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 1.5 a 1.9

1.5 — Revisitando as Plantas

As equações que obtivemos para as plantas foram

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

ou

$$P_{n+1} = \alpha\sigma\gamma P_n + \beta\sigma^2(1-\alpha)\gamma P_{n-1}$$

Para simplificar a notação chamamos

$$\boxed{a = \alpha\sigma\gamma} \quad \text{e} \quad \boxed{b = \beta\sigma^2(1-\alpha)\gamma}$$

e obtemos

$$P_{n+1} = aP_n + bP_{n-1}$$

Queremos determinar as condições para que as plantas tenham sucesso e não diminuam em número. Faremos isso em dois casos:

(A) $\beta = 0$. Nesse caso as sementes com dois anos de idade não germinam. A equação simplifica para

$$P_{n+1} = a P_n$$

cuja solução é $P_n = a^n P_0$. Para que haja crescimento $a > 1$, ou

$$\boxed{\gamma > \frac{1}{\alpha\sigma}}$$

(B) Caso geral. Precisamos resolver a equação característica do problema, que resulta quando tentamos uma solução da forma $P_n = C\,\lambda^n$. Obtemos

$$\lambda^2 - a\lambda - b = 0$$
$$\lambda_\pm = \frac{1}{2}\left[a \pm \sqrt{a^2 + 4ab}\right]$$
$$= \frac{a}{2}\left[1 \pm \sqrt{1 + 4b/a^2}\right]$$

Como a solução será uma combinação das duas,

$$P_n = C_1\lambda_+^n + C_2\lambda_-^n$$

Precisamos que pelo menos a maior raiz, λ_+, seja maior que 1:

$$\frac{a}{2}\left[1 + \sqrt{1 + 4b/a^2}\right] > 1 \qquad \text{ou}$$

$$\frac{a}{2}\;\sqrt{1 + 4b/a^2}\; > 1 - \frac{a}{2}$$

Elevando ao quadrado,

$$\frac{a^2}{4}\left(1 + \frac{4b}{a^2}\right) > 1 - a + \frac{a^2}{4}$$
$$\cancel{\frac{a^2}{4}} + b > 1 - a + \cancel{\frac{a^2}{4}}$$
$$b > 1 - a$$

Substituindo os valores de a e b:

$$\beta\sigma^2(1-\alpha)\gamma > 1 - \alpha\sigma\gamma$$
$$\beta\sigma^2(1-\alpha)\gamma + \alpha\sigma\gamma > 1$$
$$\gamma\left[\alpha\sigma + \beta\sigma^2(1-\alpha)\right] > 1$$

$$\boxed{\gamma > \frac{1}{\alpha\sigma + \beta\sigma^2(1-\alpha)}}$$

Fazendo $\beta = 0$ recuperamos o caso mais simples anterior. Como exemplo consideremos duas situações:

(I) $\alpha = 0.5$, $\gamma = 2$, $\sigma = 0.8$, $\beta = 0.25$

$$\alpha\sigma = 0.4; \qquad \frac{1}{\alpha\sigma} = 2.5$$

$$\alpha\sigma + \beta\sigma^2(1-\alpha) = 0.48; \qquad \frac{1}{\alpha\sigma + \beta\sigma^2(1-\alpha)} = 2.08$$

(II) $\alpha = 0.6$, $\gamma = 2$, $\sigma = 0.8$, $\beta = 0.3$

$$\alpha\sigma = 0.48; \qquad \frac{1}{\alpha\sigma} = 2.08$$

$$\alpha\sigma + \beta\sigma^2(1-\alpha) = 0.5568; \qquad \frac{1}{\alpha\sigma + \beta\sigma^2(1-\alpha)} = 1.8$$

Como $\beta \neq 0$ e $\gamma = 2$ em ambos os casos, só em (II) haverá crescimento, pois $2 > 1.8$. Veja que o fato de $\beta \neq 0$ melhora a sobrevivência, reduzindo o valor mínimo do número de sementes que devem se produzidas, γ.

1.6 — Comportamento Qualitativo de Sistemas Lineares

Vamos resumir o que vimos até agora e estender alguns conceitos:

1) Uma equação linear de ordem n assume a forma

$$a_0 x_n + a_1 x_{n-1} + \cdots + a_m x_{n-m} = b_n$$

2) A equação é linear porque não aparecem termos do tipo x_n^2 ou $x_n x_{n-2}$. A ordem m é o número de gerações anteriores que precisamos conhecer para encontrar x_n.

