

ESCOLA DE INVERNO 2015

Física em Medicina e Biologia

Dinâmica de Populações

MARCOS A. M. de Aguiar

1. Introdução à dinâmica de populações
2. Dinâmica espaço-temporal e padrões de Turing
3. Teoria de Jogos e evolução do Altruísmo

AULA - 1 - Dinâmica de Populações

O exemplo mais simples em D.P. consiste em estudar o número de indivíduos de uma única população em função do tempo:

$$X(t) = \text{nº de indivíduos no tempo } t$$

d = taxa de mortalidade

b = taxa de natalidade

Vejam que $\tau = 1/d$ = expectativa de vida. Se vivermos 10 anos e $d=0,1$ significa que a cada ano a chance de morrer é 10% e $\tau=10$ anos. Se $b=0,2$ então cada indivíduo tem, em média, 1 filho a cada 5 anos. A equação que rege a população é

$$\frac{dx}{dt} = bx - dx = (b-d)x = rx$$

e

$$x(t) = x_0 e^{rt} \rightarrow \text{crescimento exponencial}$$

Se $b > d$, $r > 0$ e a população cresce exponencialmente. Se $b < d$, $r < 0$ e a população vai à extinção.

Obs.) A função $x(t)$ é um valor contínuo

2) Se $r < 0$, o tempo para extinção pode ser estimado fazendo $x(T) = 0$ ou seja,

$$T = \ln x_0 / |r|$$

3) Apesar da simplicidade essa forma funcional vai aparecer diversas vezes:

$$\frac{dx}{dt} = rx \rightarrow x(t) = x_0 e^{rt} \quad \begin{cases} r > 0 \text{ crescimento} \\ r < 0 \text{ extinção} \end{cases}$$

Populações não crescem indefinidamente, pois pode faltar recursos. Esperamos que

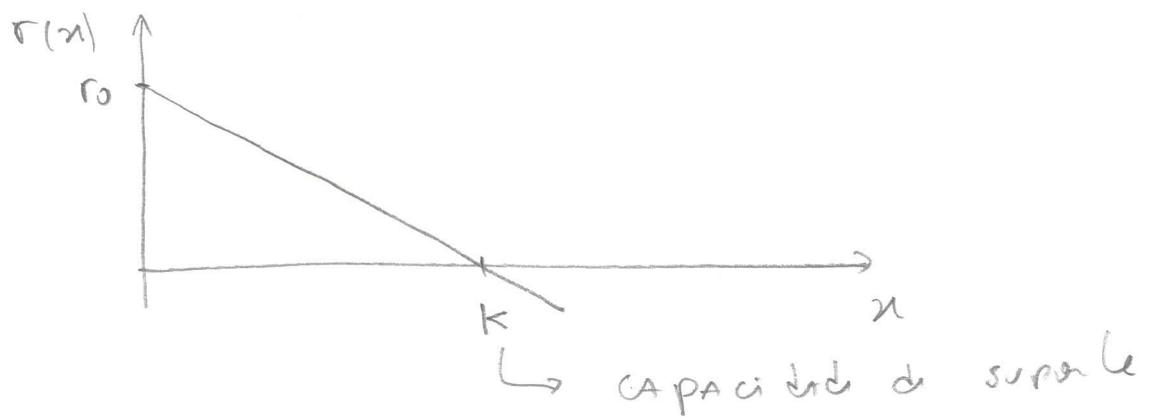
$$\frac{dx}{dt} = r(x) x$$

onde

$$r(x) \approx \begin{cases} r_0 & \text{se a população é pequena} \\ x_0 & \text{se a população é muito grande} \end{cases}$$

Um exemplo clássico é quando

$$r(n) = r_0(1 - \alpha/n) = \text{crescimento logístico}$$



Nos casos

$$\frac{dn}{dt} = r_0 n(1 - n/K)$$

e

$$n(t) = \frac{n_0 K}{n_0 + (K-n_0)e^{-r_0 t}}$$



Em geral a equação é da forma

4

$$\frac{dx}{dt} = f(x)$$

e podendo ser solucionada analiticamente procedemos em duas etapas:

1) se quiser forma:

(i) Buscamos as soluções de equilíbrio \bar{x} :

$$\frac{d\bar{x}}{dt} = f(\bar{x}) = 0$$

(ii) Estimamos o comportamento nas vizinhanças de \bar{x} (estabilidade linear)

$$x = \bar{x} + \delta x$$

$$\frac{dx}{dt} = \frac{d(\delta x)}{dt} = f(\bar{x} + \delta x) = f(\bar{x}) \xrightarrow{O} + \frac{df}{dx}(\bar{x}) \delta x$$

$$\frac{d(\delta x)}{dt} = \frac{df}{dx}(\bar{x}) \delta x \rightarrow \text{crescimento exponencial}$$

$$\delta x(t) = \delta x(0) e^{\bar{r}t}; \quad \bar{r} \equiv \frac{df}{dt}(\bar{x})$$

se $\bar{r} < 0$, $\delta x(t) \rightarrow 0$ e $x(t) \rightarrow \bar{x}$ e a solução \bar{x} é estável. Se $\bar{r} > 0$ \bar{x} é instável.

Exemple

$$f(x) = r_0 x(1 - x/K)$$

$$f(\bar{x}) = 0 \Rightarrow \begin{aligned} \bar{x}_0 &= 0 \\ \bar{x}_1 &= K \end{aligned}$$

$$\frac{df}{dx} = r_0 - 2r_0 x/K$$

$$\frac{df}{dx}(\bar{x}_0) = r_0 \Rightarrow \bar{x}_0 \text{ é instável se } r_0 > 0$$

$$\frac{df}{dx}(\bar{x}_1) = r_0 - 2r_0 = -r_0 \Rightarrow \bar{x}_1 \text{ é estável se } r_0 > 0$$

Duns espécies: o modelo de Lotka-Volterra

X = presa

Y = predador

$$\frac{dx}{dt} = r_0 x - bXY = \begin{array}{l} \text{nascimento exponencial} \\ (-) \\ \text{predação} \end{array}$$

$$\frac{dy}{dt} = -dY + cXY = \begin{array}{l} \text{nascimento por fome e comidas} \\ (+) \\ \text{predação} \end{array}$$

Equilibrios : $\dot{x} = \dot{y} = 0$

$$x(r_0 - by) = 0$$

$$y(-d + cx) = 0$$

$$(a) \quad \bar{x}_0 = 0 \quad \bar{y}_0 = 0$$

$$(b) \quad \bar{x}_1 = d/c \quad \bar{y}_1 = r_0/b$$

Estabilidad

$$x = \bar{x} + \delta x$$

$$y = \bar{y} + \delta y$$

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = g(x, y) \end{cases}$$

$$\delta \dot{x} = a_{11} \delta x + a_{12} \delta y$$

$$\delta \dot{y} = a_{21} \delta x + a_{22} \delta y$$

$$a_{11} = \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) = r_0 - b\bar{y}$$

$$a_{12} = \frac{\partial f}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}) = -b\bar{x}$$

$$a_{21} = \frac{\partial g}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) = c\bar{y}$$

$$a_{22} = \frac{\partial g}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}) = -d + c\bar{x}$$

$$\underbrace{\begin{pmatrix} \delta x \\ \delta y \end{pmatrix}}_{\text{u}} = \underbrace{\begin{pmatrix} r_0 - b\bar{x} & -b\bar{u} \\ c\bar{y} & -d + c\bar{u} \end{pmatrix}}_{J} \underbrace{\begin{pmatrix} \delta x \\ \delta y \end{pmatrix}}_{u}$$

