NE449 - Tópicos Especiais em Ecologia II

Introdução aos Modelos Matemáticos em Ecologia

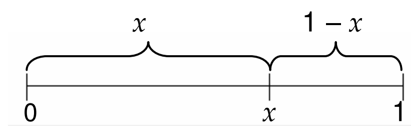
Marcus A. M. de Aguiar
Instituto de Física, Universidade Estadual de Campinas

Capítulo 1 — Tópicos 1.1 a 1.4

1.0 — Introdução

A idéia de capturar elementos quantitativos em biologia e transforma-los em equações é bastante antiga. Uma das primeiras observações desse tipo tem a ver com a *razão dourada,* ou *retângulo dourado* que parece refletir o desenho de conchas e outras estruturas.

A razão dourada é obtida da seguinte forma: tomamos um segmento de tamanho 1 e o dividimos em duas partes desiguais de tal forma que a razão entre o segmento original e a parte maior seja igual à razão entre a parte maior e a menor:



$$\frac{1}{x} = \frac{x}{1-x} \tag{1}$$

Esse requisito leva a uma equação do segundo grau para x:

$$x^2 = 1 - x$$

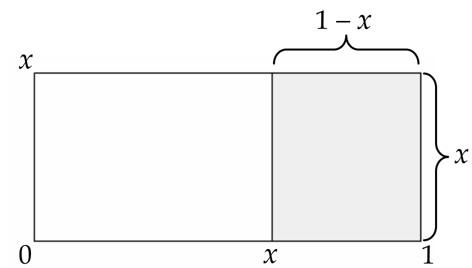
ou

$$\boxed{x^2 + x - 1 = 0}\ ,$$

cuja solução é a razão dourada,

$$x = \frac{\sqrt{5} - 1}{2} = 0{,}6180339\ldots$$

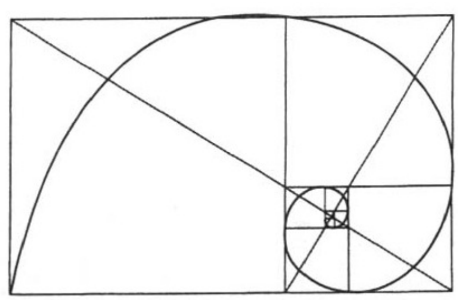
Com esse valor podemos construir um retângulo de lados 1 e x:



Esse retângulo divide-se em um quadrado de lados x e outro retângulo que mantém a *proporção dourada*! De fato, veja que a razão entre os lados é

$$\frac{1 - x}{x}$$

que, de acordo com a eq. (1) é igual a x. Repetindo o processo obtemos uma sucessão de retângulos dourados,



Os arcos do círculo em cada quadrado formam uma espiral do tipo caracol que termina no ponto apelidada de *olho do diabo*.

A *razão áurea*, ou *média dourada*, está ligada aos números de Fibonacci, dados pela regra,

$$n_0 = 0$$
$$n_1 = 1$$
$$\boxed{n_{k+2} = n_k + n_{k+1}} \qquad (2)$$

Exercício: Mostre que os 10 primeiros números de Fibonacci são

$$0, 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34.$$

A razão entre dois números consecutivos se aproxima da razão dourada:

$$\frac{n_k}{n_{k-1}} \to x$$

Exemplos:

$$\frac{n_9}{n_{10}} = \frac{21}{34} = 0{,}6176\ldots$$

$$\frac{n_{10}}{n_{11}} = \frac{34}{55} = 0{,}61818\ldots$$

Equações como a eq. (2) acima aparecem em outros contextos na biologia e vamos explorar essa idéia nesta primeira aula.

1.1 — Exemplos simples

(A) Divisão celular

População de células que se dividem simultaneamente, sendo que cada célula produz a células filhas, morrendo em seguida. A população na primeira geração será $M_1 = aM_0$, onde M_0 = população inicial. Na segunda geração $M_2 = aM_1 = aM_0$, etc. Em geral

$$\begin{aligned} M_n &= aM_{n-1} \\ &= a(aM_{n-2}) = a^2 M_{n-2} \\ &= a^2(aM_{n-3}) = a^3 M_{n-3} = a^n M_0 \end{aligned} \tag{3}$$

Exercício: Mostre que a população fica constante quando $a = 1$, cresce quando $a > 1$ e decresce se $a < 1$.