3) Se $b_n = 0$ a equação é dita *homogênea*. As soluções básicas nesse caso são da forma

$$x_n = C\lambda^n$$

4) Os valores de λ são determinados substituindo-se essa solução na equação e resulta

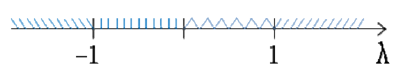
$$a_0\lambda^m + a_1\lambda^{m-1} + \cdots + a_m = 0$$

5) Existem, em geral, m soluções para essa equação.

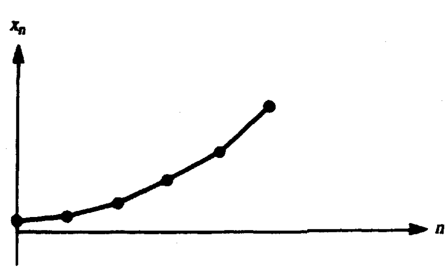
6) A solução geral é uma combinação linear dessas soluções.

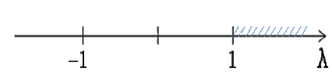
7) Para soluções reais, o comportamento de uma solução básica depende se

$$\lambda \geq 1; \qquad \lambda \leq -1; \qquad 0 < \lambda < 1, \qquad -1 \leq \lambda < 0$$

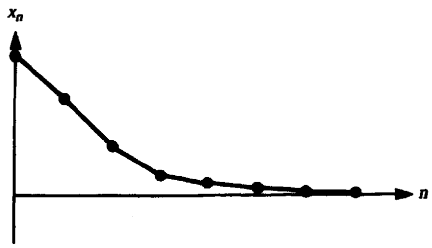


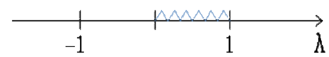
a) $\lambda \geq 1$; $\quad \lambda^n$ cresce com n e $x_n = C\lambda^n$ cresce:



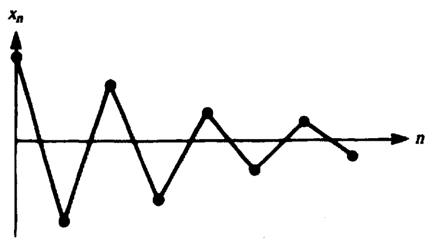


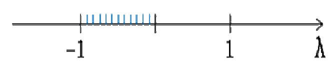
b) $0 < \lambda < 1$; λ^n decresce com n e x_n também decresce:



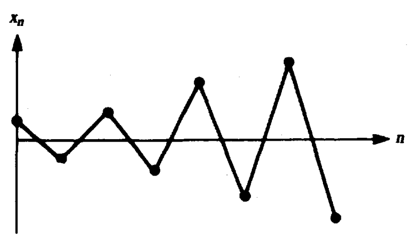


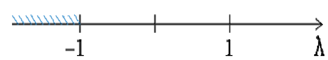
c) $-1 < \lambda < 0$; λ^n decresce, mas muda de sinal a cada passo:





d) $\lambda \leq -1$; λ^n cresce, mudando de sinal:





Dentre as várias soluções, $\lambda_1, \lambda_2, \cdots, \lambda_m$, aquela que tiver maior módulo vai causar o maior crescimento de x_n e é o *autovalor dominante*. Para n grande podemos desprezar todas as outras soluções e aproximar

$$x_n \approx C\lambda_*^n$$

onde λ_* é o autovalor dominante. Se $|\lambda_*| > 1$ a solução vai crescer e se $|\lambda_*| < 1$ ela vai tender a zero.

