e  $\gamma > 0,056$ ).

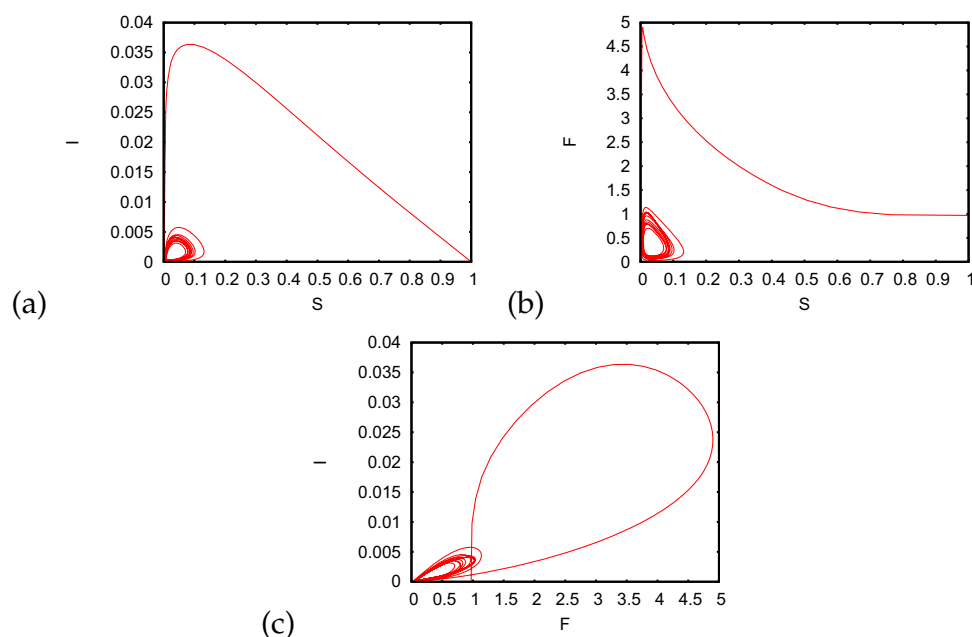


Figura 15: Os diagramas de fase entre (a) caranguejos susceptíveis  $S$  e infectados  $I$ , (b) caranguejos susceptíveis  $S$  e fungos  $F$  e (c) caranguejos infectados  $I$  e fungos  $F$  para  $\beta = 0,029$ ,  $\nu_F = 0,2 \text{ Km dia}^{-1}$ ,  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 11,61$ .

Na Figura 19 temos uma simulação para a variação de  $c$  de acordo com a variação da taxa de advecção  $\nu_F$ . É possível notar claramente no gráfico que a velocidade  $c$  aumenta linearmente com o aumento de  $\nu_F$ , o que é razoável, já que a presença de um processo advectivo deve promover o transporte de fungos de forma mais rápida do que o caso sem advecção. Também verificamos que esse aumento da velocidade de dispersão da doença é maior à medida que  $\beta$  também aumenta. Isso se dá em virtude do aumento da população de fungos, resultante de um contato maior com a população de caranguejos susceptíveis.

Finalmente, na Figura 20, temos uma simulação para a variação de  $c$  de acordo com a variação da taxa de difusão  $D_F$ . É possível notar que a velocidade  $c$  diminui com o aumento de  $D_F$  até um valor assintótico dependente do conjunto de parâmetros adotado, como pode ser visto na Figura 20, na qual podemos observar os resultados obtidos para dois valores distintos de  $\beta$ . A dependência

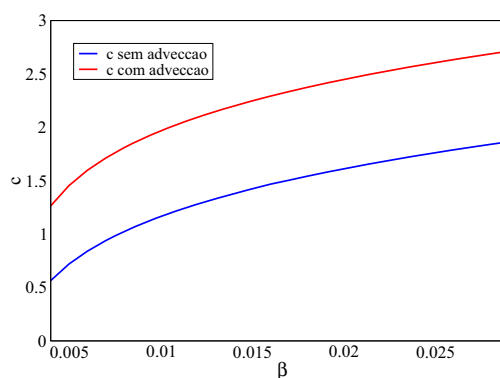


Figura 16: Relação entre a velocidade  $c$  de onda viajante e o parâmetro  $\beta$ .

