

Notas de Aula: Física para Biologia: PRELIMINAR

Nestor Caticha e Osame Kinouchi

17 de abril de 2008

Professor de FGE1190 Diurno

- Nestor Caticha

Coordenadas

- Ramal 6798
- Sala: 314A Ala I Instituto de Física
- E-mail nestor@if.usp.br
- página do curso <http://www.fig.if.usp.br/> nestor Física para C. Biológicas.

Assistentes

- Leonardo Barbosa
- Radamés Ajna

Sala de Aula

- Quinta Feira: tarde 14:00 - Auditório 1 - Centro Didático
- Sexta feira: manhã 8:00 hs- AG Zoologia (em frente ao Centro Didático)

Bibliografia

- Notas de aula
- Carneiro, Prado e Salinas, Introd. elementar às técnicas do Cálculo Diferencial e Integral

Sumário

1	Introdução	5
2	Dinâmica	7
2.1	Sistemas Dinâmicos e Caos Determinístico	8
2.1.1	Taxa de crescimento da População	8
2.1.2	Modelo com Taxa de Crescimento Constante	9
2.1.3	Exemplo de mapa: a raiz quadrada	12
2.1.4	O Mapa Logístico	14
2.1.5	Modelos do Tipo Predador-Presa	21
2.2	Sistema Predador-Presa: Perturbação em torno do equilíbrio	28
2.2.1	Leis de Conservação e energia	32
2.2.2	O oscilador harmônico	34
2.2.3	Condições Iniciais	36

Capítulo 1

Introdução

The unity of all science consists alone in its method, not in its matter.

Karl Pearson

Faced with the achievements of Darwin and Weismann, one cannot claim that mathematics, or even diagrams, are needed for successful theoretical work in biology. But they certainly make it easier.

John Maynard Smith

(in “Weismann and Modern Biology”

Oxford Surveys in Evolutionary Biology **6** (1989) 1-12)

Há uma necessidade constante de mudança de currículos no ensino de ciência. Vejam por exemplo <http://www.nap.edu/10497.html> para uma proposta de currículo para ciências biológicas no EUA. Nela fica evidente a preocupação com o aumento de dedicação à matemática, computação e física. Isto reflete de forma clara o que será necessário para o pesquisador e professor de secundária na próxima década.

Há vezes em que a escolha de carreira dos estudantes de biologia é descrita usando argumentos que passam por uma fuga da matemática. Acredito que essa premissa seja totalmente falsa. A Biologia coloca frente à humanidade alguns dos desafios intelectuais mais importantes e aqueles dispostos a encarar esses desafios não o fazem como fuga mas através de uma escolha direta. Devem estar dispostos a adquirir o maior conjunto de habilidades e domínio técnico para poder ter sucesso tanto nas atividades de ensino quanto pesquisa que terão pela frente.

É claro que ninguém será capaz de estudar toda a ciência conhecida. Os limites serão impostos de forma natural a todos os profissionais mas não devemos impor esses limites de forma a alienar os estudantes de vastas áreas do conhecimento humano. O tempo se encarregará de fazer isso.

Numa universidade há separações em unidades, departamentos e grupos que refletem idéias sobre uma estrutura modular da ciência que dificilmente resistem ao passar dos anos. As universidades usam e abusam da palavra interdisciplinaridade para descrever quão modernos são mas dificilmente permitem que a interdisciplinaridade tenha espaço num ambiente onde o espaço científico já foi colonizado por grupos que usam nomes estabelecidos.

Esta disciplina tem como objetivo levar aos estudantes exemplos de simbiose entre biologia e física que demonstram alguns dos pontos altos da interdisciplinaridade.

O objetivo de apresentar toda a física necessária a um estudante de biologia em um semestre é absurdo. Devemos portanto fazer escolhas.

A motivação do curso vem do modelo de Hodgkin-Huxley para neurônios. O avanço da computação nas últimas décadas permitiu que se possa sonhar com a modelagem de sistemas neurais com um certo grau de realismo. Há exemplos até de projetos que pretendem integrar sistemas até o nível de cérebros de mamíferos in toto. Evidentemente o que pode se chamar de neurobiologia computacional está no seu início. As equipes que participam destes projetos contam com números muito grandes de cientistas, lembrando pelo seu tamanho projetos da área de física de partículas ou sequenciamento de genomas. Nas discussões sobre este tipo de tema não se pergunta a afiliação profissional de cada um. Há diferentes tipos de capacidades que são trazidas por diferentes profissionais, mas há uma conjunto de idéias e uma linguagem que todos devem ser capazes de manipular.