8) Toda equação da forma (1) pode ser re-escrita como um sistema de m equações da forma

$$m \text{ equações} \quad \begin{cases} x_n = A_{11}x_{n-1} + A_{12}y_{n-1} + A_{13}z_{n-1} + \cdots + B_1 \\ y_n = A_{12}x_{n-1} + A_{22}y_{n-1} + A_{23}z_{n-1} + \cdots + B_2 \\ \vdots \end{cases}$$

Exemplo:

$$a_0 x_n + a_1 x_{n-1} + a_2 x_{n-2} = 0$$

definindo $\quad y_n = \dfrac{a_2}{a_0} x_{n-1} \quad$ obtemos

$$\begin{cases} x_n = -\dfrac{a_1}{a_0} x_{n-1} - y_{n-1} \\ y_n = \dfrac{a_2}{a_0} x_{n-1} \end{cases}$$

Como exemplo de um sistema com 3 equações considere o sistema

$x_n - 6x_{n-1} + 11x_{n-2} - 6x_{n-3} = 0$. Chamando

$$y_n = 11x_{n-1}$$
$$z_n = 6x_{n-2} = \frac{6}{11} y_{n-1}$$

obtemos o sistema

$$x_n = 6x_{n-1} - y_{n-1} + z_{n-1}$$
$$y_n = 11x_{n-1}$$
$$z_n = \frac{6}{11} y_{n-1}$$

ou

$$\mathbf{v}_n = \mathbf{A}\mathbf{v}_{n-1} \qquad \text{com}$$

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 6 & -1 & 1 \\ 11 & 0 & 0 \\ 0 & 6/11 & 0 \end{pmatrix}; \qquad \mathbf{v}_n = \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \\ z_n \end{pmatrix}.$$

Os autovalores de **A**, que são os mesmos da equação característica original ficam

$$\begin{array}{l} \lambda^3 - 6\lambda^2 + 11\lambda - 6 = 0 \\ \qquad\downarrow \\ (\lambda-1)(\lambda-2)(\lambda-3) = 0 \qquad \Rightarrow \qquad \lambda = 1,\ \lambda = 2,\ \underset{\substack{\downarrow \\ \text{autovalor dominante.}}}{\lambda = 3}. \end{array}$$

Os autovetores de **A** são

$$\mathbf{v}_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 11 \\ 6 \end{pmatrix} \qquad \mathbf{v}_2 = \begin{pmatrix} 2 \\ 11 \\ 3 \end{pmatrix} \qquad \mathbf{v}_3 = \begin{pmatrix} 3 \\ 11 \\ 2 \end{pmatrix}$$

e

$$\mathbf{v}_n = \mathbf{A}_1\mathbf{v}_1 + \mathbf{A}_2\mathbf{v}_2 2^n + \mathbf{A}_3\mathbf{v}_3 3^n \qquad \to \qquad C\,3^n \quad \text{para } n \text{ grande.}$$

1.7 — A Razão Dourada

Vimos que os números de Fibonaci satisfazem a relação

$$n_k = n_{k-1} + n_{k-2} \qquad \text{com } n_0 = 1 \text{ e } n_1 = 1 \quad .$$

A equação característica que resulta de $n_k = C\lambda^k$ é

$$\lambda^2 - \lambda - 1 = 0$$

com soluções

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2}\left(1 \pm \sqrt{5}\right)$$

e

$$n_k = A\lambda_+^k + B\lambda_-^k \,.$$

As constantes, *A* e *B*, são determinadas pelas condições iniciais

$$\begin{array}{l} 0 = A + B \\ 1 = A\lambda_+ + B\lambda_- \end{array} \quad \Rightarrow \quad \begin{array}{l} A = +1/\sqrt{5} \\ B = -1/\sqrt{5} \end{array}$$

e

$$n_k = +\frac{1}{\sqrt{5}}\left[\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right]^k - \frac{1}{\sqrt{5}}\left[\frac{1-\sqrt{5}}{2}\right]^k$$

Exercícios: Para $n_k = A\lambda_+^k + B\lambda_-^k$ calcule A, B e mostre que $n_2 = 1$ e $n_3 = 2$.

O autovalor dominante é λ_+, de forma que, para *k* grande

$$n_k \cong C\left[\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right]^k$$

Assim

$$\lim_{k\to\infty} \frac{n_k}{n_{k+1}} = \frac{C\left[\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right]^k}{C\left[\frac{1+\sqrt{5}}{2}\right]^{k+1}} = \frac{1}{\frac{1+\sqrt{5}}{2}} = \frac{2}{\sqrt{5}+1} = \frac{\sqrt{5}-1}{2}$$

$$= \text{razão dourada}$$

1.8 — Autovalores Complexos

A equação característica

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \gamma = 0$$

tem solução geral $$\lambda_{\pm} = \frac{\beta}{2} \pm \frac{1}{2}\sqrt{\beta^2 - 4\gamma} \quad .$$