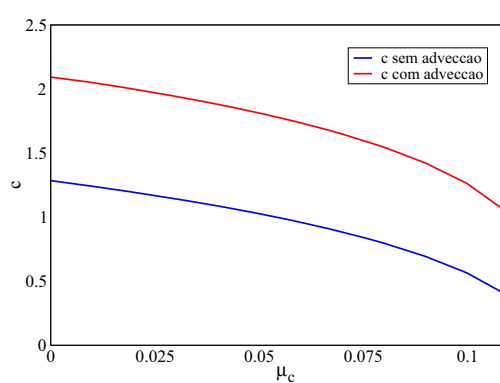


Figura 17: Relação entre a velocidade  $c$  de onda viajante e o parâmetro  $\mu_c$ .

de  $c$  em relação a  $D_F$  é da forma  $1/D_F$ , e do ponto de vista biológico,  $D_F$  pode ser interpretado como viscosidade. Assim, quanto maior for a viscosidade, mais difícil será o deslocamento, e conseqüentemente, menor será o valor de  $c$ .

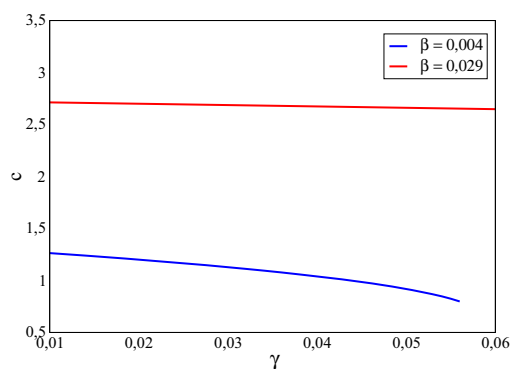


Figura 18: Relação entre a velocidade  $c$  de onda viajante e o parâmetro  $\gamma$ .

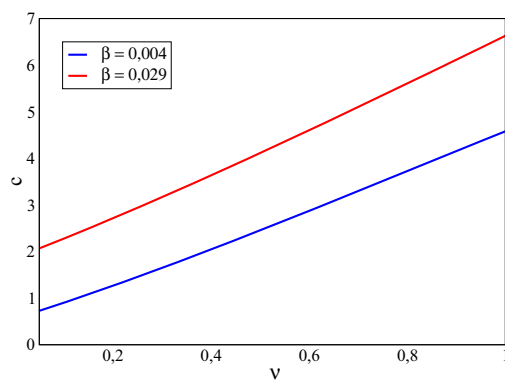


Figura 19: Relação entre a velocidade  $c$  de onda viajante e o parâmetro  $\nu_F$ .

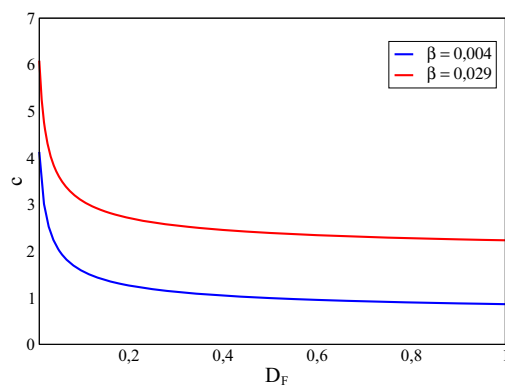


Figura 20: Relação entre a velocidade  $c$  de onda viajante e o parâmetro  $D_F$ .

## 6 CONCLUSÕES

No presente trabalho, estudamos um modelo matemático de equações diferenciais parciais que descreve a dispersão da DCL, doença do caranguejo letárgico, a partir da interação entre as populações envolvidas, de caranguejos susceptíveis  $S$ , de caranguejos infectados  $I$  e de fungos  $F$ , o agente patogênico. Embora os mecanismos de transmissão da doença ainda não sejam plenamente conhecidos, podemos verificar que o modelo, dependente das variáveis espacial e temporal, reproduz adequadamente a dinâmica de dispersão da doença para os valores escolhidos para os parâmetros do modelo e para as condições iniciais e de fronteira adotadas.

O estudo matemático mostrou a existência de três pontos de equilíbrio, que são a solução trivial  $E_0$ , correspondente à ausência das populações ou à extinção das mesmas, um ponto de equilíbrio livre da doença  $E_1$ , quando temos presente somente a população de caranguejos susceptíveis, e um ponto de equilíbrio endêmico  $E_2$ , quando há a coexistência das populações, sendo que neste caso, podemos ter um ponto do tipo fixo ou do tipo soluções periódicas. Como o objetivo do trabalho não era estudar a colonização da população de caranguejos, nem tão pouco a extinção das populações, não consideramos a solução trivial para o presente caso, concentrando nosso interesse nos demais pontos de equilíbrio e buscando uma solução onda viajante conectando ambos.