Exercício: Mostre que se as células replicam mas não morrem a solução muda para

$$M_n = (a+1)^n M_0 \tag{4}$$

Exercício: Mostre que se apenas uma fração f sobrevive após replicar

$$M_n = (a+f)^n M_0 \tag{5}$$

(B) População de insetos

- Supomos que cada fêmea tenha uma prole com f indivíduos.
- Uma fração m da prole morre antes da maturidade.
- Uma fração r da prole são fêmeas.

Então, chamando de

P_n = prole total na geração n
A_n = número de adultos fêmeas na geração n

teremos a seguinte dinâmica:

$$\begin{cases} P_{n+1} = fA_n \\ A_{n+1} = r(1-m)P_{n+1} \end{cases}$$

ou,

$$\boxed{A_{n+1} = r(1-m)fA_n}$$

que é similar à equação do exemplo anterior. Se

$$\boxed{r(1-m)f > 1}$$

a população cresce.

1.2 — Plantas anuais

Considere uma população de plantas que dura apenas 1 ano, sendo substituída por novas plantas que resultam da germinação das sementes produzidas pela população anterior.

Suponha que

– cada planta produza γ sementes em agosto
– um fração σ sobrevive ao inverno (hemisfério norte)
– dessas, uma fração α germina e o resto morre

A equação que descreve a população de plantas na geração $n + 1$ é

$$\boxed{P_{n+1} = \alpha\sigma\gamma P_n}$$

Suponha agora que as sementes restantes não morrem, mas continuam dormentes, passem mais um inverno, e uma fração β das que sobrevivem ao segundo inverno germinam, sendo que o restante morre.

Vamos chamar:

$S_n^1 =$ número de sementes com 1 ano, antes de germinar
$S_n^2 =$ número de sementes com 2 anos, antes de germinar
$\overline{S}_n^1 =$ número de sementes com 1 ano que sobraram
$\overline{S}_n^2 =$ número de sementes com 2 anos que sobraram
$S_n^0 =$ número de sementes nova

As equações que descrevem as populações de plantas e sementes são:

$P_n = \alpha S_n^1 + \beta S_n^2$ = plantas das sementes que germinaram

Dessas sementes sobraram

$$\overline{S}_n^1 = (1-\alpha)S_n^1$$
$$\overline{S}_n^2 = (1-\beta)S_n^2$$

Em agosto teremos

$$S_n^0 = \gamma P_n$$

e

$$S_{n+1}^1 = \sigma S_n^0 \quad \rightarrow \quad \text{novas envelhecem e passam por inverno}$$

$$S_{n+1}^2 = \sigma \overline{S}_n^1 \quad \rightarrow \quad \text{o que sobrou do ano anterior e passa p/ inverno.}$$

Vamos agora condensar tudo isso em duas equações:

$$S_{n+1}^1 = \sigma S_n^0 = \sigma \gamma P_n$$
$$S_{n+1}^2 = \sigma \overline{S}_n^1 = \sigma(1-\alpha) S_n^1$$

e

$$P_{n+1} = \alpha S_{n+1}^1 + \beta S_{n+1}^2 \qquad \text{ou}$$
$$P_{n+1} = \alpha \sigma \gamma P_n + \beta \sigma (1-\alpha) S_n^1$$

Temos então

$$\begin{cases} P_{n+1} = \alpha \sigma \gamma P_n + \beta \sigma (1-\alpha) S_n^1 \\ S_{n+1}^1 = \sigma \gamma P_n \end{cases} \tag{6}$$

ou ainda,

$$\boxed{P_n = \alpha \sigma \gamma P_n + \beta \sigma (1-\alpha) \sigma \gamma P_{n-1}} \tag{7}$$

Dadas as populações de plantas na geração inicial, P_0, e a quantidade de sementes com um ano de idade, S_0^1, podemos calcular P_1 e S_1; depois P_2 e S_2, etc. Temos um sistema de duas *equações lineares de diferenças finitas*, que é equivalente a uma única equação linear de segunda ordem, onde o valor da variável P deve ser conhecido em duas gerações anteriores para ser possível resolver a equação.