Os $\lambda_{\pm}$ serão complexos sempre que $\beta^2 < 4\gamma$. Nesse caso os autovalores terão a forma

$$\lambda_{\pm} = a \pm bi$$

onde $a = \beta/2$ e $b = \sqrt{\gamma - \beta^2/4}$. A solução da equação linear assume a forma

$$x_n = A(a+bi)^n + B(a-bi)^n .$$

Nas aplicações em biologia queremos nos restringir às situações onde x_n é real. Isso impõe um vínculo entre A e B. De fato, se

$$z = a_1 + ib_1$$

é número complexo qualquer, então

$$z + z^* = (a_1 + ib_1) + (a_1 - ib_1) = 2a_1$$

é real. Assim, escolhendo $B = A^*$

$$\begin{aligned} x_n &= A(a+bi)^n + A^*(a-bi)^n \\ &= A(a+bi)^n + \left[A(a-bi)^n\right]^* = \text{real.} \end{aligned}$$

Note que A é uma constante complexa. É conveniente escrever explicitamente

$$A = \frac{1}{2}\left(C_1 - iC_2\right)$$

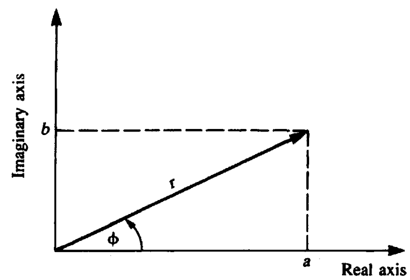
com C_1 e C_2 reais.

Escrevemos também,

$$a + bi = r\cos\varphi + i\,r\,sen\,\varphi$$

ou seja

$$a = r\cos\varphi$$
$$b = r\sin\varphi$$



que é conhecida como *representação polar* do número complexo. Usando a relação de Euler

$$e^{i\varphi} = \cos\varphi + r\sin\varphi$$

vemos que

$$a + bi = r(\cos\varphi + i\sin\varphi) = re^{i\varphi}$$
$$(a + bi)^n = r^n e^{in\varphi}$$

Exercício: Mostre que

$$r = \sqrt{a^2 + b^2} = \sqrt{\gamma}$$

$$tg\varphi = \frac{b}{a} = \frac{\sqrt{4\gamma - \beta^2}}{\beta} = \sqrt{\frac{4\gamma}{\beta^2} - 1}$$

Com essas considerações obtemos

$$
\begin{aligned}
x_n &= Ar^n e^{in\varphi} + A^* r^n e^{-in\varphi} \\
&= r^n \left[\frac{c_1 - ic_2}{2} e^{in\varphi} + \frac{c_1 + ic_2}{2} e^{-in\varphi} \right] \\
&= r^n c_1 \left(\frac{e^{in\varphi} + e^{-in\varphi}}{2} \right) - i\, r^n c_1 \left(\frac{e^{in\varphi} - e^{-in\varphi}}{2} \right)
\end{aligned}
$$

Usando a relação de Euler:

$$
\begin{aligned}
&e^{in\varphi} + e^{-in\varphi} = (\cos n\varphi + i \sin n\varphi) + (\cos n\varphi - i \sin n\varphi) = 2\cos n\varphi \\
&e^{in\varphi} - e^{-in\varphi} = (\cos n\varphi + i \sin n\varphi) - (\cos n\varphi - i \sin n\varphi) = 2i \sin n\varphi \\
&-i\,(i) = +1
\end{aligned}
$$

$$
\boxed{x_n = c_1 r^n \cos n\varphi + c_2 r^n \sin n\varphi}
$$

Exemplo:

$$
\begin{aligned}
&x_{n+2} - 2x_{n-1} + 2x_n = 0 \qquad : \ \beta = \gamma = 2 \\
&r = \sqrt{2} \\
&tg\varphi \quad \rightarrow \quad \varphi = \frac{\pi}{4}
\end{aligned}
$$