$J = \text{matriz jacobiana}$

$$J(\bar{x}_0, \bar{y}_0) = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix} \Rightarrow \begin{array}{l} \text{Na direção u o} \\ \text{ponto é instável} \\ \text{Na direção v é} \\ \text{estável} \end{array}$$

$$J(\bar{x}_1, \bar{y}_1) = \begin{pmatrix} 0 & -bd/c \\ cr_0/b & 0 \end{pmatrix}$$

$$\lambda_{\pm} = \pm i\sqrt{r_0 d} \quad \mathcal{V}_{\pm} = \begin{pmatrix} b\sqrt{d} \\ \mp i c \sqrt{r_0} \end{pmatrix}$$

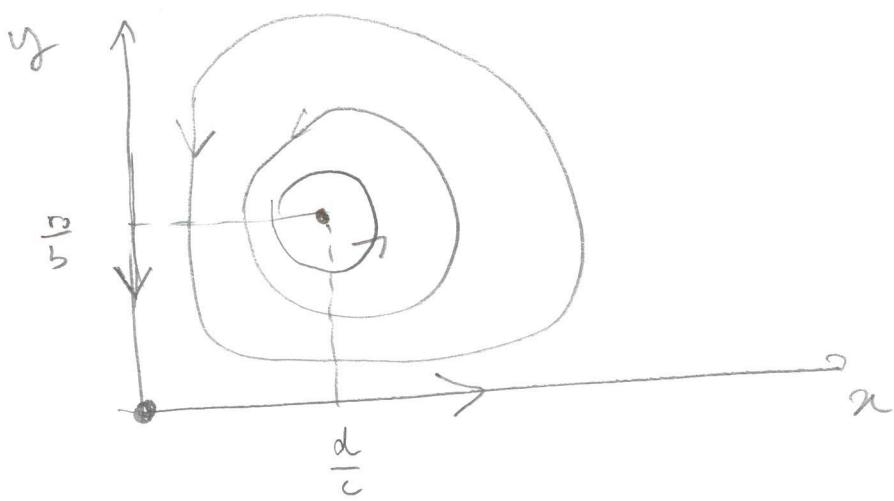
A soluções nas vizinhanças de \bar{x}_1, \bar{y}_1 devem ser da forma

$$SM(t) = A \mathcal{V}_+ e^{i\sqrt{r_0 d} t} + A^* \mathcal{V}_- e^{-i\sqrt{r_0 d} t}$$

Escrevendo $A = \frac{1}{2}(A_1 - iA_2)$

$$\delta x(t) = b\sqrt{d} [A_1 w \sqrt{r_0 d} t + A_2 \sin \sqrt{r_0 d} t]$$

$$\delta y(t) = c\sqrt{r_0} [A_1 \sin \sqrt{r_0 d} t - A_2 w \sqrt{r_0 d} t]$$



Outros exemplos

LOTKA-VOLterra com capacidade de superl.

$$\frac{dx}{dt} = r_0 x(1 - x/k) - bxy$$

$$\frac{dy}{dt} = -dy + cxy$$

MUTUALISMO

$$\frac{dx}{dt} = r_0 x(1 - x/k) + bxy \quad \leftarrow \begin{array}{l} \text{interacção} \\ \text{oposicional} \end{array}$$

$$\frac{dy}{dt} = -dy + cxy \quad \leftarrow \begin{array}{l} \text{interacção} \\ \text{complementar} \end{array}$$

três espécies (Hastings-Powell)

movimento
cíclico

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = r_0 x(1 - x/k) - c_1 y F_1(x) \\ \frac{dy}{dt} = F_1(x)y - F_2(y)z - d_1 y \\ \frac{dz}{dt} = c_2 F_2(y)z - d_2 z \end{cases}$$

$$F_1(x) = \frac{A_1 x}{B_1 + x}$$

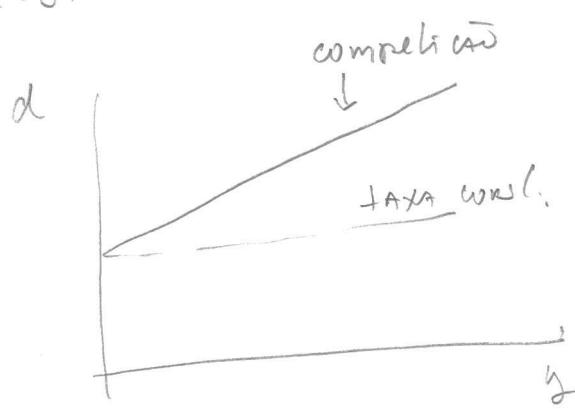
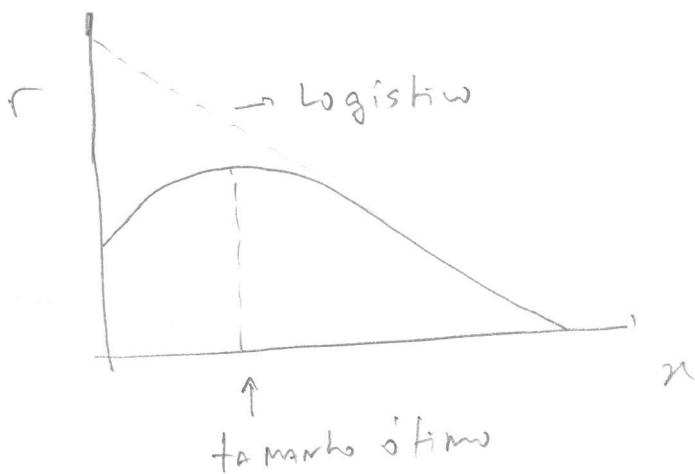
$$F_2(y) = \frac{A_2 y}{B_2 + y}$$

Efecto Allee (Mimura-Murray)

9

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dx}{dt} = \left(\frac{a + bx - x^2}{c} \right) x - xy \\ \frac{dy}{dt} = -(1+ey)y + xy \end{array} \right.$$

$$r(x) = \frac{a + bx - x^2}{c}; \quad d(y) = 1 + ey$$



Para $a = 35, b = 16, c = 9, e = 2/5$ mister

que os plos & equilibrio sô

(a) $\bar{x}_0 = \bar{y}_0 = 0$ extinguid

(b) $\bar{x}_1 = 8 + \sqrt{99}, \bar{y}_1 = 0$ sô presas

(c) $\bar{x}_2 = 5, \bar{y}_2 = 10$ co-existêncio.