O modelo de Hodgkin-Huxley aqui significa uma classe de modelos para descrever a **dinâmica do potencial elétrico** através de uma membrana celular, seja da soma de um neurônio, do axônio, ou de célula cardíaca. Os modelos de sistemas específicos serão diferentes mas compartilham uma estrutura fundamental. É muito difícil pois falar destes modelos sem entender um pouco de física. O que é **dinâmica** ? e **potencial elétrico**? Embora todos os estudantes tenham uma idéia no secundário destes termos não devemos esquecer que uma idéia tênue não significa saber. O efeito da temperatura no potencial elétrico da membrana dificilmente poderá ser entendido sem um conhecimento um pouco mais cuidadoso do que seja temperatura.

Notem que este não é um curso centrado sobre os modelos na classe de HH e suas aplicações mas nas idéias físicas básicas que permitirão entender esta classe de modelos. Pode parecer pouco. Não importa a grande aplicabilidade deste tipo de modelo ainda assim é uma área restrita da biologia. Mas na realidade não o é, pois a física necessária para entendê-lo abarca três grandes áreas: mecânica, termodinâmica e eletromagnetismo. Dentro deste curso o uso do modelo de HH serve para manter o foco na biologia, enquanto que a física é abordada de uma forma em que não se perca o enfoque biológico de cada passo. Outros problemas de interesse biológico também serão abordados uma vez que a matemática usada pode servir para vários problema diferentes.

O curso será dividido em três partes. A primeira, Dinâmica, introduz o estudante ao estudo da evolução temporal de certos sistemas simples. O uso do computador permitirá *simular* certos sistemas simples. Como estudar a dinâmica de um sistema complexo, complicado se não se entende o sistema mais simples possível?

Serão abordados os seguintes tópicos: Dinâmica determinista versus estocástica. O que é um sistema determinístico? Exemplos de sistemas dinâmicos, mapas iterados. A linguagem matemática será abordada à medida que se tornar necessária. Os pré-requisitos são do nível de secundária. Noções básicas de cálculo diferencial e integral permitirão ao estudante que venha a perceber a importância desta técnica que permeia toda a física desde sua invenção há mais de trezentos anos. Aplicações: crescimento e decaimento exponencial; mapa logístico, noções rudimentares de caos; sistemas de predador-presa, oscilações, oscilador harmônico.

A segunda parte lida com a termodinâmica suas leis e objetivos. Calor, energia, vínculos; primeira lei da termodinâmica, entropia, segunda lei da termodinâmica. Aplicações: flecha do tempo, informação, entropia em sistemas ecológicos.

O modelo de HH que estudaremos descreve a dinâmica da célula do ponto de vista apenas das suas propriedades elétricas sem entrar nas bases moleculares, portanto a terceira parte lida com Eletromagnetismo e seus conceitos mais simples. Carga elétrica, campo elétrico, corrente, resistência (R), capacitância (C), indutância (L) e o estudo de alguns circuitos simples. Simulação numérica de circuitos RC, RLC. A introdução da idéia de não linearidade permitirá a construção de modelos

Estaremos prontos então para entrar nas aplicações: Modelagem de propriedades elétricas de membranas celulares. Tópicos avançados: teoria de cabos, modelo de Hodgkin-Huxley.

É necessário que o estudante tenha acesso ao uso de um computador. A sala pró-aluno será usada durante as aulas das quintas feiras.

Capítulo 2

Dinâmica

As comparações entre grandezas associadas a dois sistemas ou ao mesmo sistema em tempos diferentes permitem dizer se são parecidas ou diferentes. Saberemos mais do que simplesmente *diferente* se pudermos dizer que “isso é maior que aquilo” ou menor. A pergunta natural é saber quanto maior. Sabemos mais se soubermos que algo é dez vezes maior que outra coisa do que simplesmente que é maior. Em qualquer área da ciência a descrição quantitativa nos leva à representação do conhecimento em termos numéricos ou gráficos.

A idéia é estudar sistemas dinâmicos exageradamente simples. Pouco a pouco iremos aumentando sua complexidade. Começamos por estudar um sistema onde o tempo é uma variável que toma valores inteiros, chamada dinâmica a tempo discreto. Problemas onde o tempo toma valores reais que formam um contínuo requerem o uso de cálculo diferencial e integral. Veremos alguns problemas de dinâmica discreta e usaremos o computador para estudar suas propriedades. Um dos objetivos ao estudar dinâmica é fazer previsões: dada informação sobre as condições do sistema num dado momento, que por ser considerado o inicial no estudo, chamamos de condições iniciais do sistema, queremos saber quais são as condições num tempo posterior. É possível fazer tal previsão? Construiremos modelos matemáticos onde isso é possível. Assim mesmo que façamos pequenos erros sobre as condições iniciais, as previsões são informativas. Apresentaremos outros casos onde pequenas incertezas significam que não é possível dizer algo sobre a evolução do sistema a tempos longos.