Para encontrarmos a solução onda viajante de conexão entre o equilíbrio livre da doença e o equilíbrio endêmico, analisamos a estabilidade do ponto de equilíbrio livre da doença  $E_1$ . Verificamos que  $E_1$  é um ponto de equilíbrio instável ou ponto sela, condicionado ao número de reprodutibilidade basal para a

população de caranguejos  $R_C$ , bem como à força de infecção  $R_F$ , ou, número de reprodutibilidade basal para a população de fungos. Para tanto, é necessário que tenhamos  $R_C > 1$  e  $R_F > 1$ . Os cálculos realizados indicam que, quando tais condições são satisfeitas, temos o estabelecimento da infecção, a existência dos dois pontos de equilíbrio e, conseqüentemente, a conexão entre ambos com uma velocidade de propagação da doença, o que ocorre quando temos a taxa  $\beta$  de contato entre as populações de caranguejos susceptíveis e fungos com valores a partir de  $\beta = 0,004$ . Nesse caso, para o conjunto de parâmetros adotados nas simulações, com advecção presente, temos  $R_C = 1,49$  e  $R_F = 1,60$ .

As simulações de dinâmica temporal e os diagramas de fase para os casos em que temos para  $\beta$  valores entre  $\beta = 0,004$  e  $\beta = 0,021$  nos mostram que, do equilíbrio livre da doença, a partir de um pulso de infecção inicial, as populações tendem à coexistência com o passar do tempo, indicando que, nestes casos, há solução onda viajante conectando os pontos de equilíbrio livre da doença e endêmico.

Os registros de ocorrências da DCL nos estuários brasileiros indicam uma periodicidade no reaparecimento da doença num mesmo estuário, produzindo novos eventos de mortandade de caranguejos, eventos esses que vão diminuindo de intensidade até o fim das ocorrências. As simulações feitas para os casos de equilíbrio endêmico procuram reproduzir tal situação.

Já nos casos para  $\beta > 0,021$ , com o mesmo conjunto de parâmetros, como na simulação feita para  $\beta = 0,029$ , temos ciclo limite no modelo em função da bifurcação de Hopf. Nestes casos, as populações tendem à coexistência, mas oscilando de maneira regular e periódica após um período transiente. Assim, para esta situação, e após o período transiente, não temos somente uma onda viajante de propagação, mas sim, ondas periódicas que se propagam no espaço de maneira regular.

Os gráficos entre  $\beta$  e  $c$ , e entre  $\mu_C$  e  $c$  mostram, respectivamente, que a velocidade  $c$  de propagação da doença decresce à medida que diminui também

a probabilidade de contato entre caranguejos e fungos, e também diminui com o aumento da coleta de caranguejos, o que é razoável uma vez que, com o aumento da coleta, há uma diminuição da população de caranguejos susceptíveis  $S$ , o que diminui também o contato entre susceptíveis  $S$  e fungos  $F$ , e conseqüentemente, a possibilidade de dispersão da doença. Por último, o aumento da população de caranguejos resistentes, por exemplo através de manipulação genética, diminui a velocidade de propagação da doença podendo levar o sistema ao equilíbrio livre da doença. Tais informações podem servir para o estabelecimento estratégias de controle no sentido de evitar a propagação da DCL.

Uma das vantagens de obtermos soluções analíticas para a velocidade da onda viajante, é a análise rápida de como esta varia em função dos parâmetros que caracterizam o problema biológico. Outra é que a solução numérica de equações parciais pode, muitas vezes, ser algo muito difícil, pois os métodos numéricos existentes são muito instáveis e dependendo do conjunto de parâmetros utilizados, das condições de contorno adotadas e da discretização temporal e espacial adotada, a solução pode divergir.

Questões como sazonalidade e taxas de difusão e advecção não constantes, são questões, entre outras, não contempladas pelo presente trabalho. O modelo em questão permite novas possibilidades de abordagens, de modo que os resultados e conclusões obtidos no presente trabalho podem ser incorporados em estudos posteriores, tanto para o problema em questão como para outros similares.