Exercício: Consideremos os sistemas de equações

$$\begin{aligned} \dot{x} &= f(x, y) \\ \dot{y} &= g(x, y) \end{aligned}$$

e uma solução de equilíbrio (\bar{x}, \bar{y}) . Mostre que essa solução é instável se

$$\beta < 0 \quad \text{e} \quad \gamma > 0$$

onde $\beta = \operatorname{tr}(J)$ e $\gamma = \det(J)$:

$$\beta = \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) + \frac{\partial g}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y})$$

$$\gamma = \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}) \frac{\partial g}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}) - \frac{\partial f}{\partial y}(\bar{x}, \bar{y}) \frac{\partial g}{\partial x}(\bar{x}, \bar{y}).$$

Mostre que para o exemplo do efeito Allee o ponto $(\bar{x}, \bar{y}) = (5, 10)$ resulta

$$\beta = -2/3 \quad \gamma = 750/9.$$

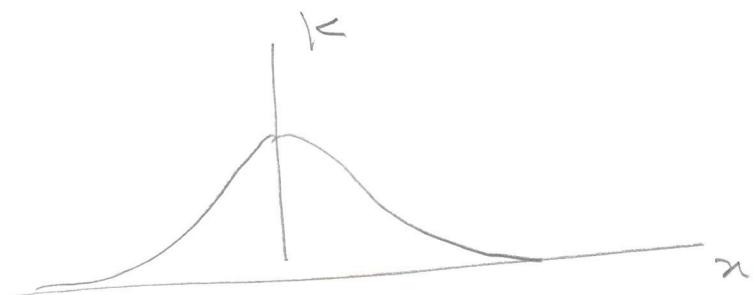
10

Especiação Simpática: o modelo de
Dreckmann e Doeblei - Nature 400 (1999) 354

Consider um rinc com uma espécie de passaro cujos bicos tem tamanhos variados. Cada passaro come sementes cujos tamanhos são compatíveis com seu bico. A capacidade de suprir para passaros com bicos de tamanhos x é dada pela quantidade de sementes do qual bico. Suponha que

$$-x^2/2\sigma_k^2$$

$$K(x) = K_0 e$$



$x=0$ corresponde ao "bico médio", onde há mais sementes disponíveis.

Passaros com bicos diferentes, $x \neq y$, competem por sementes. A intensidade da competição é

$$-(x-y)^2/2\sigma_c^2$$

$$C(x,y) = e$$

Se $x=y$ $C(x,x)=1$ e a competição é nula.
Podemos interpretar da seguinte forma: um passaro y compete com x fosse $C(x,y)$ passaros de bico x .
Se $C(x,y)=1/2$ o y compete com x fosse 1/2 passaros na competição com x .

Vamos supor que, inicialmente, a ilha é populada com peixes e bicos e APENAS a semente.

$$N(x,t) = \text{população de peixes com bicos na noite } t,$$

Supomos que

$$\frac{dN(x,t)}{dt} = r N(x,t) \left[1 - \frac{N(x,t)}{K(x)} \right]$$

↓ forma que , no equilíbrio ,

$$N(x) = K(x).$$

Introduzimo agora uma pequena população com bicos $y = x + \delta x$, murchas, por exemplo. Onde a equação para $N(y,t)$?

$$\frac{dN(y,t)}{dt} = r N(y,t) \left[1 - \frac{c(x,y) K(x)}{K(y)} \right]$$

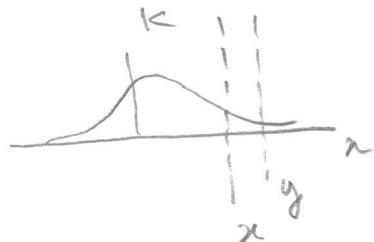
pois cada indivíduo x "vai lutar" $c(x,y)$ individuos y .
pelo efeito de competição por recursos . Dessa forma , o "micho" das y já está quase todo ocupado .

Como

$$C(n, y) = e^{-\frac{(n-y)^2}{2\sigma_c^2}} = e^{-\frac{8x^2}{2\sigma_c^2}} = 1 + \mathcal{O}(8x^2)$$

$$\frac{dN(y,t)}{dt} \approx r N(y,t) \left[1 - \frac{K(y)}{K(x)} \right].$$

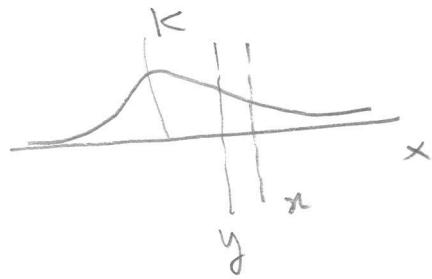
Se $y > x$, $K(y) < K(x)$



$$\text{e } R \equiv r \left[1 - \frac{K(x)}{K(y)} \right] < 0$$

$$\frac{dN(y,t)}{dt} = -|R| N(y,t) \quad \text{e } N(y,t) \rightarrow 0$$

Se $y < x$, $K(y) > K(x)$



$$\text{e } R > 0. \text{ En h}$$

$$\frac{dN(y,t)}{dt} = +RN(y,t) \quad \text{e } N(y,t) \text{ cresce exponencialmente.}$$

Se uma pequena taxa de mutação é introduzida na população, ela se desloca na direção de $x=0$, isto é, do tamanho de bico onde há mais recursos.

O que acontece quando a população atinge $n=0$? Aparece um muônico com $y = 0 + 8x$? A

equação

$$\frac{dN(y,t)}{dt} = r N(y,t) \left[1 - \frac{c(n,y) K(n)}{K(y)} \right]$$

deve ser resolvida com:

$$K(n) = K(0) = K_0 - \delta n^2 / 2\sigma_K^2$$

$$K(y) = K(8n) = K_0 e^{-\delta n^2 / 2\sigma_c^2}$$

$$c(n,y) = c(0, 8n) = e^{-\frac{3n^2}{2} \left(\frac{1}{\sigma_c^2} - \frac{1}{\sigma_K^2} \right)}$$

Agora tanto $K(y)$ quanto $c(n,y)$ são do mesmo orden e NÃO podem ser aproximados. Enfim

$$R = r \left[1 - \frac{c(n,y) K(n)}{K(y)} \right] = r \left[1 - e^{-\frac{3n^2}{2} \left(\frac{1}{\sigma_c^2} - \frac{1}{\sigma_K^2} \right)} \right]$$

$$= r \left[1 - \exp \left\{ \frac{-3n^2}{2\sigma_c^2 \sigma_K^2} (\sigma_K^2 - \sigma_c^2) \right\} \right]$$