1.3 — Sistemas de equações lineares

Como vimos, é comum aparecerem equações da forma

$$\begin{cases} x_{n+1} = a_{11} x_n + a_{12} y_n \\ y_{n+1} = a_{21} x_n + a_{22} y_n \end{cases} \tag{8}$$

Esse sistema é equivalente a uma única equação de segunda ordem para x. Para ver isso fazemos a seguinte sequência de transformações:

$$\begin{aligned} x_{n+2} &= a_{11} x_{n+1} + a_{12} y_{n+1} \\ &= a_{11} x_{n+1} + a_{12} \left[a_{21} x_n + a_{22} y_n \right] \\ &= a_{11} x_{n+1} + a_{12} a_{21} x_n + a_{12} a_{22} \left[\frac{x_{n+1} - a_{11} x_n}{a_{12}} \right] \end{aligned}$$

ou

$$\boxed{x_{n+2} - (a_{11} + a_{22}) x_{n+1} + (a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21}) x_n = 0} \tag{9}$$

Vamos chamar

$$\begin{aligned} \beta &= a_{11} + a_{22} \\ \gamma &= a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21} \end{aligned} \tag{10}$$

Tentamos agora uma solução da forma (veja Eqs. 3–5)

$$x_n = C \lambda^n .$$

Obtemos

$$\begin{gathered} C\lambda^{n+2} - \beta C \lambda^{n+1} + \gamma C \lambda^n = 0 \\ \downarrow \\ \lambda^2 - \beta \lambda + \gamma = 0 \end{gathered} \tag{11}$$

que é satisfeita se

$$\lambda_{\pm} = \frac{\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} \tag{12}$$

e temos duas soluções possíveis: $C\lambda_+^n$ e $C\lambda_-^n$.

Nesse caso, a solução geral da equação é uma combinação linear de duas soluções

$$x_n = A_1\lambda_+^n + A_2\lambda_-^n$$

PROVA

$$x_{n+2} - \beta x_{n+1} + \gamma x_n =$$

$$\left(A_1\lambda_+^{n+2} + A_2\lambda_-^{n+2}\right) - \beta\left(A_1\lambda_+^{n+1} + A_2\lambda_-^{n+1}\right) + \lambda\left(A_1\lambda_+^{n} + A_2\lambda_-^{n}\right)$$

$$= A_1\left[\lambda_+^{n+2} - \beta\lambda_+^{n+1} + \gamma\lambda_+^{n}\right] + A_2\left[\lambda_-^{n+2} - \beta\lambda_-^{n+1} + \gamma\lambda_-^{n}\right]$$

$$= A_1\lambda_+^n\underbrace{\left[\lambda_+^2 - \beta\lambda_+ + \gamma\right]}_{=0} + A_2\lambda_-^n\underbrace{\left[\lambda_-^2 - \beta\lambda_- + \gamma\right]}_{=0} = 0$$

pois λ_+ e λ_- são soluções da eq. (11). Assim $A_1\lambda_+^n + A_2\lambda_-^n$ satisfaz a equação (9).

A solução geral do sistema de equações assume a forma

$$\begin{cases} x_n = A_1\lambda_+^n + A_2\lambda_-^n \\ y_n = B_1\lambda_+^n + A_2\lambda_-^n \end{cases} \tag{13}$$

No entanto, as 4 constantes, A_1, A_2, B_1 e B_2 não são todas independentes. Na próxima seção vamos ver como encontrar seus valores.

1.3 — Revisão de álgebra linear

O sistema de equações (8) pode ser re-escrito como

$$\underbrace{\begin{pmatrix} x_{n+1} \\ y_{n+1} \end{pmatrix}}_{\mathbf{V}_{n+1}=} = \underbrace{\begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}}_{\mathbf{M}} \underbrace{\begin{pmatrix} x_n \\ y_n \end{pmatrix}}_{\mathbf{V}n} \tag{14}$$

A vantagem de escrever o sistema nessa forma é que ele generaliza para qualquer número de equações. Um problema em 3 equações continua escrito na mesma forma

$$\mathbf{v}_{n+1} = \mathbf{M}\,\mathbf{v}_n$$

com $$\mathbf{v}_n = \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \\ z_n \end{pmatrix} \qquad \text{e} \qquad \mathbf{M} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{11} & a_{11} \\ a_{11} & a_{11} & a_{11} \\ a_{11} & a_{11} & a_{11} \end{pmatrix}$$

Antes de resolvermos a eq. (13), considere o problema mais simples

$$\mathbf{Mv} = \mathbf{0}$$

onde $$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}, \qquad \mathbf{v} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$ Ele é equivalente à

$$\begin{aligned} ax + by &= 0 \\ cx + dy &= 0 \end{aligned}$$

Temos duas soluções possíveis:

(A) $x = y = 0$. Se $ad - cd \neq 0$ essa é a única solução, chamada de *solução trivial*.