## Anexo

Tabela 2: Locais atingidos pela doença

Período	Município	Localidade
Verão de 1997	Goiana-PE	São Lourenço
		Carne de Vaca
Verão de 1998	Bayex-PB	Rio Paraíba do Norte
	Jaboatão-PE	Rio Jaboatão
		Laguna Araçá
	Indiaroba-SE	
Verão de 2000	Rio Corimbataú-RN	Cunhaú
	Aracati-CE	Rio Jaguaribe
	Bayex-PB	Rio Paraíba do Norte
Verão de 2001	Una-BA	
	Canavieiras-BA	
Verão de 2003	Conde-BA	
	Trancoso-BA	
	Belmonte-BA	Rio Itapicurú
	Canavieiras	
	Jequitinhonha-BA	

Período	Município	Localidade
Inverno de 2003	Taperoá	Morro de São Paulo
	Nilo Peçanha-BA	Boiapeba
	Igrapiuna-BA	Cova da Onça
	Maraú-BA	Igarapuá
	Aratuípe-BA	Pratigi
	Jaguaribe-BA	Saquairá
	Valença-BA	Algodões
	Camamú-BA	
	Cairú-BA	
	Itubera-BA	
	Cabrália-BA	
	Parnaíba-PI	Delta do Parnaíba
	Fortim-CE	Rio Pirangi
	Aracati-CE	Sítio Cumbe
2004	Nova Viçosa-BA	Rio Mucuri
	Mucuri-BA	
Inverno de 2005	São Mateus-ES	Campo Grande
	Conceição da Barra-ES	
	Goiabeiras-ES	
	Caravelas-BA	
2008	Aracruz-ES	
	vários municípios-BA	Baixo Sul
	Canavieiras-BA	

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALY, S.; FARKAS, M. Competition in patchy environment with cross diffusion. **Nonlinear Analysis: Real World Applications**, v.5, p.589–595, 2004.

BAURMANN, M.; GROSS, T.; FEUDEL, U. Instabilities in spatially extended predator-prey systems: Spatio-temporal patterns in the neighborhood of Turing-Hopf bifurcations. **Journal of Theoretical Biology**, v.245, n.2, p.220–229, 2006.

BOEGER, W. A.; PIE, M. R.; OSTRENSKY, A.; PATELLA, L. Lethargic crab disease: multidisciplinary evidence supports a mycotic etiology. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v.100, n.2, p.161–167, 2005.

COTTENS, K. F. Efeitos da Temperatura, da Intensidade Luminosa e da Densidade de Cultivo na Larvicultura de *Ucides Cordatus* (Linnaeus, 1763) (Crustacea, Decapoda, Brachyura) em Laboratório. Curitiba, 2009. 82p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Paraná - UFPR.

DILÃO, R. Turing instabilities and patterns near a Hopf bifurcation. **Applied Mathematics and Computation**, v.164, p.391–414, 2005.

EDELSTEIN-KESHET, L. **Mathematical Models in Biology**. Philadelphia: SIAM, 2005. 586p.

FASANO, A.; HERRERO, M. A.; RODRIGO, M. R. Slow and fast invasion waves in a model of acid-mediated tumour growth. **Mathematical Biosciences**, v.220, p.45–56, 2009.

FERREIRA, C. P.; PIE, M. R.; ESTEVA, L.; MANCERA, P. F. A.; BOEGER, W. A.; OSTRENSKY, A. Modelling the lethargic crab disease. **Journal of Biological Dynamics**, v.3, n.6, p.620–634, 2009.

FIGUEIREDO, D. G.; NEVES, A. F. **Equações Diferenciais Aplicadas**. Rio de Janeiro: IMPA, 2007. 307p.

FLEXPDE 5.0. copyright, 2005. PDE solutions inc.

GIA. Desvendando uma tragédia nos manguezais brasileiros. **Revista do Gia**, v.1, n.2, p.1–52, 2006.

GNUPLOT 4.2. Linux Ubuntu versão 9.04, 2009. <http://www.duke.edu/hpgavin/gnuplot.html>.

JORNAL FOLHA DO NORTE. Cadastro de Catadores de Caranguejo no ES Prorrogado, 2009a. <http://www.folhadonorte.com.br/site/ver.php?manchete=661>, acessado em 21 de outubro de 2009.

JORNAL FOLHA DO NORTE. Doença Elimina Caranguejos do Litoral Norte do ES, 2009b. <http://www.folhadonorte.com.br/site/ver.php?manchete=491>, acessado em 13 de dezembro de 2009.