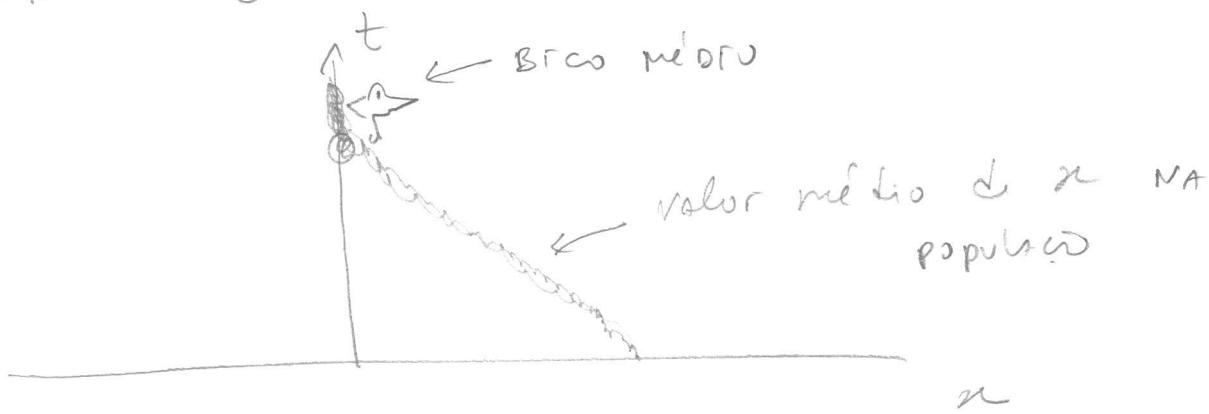
R não depende do sinal de $8n$

se $\sigma_K > \sigma_c$, $R > 0$ e o muônico com $+8n$ cresce

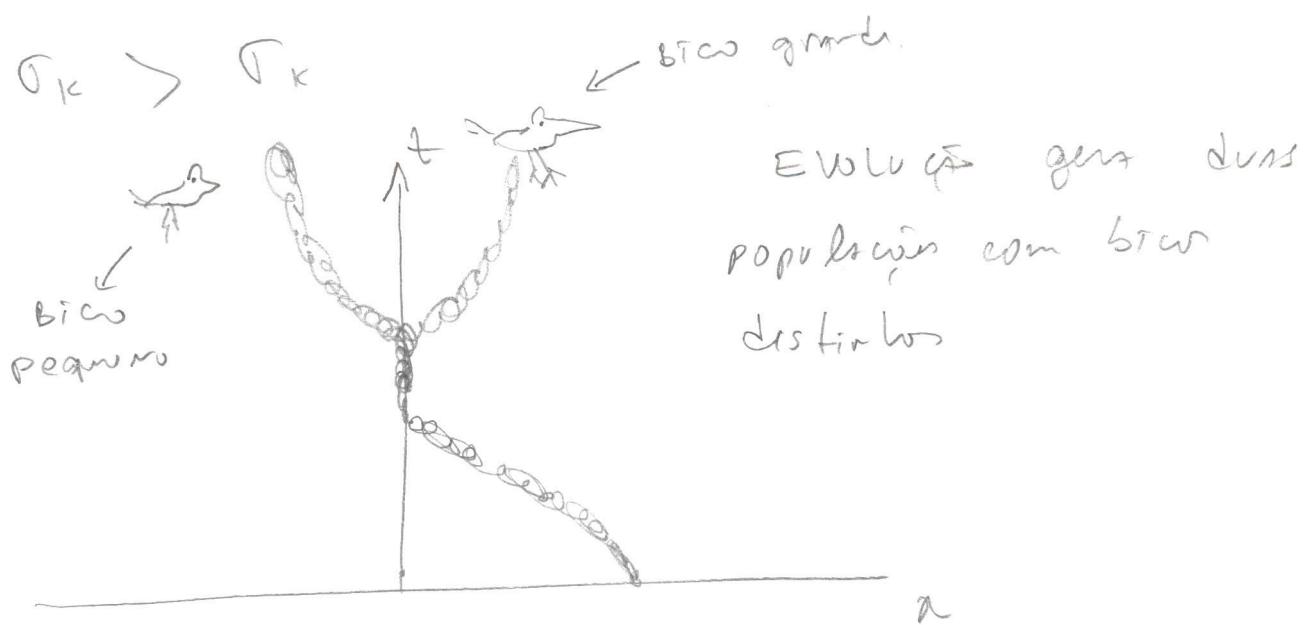
se $\sigma_K < \sigma_c$, $R < 0$ e o muônico com $+8n$ tem sucesso.

Simulaciones :

(A) $\sigma_k < \sigma_c$



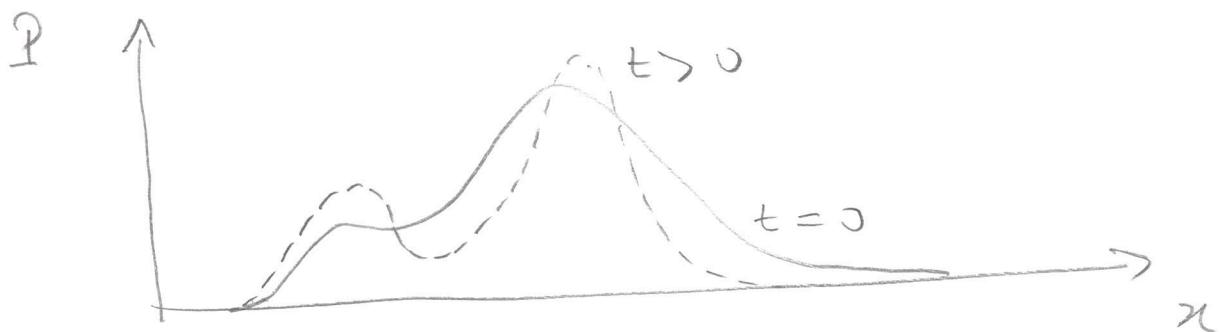
(B) $\sigma_k > \sigma_c$



Os modelos discutidos na primeira aula assumem que os indivíduos das populações interagem de forma aleatória uns com os outros. Assim, a probabilidade que ocorra um interação entre indivíduos de duas espécies é simplesmente proporcional à quantidade de desses indivíduos, $x_i y_j$. Esses modelos são as vezes ditos de "campo médio".

Muitas vezes as populações estão distribuídas no espaço e só indivíduos próximos podem interagir. Seja então

$$I(n, t) = \text{densidade de indivíduos na posição } n \text{ na instante } t$$

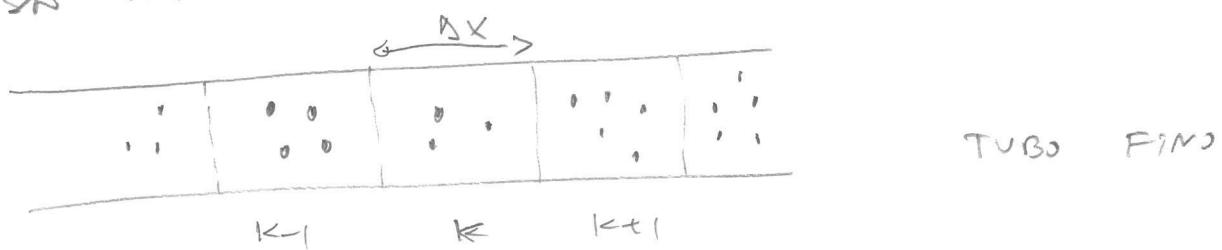


$$N(t) = \int_{-\infty}^{+\infty} I(n, t) dn = \text{população total.}$$

Individuos na posição x podem se mover para posições vizinhas. Vamos supor que esse movimento é aleatório, ocorrendo por difusão. Note que "individuos" podem também representar reagentes químicos.

EQUAÇÃO DA CONTINUIDADE

Esquecendo por um instante a integridade, vamos falar em difusão em um dimensão:



$$J(k) \equiv \text{Nº de partículas de unidade de tempo que} \\ \text{vai de } k \rightarrow k+1 = \text{fluxo}$$

$$N(k) = \text{Nº de partículas em } k$$

$$f(k) = \frac{N(k)}{\Delta x} = \text{densidade de partículas}$$

Se o número de partículas se conserva, então

$$\Delta N(k) = J(k-1)\Delta t - J(k)\Delta t$$

é a variação do número de partículas em k no tempo Δt . Então

$$\Delta p = \frac{\Delta N}{\Delta x} = - \left(\frac{J(k) - J(k-1)}{\Delta x} \right) \Delta t$$

da

$$\boxed{\frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\partial J}{\partial x} = 0}$$

Em 3-D obtém-se $\frac{\partial f}{\partial t} + \nabla \cdot J = 0$.

EQUAÇÃO DE DIFUSÃO

Porque haveria uma corrente, ou fluxo, de partículas? Frick propôs que as partículas fluem das regiões mais densas para as menos densas:

$$J = -D \frac{\partial f}{\partial x}$$

Se D = coeficiente de difusão e w é constante,

$$\boxed{\frac{\partial p}{\partial t} = D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}}$$

Exercício: Mostre que $-n^2 / 4Dt$

$$g(n,t) = \frac{1}{\sqrt{4\pi Dt}}, \text{ e}$$

é solução da equação de difusão.