PROVA: da primeira equação tiramos $x = -by/a$. Substituindo na segunda $c\left(\dfrac{-by}{a}\right) + dy = \dfrac{y}{a}\left[ad - bc\right] = 0$. Se $ad - cd \neq 0$, então $y = 0$ e $x = 0$.

(B) Se $ad - cd = 0$ a segunda equação que obtivemos acima, $\dfrac{y}{a}\left[ad - bc\right] = 0$, é sempre satisfeita e é desnecessária. Temos apenas uma equação relevante e a solução é $x = -\dfrac{b}{a}y$.

Nomenclatura

$$\det(\mathbf{M}) = ad - cb \text{ = determinante de } \mathbf{M}$$
$$\mathrm{tr}\ (\mathbf{M}) = \mathrm{a} + \mathrm{d} \text{ = traço de } \mathbf{M}$$
$$\Delta(\mathbf{M}) = tr(\mathbf{M})^2 - 4\det(\mathbf{M}) \text{ = discriminante de } \mathbf{M}$$

Voltando à eq. (13) tentamos uma solução da forma

$$\mathbf{v}_n = \lambda^n \begin{pmatrix} A \\ B \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \lambda^n A \\ \lambda^n B \end{pmatrix} \quad .$$

Obtemos

$$\lambda^{n+1} \begin{pmatrix} A \\ B \end{pmatrix} = \mathbf{M}\lambda^n \begin{pmatrix} A \\ B \end{pmatrix}$$

ou

$$\mathbf{M}\begin{pmatrix} A \\ B \end{pmatrix} - \lambda \begin{pmatrix} A \\ B \end{pmatrix} = 0 \,.$$

Fazemos agora a seguinte sequência de transformações: re-escrevemos

$$\begin{cases} a_{11}A + a_{12}B - \lambda\, A = 0 \\ a_{21}A + a_{22}B - \lambda\, B = 0 \end{cases}$$

ou

$$\begin{cases} (a_{11} - \lambda)A + a_{12}B = 0 \\ a_{21}A + (a_{22} - \lambda)B = 0 \end{cases}$$

Voltando para a forma matricial:

$$\underbrace{\begin{pmatrix} a_{11} - \lambda & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - \lambda \end{pmatrix}}_{\mathbf{M}'} \begin{pmatrix} A \\ B \end{pmatrix} = 0$$

Caímos em sistema do tipo da eq. (15). Não queremos uma solução do tipo (A), pois ela daria $x_n = y_n = 0$. Para que exista uma solução *não-trivial* impomos que $\det(\mathbf{M}') = 0$.

$$(a_{11}-\lambda)(a_{22}-\lambda)-a_{12}\,a_{21}=0$$

$$\lambda^2-\beta\lambda+\gamma=0 \qquad \text{[veja eq. (10)]}$$

$$\lambda=\lambda_+ \qquad \text{ou} \qquad \lambda=\lambda_- \qquad \text{[veja eq. (12)]}$$

Para a solução $\lambda=\lambda_+$ [veja a solução (B)]

$$B=-\frac{(a_{11}-\lambda_+)}{a_{12}}A \tag{16}$$

Para $\lambda=\lambda_-$

$$B=-\frac{(a_{11}-\lambda_-)}{a_{12}}A \tag{17}$$

Os vetores

$$\mathbf{v}_\pm=\begin{pmatrix} A \\ -\dfrac{(a_{11}-\lambda_\pm)}{a_{12}}A \end{pmatrix} = A\begin{pmatrix} 1 \\ -\dfrac{(a_{11}-\lambda_\pm)}{a_{12}} \end{pmatrix}$$

são *auto-vetores* de $\mathbf{M}$ com *auto-valores* $\lambda_\pm$ para qualquer valor de *A*.