JORNAL FOLHA DO NORTE. Espécies Invasoras são um Perigo à Biodiversidade, 2009c. <http://www.folhadonorte.com.br/site/ver.php?manchete=666>, acessado em 28 de dezembro de 2009.

KOT, M. Discrete-time travelling waves: Ecological examples. **Journal of Mathematical Biology**, v.30, p.413–436, 1992.

KOVÁCS, S. Turing bifurcation in a system with cross diffusion. **Nonlinear Analysis**, v.59, p.567–581, 2004.

LOGAN, J. D. **Applied Partial Differential Equations**. Springer-Science, 2004. 209p.

- LOGAN, J. D. **An Introduction to Nonlinear Partial Differential Equations**. Wiley-Interscience, 2008. 397p.
- LYNCH, S. **Dynamical Systems with Applications using MAPLE**. Birkhäuser, 2001. 399p.
- MAIDANA, N. A.; YANG, H. M. Describing the geographic spread of dengue disease by travelling waves. **Mathematical Biosciences**, v.215, n.3, p.64–77, 2008.
- MAIDANA, N. A.; YANG, H. M. Spatial spreading of the West Nile Virus described by travelling waves. **Journal of Theoretical Biology**, v.258, p.403–417, 2009.
- MBAH, N. **Travelling Waves Solutions for PDEs**. Cape Town, 2005. 34p. Dissertação (Mestrado) - African Institute for Mathematical Sciences.
- MEULEBROUCK, K.; VERHEYEN, K.; BRYS, R.; HERMY, M. Metapopulation viability of an endangered holoparasitic plant in a dynamic landscape. **Ecography**, v.32, p.1040–1050, 2009.
- MEYLING, N. V.; HAJEK, A. E. Principles from community and metapopulation ecology: application to fungal entomopathogens. **BioControl**, v.55, p.39–54, 2009.
- MULLER, J. **Mathematical Models in Biology**. Munich: Technical University Munich Centre for Mathematical Sciences, 2004. 208p.
- MURRAY, J. D. **Mathematical Biology I: An Introduction**. New York: Springer-Verlag, 2002a. 551p.
- MURRAY, J. D. **Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications**. New York: Springer-Verlag, 2002b. 811p.
- ORIZAOLA, G.; LAURILA, A. Microgeographic variation in temperature-induced plasticity in an isolated amphibian metapopulation. **Evolutionary Ecology**, v.23, p.979–991, 2009.

PROJETO ALMA. Plano de Ação para o Caranguejo-Uçá em Canavieiras. **Projeto ALMA (Ambientes Litorâneos da Mata Atlântica)**, v.1, p.1–95, 2006.

PUÇÁ. Projeto Uçá, 2009. <http://www.puca.org.br>, acessado em 21 de outubro de 2009.

RIBEIRO, R. O. Doença do Caranguejo Letárgico: Desvendando Questões Etiológicas, Epidemiológicas e de Saúde Pública. Curitiba, 2008. 97p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Paraná - UFPR.

SABETI, M. Soluções de Ondas Viajantes em um Sistema Difusivo Predador-Presa Não Local. Curitiba, 2007. 106p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Paraná - UFPR.

SLIMI, R.; YACOUBI, S. E.; DUMONTEIL, E.; GOURBIÈRI, S. A cellular automata model for Chagas disease. **Journal of Applied Mathematical Modelling**, v.215, p.1072–1085, 2009.

SOUTO, F. J. B. Uma abordagem etnoecológica da pesca do caranguejo, *Ucides cordatus*, Linnaeus, 1763 (Decapoda: Brachyura), no manguezal do Distrito de Acupe (Santo Amaro-BA). **Revista Biotemas**, v.20, n.1, p.69–80, 2007.

SUN, G.-Q.; JIN, Z.; LIU, Q.-X.; LI, L. Spatial pattern in an epidemic system with cross diffusion of the susceptible. **Journal of Biological Systems**, v.17, n.1, p.141–152, 2009.

TAKAHASHI, L. T.; MAIDANA, N. A.; FERREIRA JR., W. C.; PULINO, P.; YANG, H. M. Mathematical models for the *Aedes aegypti* dispersal dynamics: travelling waves by wing and wind. **Bulletin of Mathematical Biology**, v.67, p.509–528, 2005.