Exemplo - Um vicio de perfume é aberto em $t=0$, $x=0$. Quantos tempos uma pessoa localizada à uma distância d do vicio deve esperar para sentir o cheiro de perfume? Como a variação da função $\langle n^2 \rangle$ é $\langle n^2 \rangle = 2Dt$, $t = d^2/2D$. Se $D = 0,5 \text{ m}^2/\text{s}$ e $d = 1 \text{ metro}$, $t = 1 \text{ s}$. Dados $d = 10 \text{ m}$ $t = 100 \text{ s}$.

DINÂMICA DE POPULAÇÕES NO ESPAÇO

- 1 espécie $\frac{\partial P(n,t)}{\partial t} = f(P) + D \frac{\partial^2 P}{\partial x^2}$

Exemplo: $\frac{\partial P}{\partial t} = rP(1 - \frac{P}{K}) + D \frac{\partial^2 P}{\partial x^2}$

- n espécies: $\frac{\partial P_i}{\partial t} = f_i(P) + D_i \frac{\partial^2 P_i}{\partial x^2}$

Exemplo: $\begin{cases} \frac{\partial P}{\partial t} = \left(\frac{a + bP - P^2}{c} \right) P - \varOmega + D_1 \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} \\ \frac{\partial \varOmega}{\partial t} = -(1 + e\varOmega)\varOmega + Q P + D_2 \frac{\partial^2 \varOmega}{\partial x^2} \end{cases}$

ponto x no instante t e tem a forma de uma Gaussiana. Vamos calcular o valor médio de x no instante t , que nos dá informação sobre onde estão as moléculas de perfume, em média:

$$\langle x \rangle = \int_{-\infty}^{+\infty} x \rho(x, t) dx = \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{x}{\sqrt{4\pi Dt}} e^{-\frac{x^2}{4Dt}} dx = 0$$

A razão pela qual a integral é zero é simetria: a distribuição ρ é simétrica em x , igual para $x > 0$ e $x < 0$, portanto a média de x é zero. No entanto, a variância da distribuição não é zero:

$$\langle x^2 \rangle = \int_{-\infty}^{+\infty} x^2 \rho(x, t) dx = \int_{-\infty}^{+\infty} \frac{x^2}{\sqrt{4\pi Dt}} e^{-\frac{x^2}{4Dt}} dx = 2Dt.$$

Assim, a distância média que o perfume alcança no tempo t pode ser estimada como

$$d = \sqrt{2Dt}.$$

Se $D = 0.5 m^2/s$ demora um segundo para o perfume atingir 1 metro. Mas demora 100 segundos para atingir 10 metros e 10.000 segundos (2 horas e 47 minutos) para 100 metros. Difusão é um processo lento! A figura 4.4 ilustra a distribuição para $D = 0.5$.

4.4 Padrões de Turing

Estudaremos a formação dos padrões de Turing usando o modelo de predador preso de Mimura e Murray no espaço [10]. As equações quase são as mesmas que investigamos na seção 3.9, mas agora as quantidades $P(x, t)$ e $Q(x, t)$ representam as densidades populacionais de presas e predadores na posição x e no instante t . O número de presas em um pequeno intervalo espacial Δx no instante t é dado por $P(x, t)\Delta x$ e o número de presas no intervalo entre as posições a e b é dado por $\int_a^b P(x, t) dx$.

Vamos supor que a região onde os animais vivem está limitado ao intervalo entre $x = 0$ e $x = L$. As equações do sistema são

$$\begin{aligned} \frac{\partial P}{\partial t} &= \left(\frac{a + bP - P^2}{c} \right) P - QP + D_P \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} \equiv f(P, Q) + D_P \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} \\ \frac{\partial Q}{\partial t} &= -(1 + eQ)Q + PQ + D_Q \frac{\partial^2 Q}{\partial x^2} \equiv g(P, Q) + D_Q \frac{\partial^2 Q}{\partial x^2} \end{aligned} \quad (4.10)$$

O símbolo ∂ , de derivada parcial, (lê-se “del”) é usado em do símbolo d para denotar que as funções P e Q dependem de mais de uma variável (x e t) e que a derivada deve ser feita apenas em relação à variável indicada, tratando as outras como fixas. Vamos novamente usar os valores $a = 35$, $b = 16$, $c = 9$ e $e = 2/5$ como no trabalho original.

Precisamos ainda dizer alguma coisa sobre o que acontece nas fronteiras do intervalo, quando $x = 0$ ou $x = L$. Vamos assumir que não há fluxo de indivíduos para fora do intervalo, isto é, que $J(x = 0, t) = J(x = L, t) = 0$ para todo tempo t . De acordo com a lei de Fick, equação (4.6), isso implica que

$$\frac{\partial \rho}{\partial x}(0, t) = \frac{\partial \rho}{\partial x}(L, t) = 0. \quad (4.11)$$

NA Pg. - 3

Embora as equações (4.10) seja bem complicadas e não tenham solução analítica geral, nós conhecemos pelo menos três soluções de equilíbrio particulares:

Extinção: $(\bar{P}_0, \bar{Q}_0) = (0, 0)$

Só presas, uniformemente distribuídas no espaço:

$$(\bar{P}_1, \bar{Q}_1) = (8 + \sqrt{99}, 0)$$

Coexistência de predadores e presas, ambos distribuídos uniformemente no espaço: $(\bar{P}, \bar{Q}) = (5, 10)$

As soluções que obtivemos na seção 3.9 continuam valendo na descrição espacial. De fato, podemos procurar por soluções das equações (4.10) que não dependam do espaço. Nesse caso os termos de difusão se anulam e recuperamos as equações do caso sem espaço, com a diferença que esses números indicam agora as densidades populacionais, não as populações totais, que são dadas agora por $\bar{P}L$ e $\bar{Q}L$.

O que realmente muda agora é o estudo da estabilidade dessas soluções. Esse estudo envolve a resposta do sistema à pequenas perturbações nas soluções de equilíbrio. Mas agora temos agora que considerar que as perturbações podem ser diferentes em cada ponto do espaço, como representado na figura (4.5) para a solução de coexistência $(\bar{P}, \bar{Q}) = (5, 10)$.

Como tratar perturbações complicadas assim? A saída está em decompor uma função complicada em uma soma de funções simples. Uma função

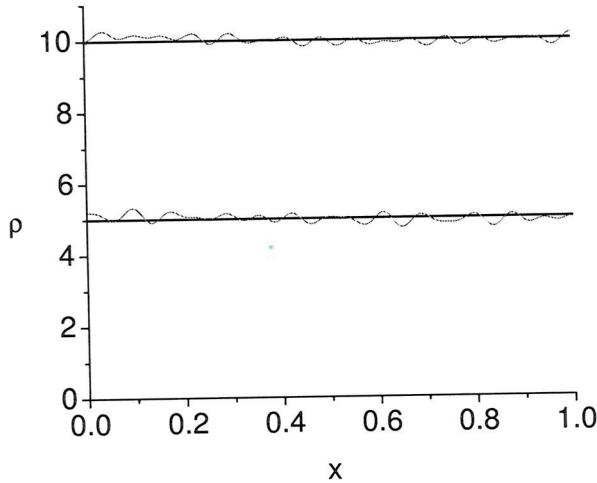


Figura 4.5: Perturbação genérica sobre a solução de equilíbrio de coexistência $(\bar{P}, \bar{Q}) = (5, 10)$.