A solução geral é:

$$\begin{aligned}\mathbf{v}_n &= \lambda_+^n v_+ + \lambda_-^n v_- \\ &= A_1\lambda_+^n\begin{pmatrix} 1 \\ -\dfrac{(a_{11}-\lambda_+)}{a_{12}} \end{pmatrix} + A_1\lambda_-^n\begin{pmatrix} 1 \\ -\dfrac{(a_{11}-\lambda_-)}{a_{12}} \end{pmatrix}\end{aligned}$$

ou

$$\begin{cases} x_n = A_1\lambda_+^n + A_2\lambda_-^n \\ y_n = \underbrace{-\dfrac{A_1(a_{11}-\lambda_+)}{a_{12}}}_{B_1}\lambda_+^n \underbrace{-\dfrac{A_2(a_{11}-\lambda_-)}{a_{12}}}_{B_2}\lambda_-^n \end{cases}$$

e vemos que as constantes B_1 e B_2 não são independentes, mas ficam determinadas pelos coeficientes de **M** e por A_1 e A_2.

Os valores de A_1 e A_2, por outro lado, são determinados pelos valores de x_0 e y_0, as *condições iniciais*.

Se $a_{12} = 0$ os autovalores não são bem definidos pela eq. (18) e temos que usar as eqs. (16) e (17) com cuidado.

Exemplo 1

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= ax_n \\ y_{n+1} &= dy_n \end{aligned} \qquad \mathbf{M} = \begin{pmatrix} a & 0 \\ 0 & d \end{pmatrix}$$

$$\lambda_+ = a, \qquad \lambda_- = d$$

$$\mathbf{v}_+ = \begin{pmatrix} A \\ 0 \end{pmatrix}$$

Para $\mathbf{v}_-$, como $a_{12} = 0$, usamos

$$A = -\frac{a_{12}}{a_{11}-\lambda_-}B = 0 \qquad \text{para todo } B$$

e

$$\mathbf{v}_- = \begin{pmatrix} 0 \\ B \end{pmatrix}. \qquad \text{A solução geral é}$$

$$\mathbf{v}_n = A_1 a^n \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} + B_2 d^n \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} \qquad \text{ou}$$

$$\begin{cases} x_n = A_1 a^n \\ y_n = B_2 d^n \end{cases}$$

Para $n = 0$ $\quad x_0 = A_1 a^0 = A_1\,;\qquad y_0 = B_2 d^0 = B_2$

$$x_n = x_0\, a^n$$
$$y_n = y_0\, d^n$$

Exemplo 2

$$x_{n+1} = a x_n + b y_n \qquad\qquad \mathbf{M} = \begin{pmatrix} a & b \\ b & a \end{pmatrix}$$
$$y_{n+1} = b x_n + a y_n$$

$$tr(\mathbf{M}) = \beta = 2a$$

$$\det(\mathbf{M}) = \gamma = a^2 - b^2$$

$$\lambda_{\pm} = \frac{+2a \pm \sqrt{4a^2 - 4a^2 + 4b^2}}{2} = \frac{+2a \pm 2b}{2}$$

$$\lambda_{+} = a + b$$
$$\lambda_{-} = a - b$$

$$\mathbf{v}_{+} = A\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix} \qquad\qquad \mathbf{v}_{-} = A\begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{v}_n = A_1 (a+b)^n \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix} + A_2 (a-b)^n \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \end{pmatrix}$$

$$\begin{cases} x_n = A_1 (a+b)^n + A_2 (a-b)^n \\ y_n = A_1 (a+b)^n - A_2 (a-b)^n \end{cases}$$

Para $n=0$ $\begin{cases} x_0 = A_1 + A_2 \\ y_0 = A_1 - A_2 \end{cases} \rightarrow \begin{array}{l} A_1 = \dfrac{(x_0 + y_0)}{2} \\ A_2 = \dfrac{(x_0 - y_0)}{2} \end{array}$

$$x_n = \frac{x_0}{2}\left[(a+b)^n + (a+b)^n\right] + \frac{y_0}{2}\left[(a+b)^n - (a-b)^n\right]$$
$$y_n = \frac{x_0}{2}\left[(a+b)^n - (a-b)^n\right] + \frac{y_0}{2}\left[(a+b)^n + (a-b)^n\right]$$