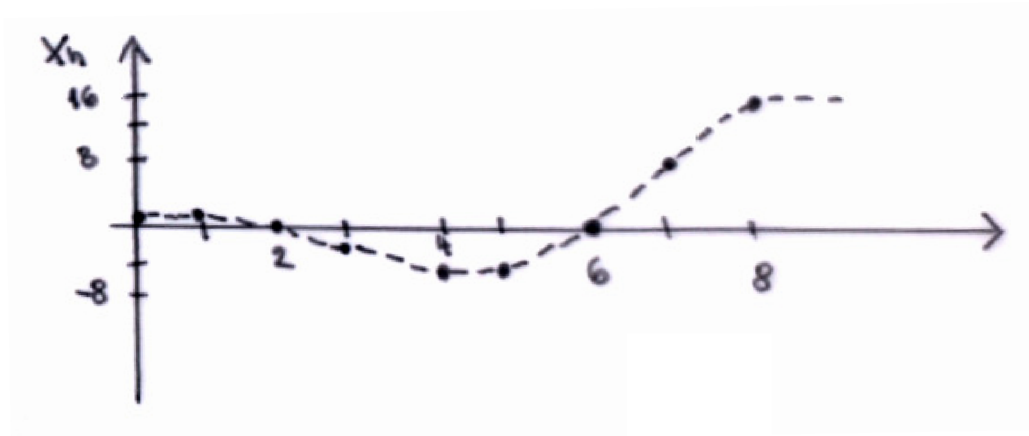
Exercício: Mostre que
$$
\begin{aligned}
c_1 &= x_0 \\
c_2 &= \frac{x_1 - x_0 r \cos\varphi}{r \sin\varphi}
\end{aligned}
$$

O comportamento de x_n nesses casos pode ser ilustrado com o exemplo anterior. Por simplicidade supomos que $x_1 = x_0 r \cos\varphi = \sqrt{2} \cos \pi/4 = x_0$. Então

$$
x_n = x_0 2^{n/2} \cos n\pi/4
$$

e obtemos

$$
\begin{aligned}
&x_0\\
&x_1 = \sqrt{2}\,x_0 \cos \pi/4 = x_0\\
&x_2 = 2\,x_0 \cos \pi/2 = 0\\
&x_3 = 2\sqrt{2}\,x_0 \cos \pi/4 = -2\,x_0\\
&x_4 = 4\,x_0 \cos \pi = -4\,x_0\\
&x_5 = 4\sqrt{2}\,x_0 \cos 5\pi/4 = -4\,x_0\\
&x_6 = 8\,x_0 \cos 3\pi/2 = 0\\
&x_7 = 8\sqrt{2}\,x_0 \cos 7\pi/4 = 8x_0\\
&x_8 = 16\;x_0 \cos 2\pi = 16x_0
\end{aligned}
$$



Obtemos soluções que oscilam e cuja amplitude varia com n. O período da oscilação é

$$\tau = \frac{2\pi}{\varphi}$$

que nesse caso é de 8 passos.

1.9 — Outras Aplicações

Problema 1 – Crescimento de organismos segmentados

Considere um organismo que cresce adicionando segmentos da seguinte forma:

(a) Um segmento terminal pode produzir um único novo segmento com frequência p

(b) Um segmento terminal produzir um par de novos segmentos com frequência q

(c) Um segmento imediatamente antes do terminal pode produzir um único novo segmento com frequência r

Seja a_n = número de segmentos terminais

b_n = número de segmentos imediatamente antes dos terminais

S_n = número total de segmentos

Vemos que

- novos segmentos são segmentos terminais na próxima geração
- segmentos que não são terminais são deslocados e não participam mais do crescimento na geração seguinte
- suponha que $\boxed{q+p=1}$

Então temos:

$$a_{n+1} = \underbrace{pa_n}_{\substack{\text{crescimento}\\ \text{terminal}\\ \text{(a)}}} + \underbrace{q(2a_n)}_{\substack{\text{crescimento}\\ \text{duplo}\\ \text{(b)}}} + \underbrace{rb_n}_{\substack{\text{crescimento}\\ \text{não-terminal}\\ \text{(c)}}}$$

$b_{n+1} = a_n$ → segmentos terminais ficam vizinhos de terminais

$$S_{n+1} = S_n + a_{n+1} \quad \rightarrow \quad \text{no total aumenta}$$

Simplificando e usando $p = 1 - q$

$$a_{n+1} = a_n(1+q) + ra_{n-1}$$

Se inicialmente existe 1 segmento terminal apenas, quantos segmentos terminais existirão em 10 gerações? Qual o número total de segmentos?