definida no intervalo de 0 a L com derivadas nulas nas fronteiras pode ser escrita como uma soma de cossenos da seguinte forma:

$$\begin{aligned} p(x, t) &= \sum_{n=1}^{\infty} a_n(t) \cos\left(\frac{n\pi x}{L}\right) \equiv \sum_{n=1}^{\infty} p_n(x, t) \\ q(x, t) &= \sum_{n=1}^{\infty} b_n(t) \cos\left(\frac{n\pi x}{L}\right) \equiv \sum_{n=1}^{\infty} q_n(x, t). \end{aligned} \quad (4.12)$$

Veja que cada termo da soma tem um $\cos(n\pi x/L)$, cuja derivada é $-(n\pi/L) \sin(n\pi x/L)$, que se anula em $x = 0$ e $x = L$ como queremos. Além disso, cada cosseno tem um *comprimento de onda* específico, representado pelo intervalo do eixo x necessário para que a oscilação se repita. Para cada $\cos(n\pi x/L)$ o comprimento de onda é $L_n = 2L/n$ e a figura 4.6 mostra uma ilustração para $n = 7$ e $L = 1$. Um componente da perturbação com n pequeno é bastante suave, enquanto que um componente com n grande oscila fortemente.

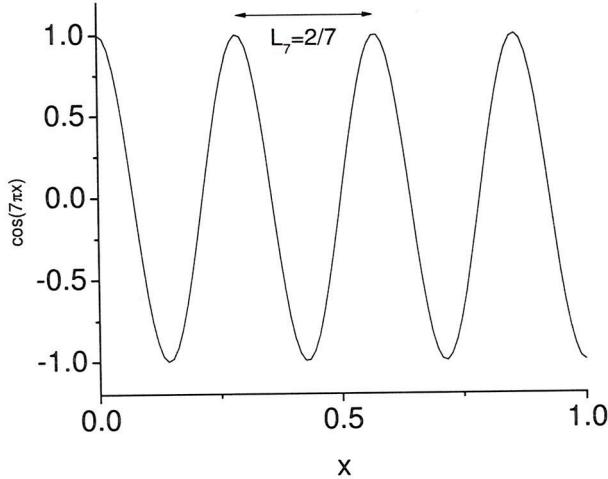


Figura 4.6: Componente $\cos(n\pi x/L)$ para $n = 7$ e $L = 1$. O comprimento de onda nesse caso é $L_7 = 2/7$.

As curvas vermelhas da figura 4.5 foram construídas usando as expressões

$$p(x, t) = 0.1 \cos \pi x + 0.03 \cos 3\pi x + 0.015 \cos 17\pi x + 0.07 \cos 23\pi x - 0.07 \cos 31\pi x$$

$$q(x, t) = 0.1 \cos \pi x + 0.06 \cos 3\pi x + 0.025 \cos 17\pi x - 0.07 \cos 23\pi x - 0.07 \cos 31\pi x.$$

Adicionando-se mais termos podemos desenhar funções arbitrariamente complexas.

Fazemos então uma perturbação na solução homegênea da forma

$$P = P_0 + p(x, t)$$

$$Q = Q_0 + q(x, t).$$

Procedemos como sempre, expandindo as funções f e g em primeira ordem em torno do valor de equilíbrio (P_0, Q_0) . Obtemos:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = a_{11}p + a_{12}q + D_P \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}$$

$$\frac{\partial q}{\partial t} = a_{21}p + a_{22}q + D_Q \frac{\partial^2 q}{\partial x^2}$$

onde os coeficientes a_{ij} foram calculados na seção 3.9.

Precisamos agora das derivadas segundas da perturbação. Calculamos primeiro

$$\begin{aligned}\frac{\partial^2 p_n}{\partial x^2} &= \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{\partial p_n}{\partial x} \right) = \frac{\partial}{\partial x} \left[- \left(\frac{n\pi}{L} \right) a_n(t) \sin(n\pi x/L) \right] \\ &= - \left(\frac{n\pi}{L} \right)^2 a_n(t) \cos(n\pi x/L) \\ &= - \left(\frac{n\pi}{L} \right)^2 p_n.\end{aligned}$$

Da mesma forma

$$\frac{\partial^2 q_n}{\partial x^2} = - \left(\frac{n\pi}{L} \right)^2 q_n.$$

Substituindo $p = \sum_n p_n$, $q = \sum_n q_n$ e usando esses resultados podemos reescrever as equações para a perturbação como

$$\sum_n [\dot{p}_n - a_{11}p_n - a_{12}q_n + D_P(n\pi/L)^2 p_n] = 0$$

$$\sum_n [\dot{q}_n - a_{21}p_n - a_{22}q_n + D_Q(n\pi/L)^2 q_n] = 0$$

onde o ponto em cima de p_n e q_n indica a derivada em relação ao tempo, ou ainda

$$\sum_n [\dot{a}_n - a_{11}a_n - a_{12}b_n + D_P(n\pi/L)^2 a_n] \cos(n\pi x/L) = 0$$

$$\sum_n [\dot{b}_n - a_{21}a_n - a_{22}b_n + D_Q(n\pi/L)^2 b_n] \cos(n\pi x/L) = 0.$$

Como a soma dos termos deve se anular e cada termo multiplica um cosseno com comprimento de onda diferente, a única solução possível é que cada termo da soma se anule separadamente, ou seja, devemos ter

$$\begin{aligned}\dot{a}_n &= [a_{11} - D_P(n\pi/L)^2] a_n &+ a_{12} b_n \\ \dot{b}_n &= a_{21} a_n &+ [a_{22} - D_Q(n\pi/L)^2] b_n\end{aligned}\tag{4.13}$$

e

$$J = \begin{pmatrix} a_{11} - D_P \left(\frac{n\pi}{L} \right)^2 & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} - D_Q \left(\frac{n\pi}{L} \right)^2 \end{pmatrix}$$

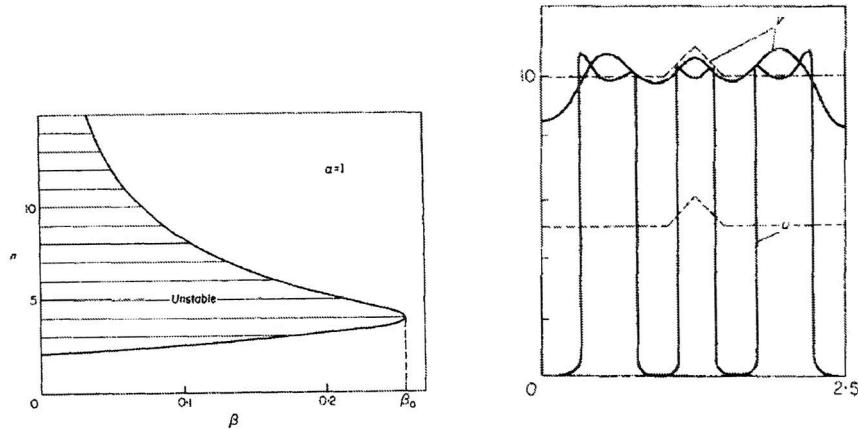


Figura 4.7: Esquerda: região achurada é onde a solução homogênea é instável e onde os padrões de Turing se desenvolvem ($\alpha = D_Q$, $\beta = D_P$). Direita: perturbação na solução homogênea (pontinhado) e padrões finais obtidos por integração numérica das equações. As presas apresentam regiões de alta densidade e regiões onde quase não há indivíduos.

Essa equação define a estabilidade de cada modo da perturbação. Se $D_Q = D_P = 0$ ela recai no caso anterior discutido na seção 3.9. Usando esses resultados vemos que $\beta_0 = a_{11} + a_{22} = -2/3 < 0$ e $\gamma_0 = a_{11}a_{22} - a_{21}a_{12} = 750/9 > 0$, indicando que o ponto de coexistência é estável na ausência de difusão espacial. No entanto, agora temos:

$$\begin{aligned}\beta &= \beta_0 - (n\pi/L)^2(D_Q + D_P) = -2/3 - (n\pi/L)^2(D_Q + D_P) \\ \gamma &= \gamma_0 - (n\pi/L)^2(30D_Q - 36D_P)/9 + (n\pi/L)^4D_Q^2D_P^2\end{aligned}\tag{4.14}$$

onde substituímos os valores numéricos de $a_{11} = 30/9$ e $a_{22} = -4$.

Vemos que $\beta < 0$ mas o sinal de γ vai depender agora dos valores dos coeficientes de difusão e do modo n que estamos considerando. Se n for muito grande o último termo com n^4 vai dominar e γ será positivo (solução estável). Para que γ fique negativo precisamos ter n não muito grande e $D_Q > D_P$, ou seja, que os predadores difundam mais rápido que as presas.

A figura 4.7 retirada do paper de Mimura e Murray mostra a região de estabilidade para $D_Q = 1$ no plano n versus D_P . No painel da direita é mostrada uma perturbação das soluções homogêneas e o resultado final do novo

equilíbrio, onde regiões de alta densidade se alternam com regiões de baixa densidade. Esses padrões periódicos causados pela difusão são conhecidos como padrões de Turing e são causados por instabilidades dinâmicas do sistema, e não por inomogeneidades ambientais. Se trocarmos populações por pigmentos, podemos imaginar regiões com alta concentração de pigmentos e outras com baixa concentração, como no peixe mostrado na figura 4.2.

4.5 Sincronização e o modelo de Kuramoto

Sistemas biológicos exibem uma variedade de ciclos, a maioria deles relacionada com os dias e as noites, ou com as estações do ano. Além desses ciclos mais ou menos evidentes, existem outras oscilações, com períodos menores, relacionados com atividades físicas ou metabólicas, como o batimento cardíaco, o nível de açúcar no sangue, o disparo de neurônios, a pressão sanguínea, o ciclo menstrual e vários outros. Do ponto de vista matemático, cada um desses sistemas periódicos pode ser representado por um oscilador e, em muitos casos, diversos osciladores podem interagir uns com os outros. Essas interações, se suficientemente fortes, podem levar à sincronização dos sistemas envolvidos, fazendo-os pulsar em uníssono.

Aparentemente o fenômeno de sincronização foi observado pela primeira vez pelo cientista holandês Christiaan Huygens, inventor do relógio de pêndulo, em 1665. Huygens notou que dois relógios de pêndulo pendurados na mesma parede tinham seus pêndulos movimentando-se perfeitamente 'fora de fase' mesmo que fossem iniciados de maneira arbitrária.

O exemplo mais conhecido de sincronização é provavelmente o dos vagalumes do sudeste asiático. No por do sol os vagalumes começam a piscar periodicamente, cada um no seu tempo. Conforme a noite cai, o piscar de vagalumes vizinhos torna-se mais visível a cada um, influenciando mais fortemente seu comportamento. O pisca-pisca começa então a se tornar sincronizado e centenas de vagalumes disparam seus flashes simultaneamente com se fossem um único organismo. Outros exemplos de sincronização incluem metrônimos, lasers acoplados, ciclo menstrual de mulheres que compartilham a mesma casa e epilepsia.

Nesta seção vamos apresentar o modelo de sincronização proposto por Kuramoto em 1975, que é simples mas extremamente rico. No modelo cada elemento do sistema é representado por um ângulo θ_i que roda com frequência natural ω_i . As frequências do conjunto dos N elementos que compõem o

Competição e seleção - Considere duas espécies A e B que competem por recursos em uma localidade com capacidade de suporte K . Suponha que $X_A + Y_B = K$ sempre e sóm $x = \frac{X_A}{K}$, $y = \frac{Y_B}{K} \rightarrow x + y = 1$

Se as taxas de crescimento de A e B são a e b então

$$\begin{aligned} \dot{x} &= ax - x\phi \\ \dot{y} &= by - y\phi \end{aligned}$$

onde introdizemos ϕ para garantir que $x + y = 1$.

Somando as duas equações temos

$$\dot{x} + \dot{y} = 0 = ax + by - \phi(x+y)$$

$$\boxed{\phi = ax + by}$$

Interpretação: a = fitness de A

b = fitness de B

ϕ = fitness médio = $\frac{ax+by}{x+y} = ax+by$

Exercício: Use $y = 1-x$ na equação de \dot{x} e mostre

$$\dot{x} = rx(1-x) \quad r \equiv a = b$$

O resultado é a "sobrevivência do melhor":

Se $a > b$ então $r > 0$ e $x \rightarrow 1$, $y \rightarrow 0$

Se $a < b$ então $r < 0$ e $x \rightarrow 0$, $y \rightarrow 1$

Seleção Dependente de Frequências

Muitas vezes o fitness de uma espécie na é constante, mas depende da quantidade de indivíduos presentes.

Suponha que

$$\dot{x} = x(f_A(x,y) - \phi)$$

$$\dot{y} = y(f_B(x,y) - \phi)$$

com $\phi = xf_A + yf_B$, $x+y=1$. Podemos novamente reduzir essa equação à uma única variável fazendo $v = 1-x$. O resultado é

$$\dot{x} = x(1-x)F(x)$$

$$F(x) = f_A(x) - f_B(x)$$

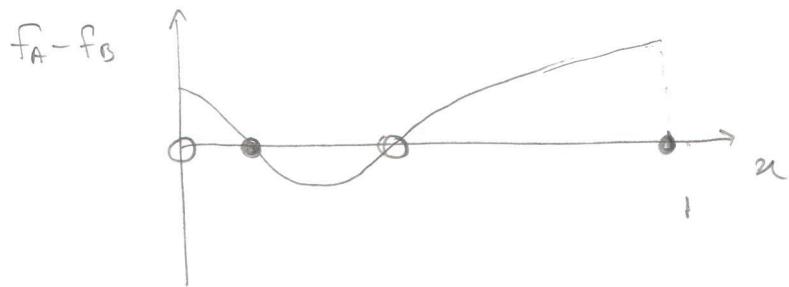
Temos agora vários pontos de equilíbrio:

$x=0$, estável se $f_A(0) - f_B(0) < 0$

$x=1$, estável se $f_A(1) - f_B(1) > 0$

x^* ; $f_A(x^+) = f_B(x^+)$, instável se $f'_A(x^+) - f'_B(x^+) < 0$

Exemplos:



$\circ = \text{instável}$
 $\bullet = \text{estável}$

JOGOS COM DOIS JOGADORES

Suponha que as funções de fitness dos indivíduos da população A e B sejam da forma

$$f_A(x, y) = ax + by$$

$$f_B(x, y) = cx + dy$$

Vamos re-interpretar esses coeficientes como o resultado da interação direta entre 2 indivíduos.