$$a_1 = 1, \qquad b_1 = 0, \qquad a_2 = 1 + q$$

Escrevendo $a_n = c\lambda^n$ obtemos

$$\lambda^2 - (1+q)\lambda - r = 0$$
$$\Delta = (1+q)^2 + 4r$$
$$\lambda_\pm = \frac{1+q}{2} \pm \frac{1}{2}\sqrt{\Delta}$$

$$a_n = C_1\lambda_+^n + C_2\lambda_-^n$$

$$\begin{cases} 1 = C_1\lambda_+ + C_2\lambda_- \\ (1+q) = C_1\lambda_+^2 + C_2\lambda_-^2 \end{cases} \qquad \text{ou}$$

$$\begin{cases} 1 = \left(\dfrac{1+q}{2}\right)(C_1 + C_2) + \dfrac{\sqrt{\Delta}}{2}(C_1 - C_2) \\ (1+q) = \left[\dfrac{(1+q)^2}{2} + r\right](C_1 + C_2) + \dfrac{(1+q)\sqrt{\Delta}}{2}(C_1 + C_2) \end{cases}$$

Multiplicando a 1ª equação por (1+ q) e subtraindo da 2ª vemos que $C_1 + C_2 = 0 \quad \Rightarrow \quad \boxed{C_2 = -C_1}$. Usando novamente a 1ª equação,

$$1 = \frac{\sqrt{\Delta}}{2}\cdot 2C_1 \quad \rightarrow \quad C_1 = \frac{1}{\sqrt{\Delta}} \qquad C_2 = -\frac{1}{\sqrt{\Delta}}$$

e

$$a_n = \frac{1}{\sqrt{\Delta}}\left[\lambda_+^n - \lambda_-^n\right]$$

No décimo dia $a_{10} = \frac{1}{\sqrt{\Delta}}\left[\lambda_+^{10} - \lambda_-^{10}\right]$.

O número total de segmentos é:

$$\begin{aligned} S_n &= S_{n-1} + a_n \qquad \text{usando} \quad S_{n-1} = S_{n-2} + a_{n-1} \\ &= S_{n-2} + a_{n-1} + a_n = S_{n-3} + S_{n-2} + a_{n-1} + a_n \\ &= \sum_{k=1}^{n} a_k \end{aligned}$$

Exercício: suponha que $q = 1/2$ e $r = 7/16$ e calcule a_{10} e S_{10}.

Problema 2 – Produção de células sanguíneas vermelhas.

Células vermelhas são constantemente produzidas e destruídas. Considere que

R_n = número de células no sangue no dia n

M_n = número de células produzidas pela medula

f = fração removida pelo baço

γ = taxa de produção (número produzido por cada célula perdida)

Então,

$$R_{n+1} = \underbrace{(1-f)R_n}_{\text{o que sobra}} + \underbrace{M_n}_{\text{o que é produzido}}$$

$$M_{n+1} = \underbrace{\gamma}_{\substack{\text{para cada célula} \\ \text{destruída, } \gamma \text{ são} \\ \text{produzidas}}} + \underbrace{f R_n}_{\text{o que é destruído}}$$

Assim,
$$R_{n+1} = (1-f)R_n + \gamma f\, R_{n-1}$$
$$\downarrow$$
$$\lambda^2 - (1-f)\lambda - \gamma f = 0$$
$$\Delta = (1+f)^2 + 4\gamma f$$
$$\lambda_{\pm} = \frac{1-f}{2} \pm \frac{1}{2}\sqrt{\Delta}$$

Como $\sqrt{\Delta} > 1-f$, $\lambda_- < 0$ e $\lambda_+ > 0$

e

$$R_n = C_1\lambda_+^n + C_1\lambda_-^n$$

Então, para manter R_n constante devemos ter $\lambda_+ = 1$.

$$\lambda_+ = \frac{1-f}{2} + \frac{1}{2}\sqrt{\Delta} = 2 \qquad \sqrt{\Delta} = 1+f \qquad \text{ou}$$

$$(1+f)^2 + 4\gamma f = (1+f)^2 \qquad \text{e} \qquad -2f + 4\gamma f = 2f$$

e

$\boxed{\gamma = 1}$ $\rightarrow$ para cada célula perdida uma nova célula é produzida.