$$\begin{array}{ll} x \leftrightarrow x & ; \quad x \text{ ganha } a \\ y \leftrightarrow y & ; \quad y \text{ ganha } d \end{array}$$

$$\begin{array}{ll} x \leftrightarrow y & ; \quad x \text{ ganha } b \\ y \leftrightarrow x & ; \quad y \text{ ganha } c \end{array}$$

A taxa de crescimento de x é proporcional à sua ganho médio, que é

$$a * [\text{prob. de encontrar } x] + b * [\text{prob. de encontrar } y]$$

$$= ax + by$$

O mesmo vale para y . As equações

$$\dot{x} = x[a_x + b_y] - x\phi$$

$$\dot{y} = y[c_x + d_y] - y\phi$$

$$\phi = xf_A + yf_B$$

Tem 3 pontos de equilíbrio: $x=0$, $x=1$, $x^* = \frac{d-b}{a-b-c+d}$

Em teoria do jogo pensava em uma única população
onde indivíduos adotam duas estratégias possíveis: ou se
comportam como A ou como B. As interações são
do tipo, que é representado por uma matriz:

$$\begin{array}{cc} & \text{A} & \text{B} \\ \text{A} & \left(\begin{array}{cc} -a & -b \\ -c & -d \end{array} \right) & \rightarrow \\ \text{B} & \left(\begin{array}{cc} -c & -d \\ -a & -b \end{array} \right) & \rightarrow \end{array}$$

A matriz é lida na horizontal:

A com A, A ganha a

A com B, A ganha b

B com A, B ganha c

B com B, B ganha d

Um equilíbrio de Nash corresponde a uma estratégia
estável da dinâmica: $x=0$ ou $x=1$ são punhos
 $0 < x^* < 1$ é misto

Exemplos

1) Hawk = Luta

Dove = se retira da disputa

b = benefício de ganhar a luta

c = custo de perder a luta

$$M = \begin{pmatrix} H & D \\ D & \begin{pmatrix} \frac{b-c}{2} & b \\ 0 & \frac{b}{2} \end{pmatrix} \end{pmatrix}$$

Se $b > c$, H é Nash

Se $b < c$, o equilíbrio de Nash é misto

2) Chicken: dois carros em colisão frontal; ganha quem permanece no posto sem desviar

A = permanecer no posto

B = desvia para lado da colisão

c = custo da colisão

b = benefício de ganhar a rota

$$M = A \begin{pmatrix} A & B \\ B & \begin{pmatrix} -c & b \\ 0 & \frac{b}{2} \end{pmatrix} \end{pmatrix}$$

O único equilíbrio de Nash é misto.

AUTRUISMO e o DILEMA DO PRISIONEIRO

Problema original: duas pessoas são presas acusadas de um crime, sendo interrogados separadamente. Cada prisioneiro pode

C = cooperar com o colega, ficando em silêncio

D = denunciar o colega

As possibilidades de tempo de prisão são:

C → C, ambos cooperam e pegam 1 ano de cadeia

D → D, ambos denunciam e pegam 7 anos cada

C → D { que cooperava (não é denunciado) pega 10
que denuncia (não não é denunciado) pega 0

$$M = \begin{pmatrix} C & D \\ C & -1 & -10 \\ D & 0 & 7 \end{pmatrix}$$

O DILEMA: cada prisioneiro deve decidir como agir

e pensa:

- se o outro me denunciar eu devo denunciar também

- se o outro me denunciar eu devo denunciar, pois

pois

C → D em pen 10 anos

D → D em pen 7 anos

- se o outro cooperar comigo, eu devo denunciar, pois

C → C em pen 1 ANO

D → C em ssio livre.

Então, é sempre melhor usar D. Ambos usam D, portanto, e pagam 7 anos cada. No entanto, se ambos usarem C, pagam apenas 1 ano!

D é o equilíbrio de Nash mas

C seria a melhor estratégia de ambos.

Em um mundo Darwiniano, competitivo, como é possível emergir o cooperação (ou o altruismo)?

Exercício: Mostre que apenas D é um eq. de Nash.

$$\text{soluções} \quad f_C = -x - 10y$$

$$f_D = -7y$$

D corresponde a $x=0, y=1$; $f_C(0) - f_D(0) = -10 + 7 = -3 < 0$

\Rightarrow D é estável (veja pg. 2)

C corresponde a $x=1, y=0$; $f_C(1) - f_D(1) = -1 < 0$

\Rightarrow C é instável

$$x^+ = \frac{-7 + 10}{-1 + 10 - 7} = \frac{3}{2} > 1 \Rightarrow \text{não é pto de equilíbrio.}$$

A REGRAS DE HAMILTON

Considere um jogo onde cooperar acarreta um custo c enquanto interagir com um cooperador trás um benefício b :

$$\begin{array}{cc} & \text{C} & \text{D} \\ \text{C} & \begin{pmatrix} b-c & -c \\ b & 0 \end{pmatrix} \\ \text{D} & \end{array}$$

Um exemplo são animais que vivem sobre a proximidade de um predador, expõendo-se ao perigo mas salvando os outros. Como no dilema do prisioneiro, o novo equilíbrio Nash é D. Isso ocorre porque as interações são aleatórias e os fatores voluntários como

$$f_C = (b-c)x - cy$$

$$f_D = bx$$

$$\text{Quando } \begin{cases} x=0, y=1 \\ x=1, y=0 \end{cases} \quad \begin{array}{l} f_D > f_C \Rightarrow D \text{ é estavel} \\ f_C < f_D \Rightarrow C \text{ é instável.} \end{array}$$

Se as interações forem não-aleatórias, a cosa muda.

Sejam

$$P(O|F) = \text{probabilidade de F interagir com O}$$

$r = \text{prob. de indivíduos escolher outros indivíduos idênticos à ele para interação}$

$1 - r \equiv$ prob. de não escalar, i.e., interagir
ao acaso.

$\alpha =$ frequência de individuos C

$1 - \alpha =$ " D

Então:

$$\mathbb{P}(C|C) = r + (1-r)\alpha$$

$$\mathbb{P}(D|C) = 1 - \mathbb{P}(C|C) = (1-r)(1-\alpha)$$

$$\mathbb{P}(D|D) = r + (1-r)(1-\alpha)$$

$$\mathbb{P}(C|D) = 1 - \mathbb{P}(D|D) = (1-r)\alpha$$

O fitness da um cooperador será

$$f_C = \mathbb{P}(C|C)(b-c) + \mathbb{P}(D|C)(-c)$$

$$= b \mathbb{P}(C|C) - c$$

$$f_D = \mathbb{P}(C|D)b$$

A cooperação será uma estratégia estabilizada se $f_C > f_D$:

$$b[\mathbb{P}(C|C) - \mathbb{P}(C|D)] > c \quad \text{em}$$

$$b r > c$$

Essa é a regra de Hamilton.

- se $r=0$ a cooperação nunca é evitada
- se r é pequeno, $b > c/r$ deve ser grande
- se $r=1$ basta que o benefício obtido na cooperação seja maior que o custo.

Em biologia r pode ser interpretado como grau de parentesco: indivíduos interagem mais frequentemente com parentes.

Hamilton sumarizou sua regra com a famosa frase:

"Eu pulo no meia salvo 2 irmãos da 1ª geração."

O custo de pulo no meia é $c=1$ (a vida da pessoa).

Irmãos compartilham 50% do seu DNA $\Rightarrow r=1/2$ entre
 $b > 1/1/2 = 2 \Rightarrow$ só vale o risco se for paga
 salvo 2 irmãos.

Primos tem $r=1/8 \Rightarrow b > 8 \Rightarrow$ os primos.