Antes de começar devemos falar algo sobre a construção de modelos matemáticos. Suponha que digamos algo como “a população no instante t é dada pelo produto da população no instante anterior $t-1$ e um parâmetro μ constante”. Há vários motivos para que um estudante de biologia fique frustrado ao ler isso. Várias queixas serão escutadas.

- Como sabemos que é exatamente assim?
- Posso pensar em centenas de exemplos onde isso não ocorre.
- Certamente μ não pode ser constante.
- Como devo ler μ ?

Começamos pelo mais fácil. Os físicos e matemáticos usam letras para representar grandezas numéricas, e outras coisas também. As letras diferentes disponíveis acabam às vezes antes das grandezas que queremos descrever e é útil usar as gregas. μ é m em grego. Em português é pronunciada *mi*.

As outras queixas são mais sérias. Talvez μ não seja constante. Como saber? Tentaremos ver as conseqüências das hipóteses feitas ao construir o modelo matemático e veremos se há algum tipo de comportamento interessante. Se não houver, jogaremos fora o modelo. Se houver algum indício de interesse, algumas mudanças poderão levar a um modelo melhor. Há ocasiões em que as mudanças são feitas porque há evidência experimental que nos guia. Algumas são devidas a motivos teóricos, outras à intuição matemática.

2.1 Sistemas Dinâmicos e Caos Determinístico

Iremos introduzir conceitos da teoria de *sistemas dinâmicos* (sistemas cujo estado muda com o tempo, representado pela variável t) através de modelos bastante simplificados da dinâmica de populações. Uma das simplificações assumida em todos os modelos que estudaremos será considerar apenas dinâmicas com *tempo discreto*, ou seja, nas quais t assume valores inteiros: $t = 0, 1, 2, \dots$ etc. Assim, iremos supor que a população se reproduz a intervalos iguais (anos, estações?), e que o indivíduo nascido no tempo t já estará maduro para a reprodução no tempo $t + 1$. Esses sistemas com dinâmica discreta são usualmente chamados de *mapas* ou *mapeamentos*. Situações mais gerais onde o tempo deve ser tratado como variável contínua não serão estudadas agora pois requerem as ferramentas do cálculo diferencial e integral. Não há como fugir da idéia do tempo contínuo para sempre. Voltaremos a discutir isto mais para frente.

2.1.1 Taxa de crescimento da População

Estaremos interessados apenas no tamanho da população, descrito pela variável N_t (número de indivíduos no tempo t)¹. A *taxa de crescimento* referente ao tempo t será R_t , definida por

$$R_t = \frac{N_{t+1} - N_t}{N_t} \quad (2.1)$$

Exemplificando, se a população no ano $t = 4$ é de $N_4 = 1000$ indivíduos e no ano posterior for de $N_5 = 1100$ indivíduos, então sua taxa de crescimento no ano com referência ao ano $t = 4$ é de

$$R_4 = \frac{N_5 - N_4}{N_4} = \frac{1100 - 1000}{1000} = \frac{100}{1000} = 0.10 \quad \text{ou } 10\% \quad (2.2)$$

Exercício: Mostre que se no ano seguinte ($t = 6$) a população cair de volta para $N_6 = 1000$ indivíduos, então $R_5 \approx -0.091$ (ou seja, $R_5 \approx -9.1\%$)².

Observe que R_t é a taxa de crescimento *total* da população. Podemos definir outras taxas, por exemplo, a *taxa de natalidade*

$$R_t^{nat} = \frac{n_t}{N_t}, \quad (2.3)$$

onde n_t é o número de nascimentos no intervalo de tempo entre t e $t + 1$. Igualmente podemos definir a *taxa de mortalidade*

$$R_t^{mort} = \frac{m_t}{N_t}. \quad (2.4)$$

onde m_t é o número de mortes no intervalo entre t e $t + 1$.

Uma vez que a variação da população é a diferença entre o número de nascimentos e o de mortes,

$$N_{t+1} - N_t = n_t - m_t \quad (2.5)$$

podemos ver que a taxa de crescimento é simplesmente igual à diferença entre a taxa de natalidade e a taxa de mortalidade (basta dividir a equação acima por N_t),

$$R_t = R_t^{nat} - R_t^{mort}. \quad (2.6)$$

¹É usual escrever N_t quando t é discreto, e $N(t)$ quando t é contínuo.

²O sinal \approx significa ‘aproximadamente’. Note que o sinal negativo indica que houve um decréscimo da população (ou seja, temos ‘crescimento negativo’).

2.1.2 Modelo com Taxa de Crescimento Constante

A equação dinâmica do modelo

Vamos considerar o caso mais simples onde a taxa de crescimento não muda de ano para ano, ou seja, $R_t = r$ para qualquer t . A constante r é uma característica da população (por exemplo, $r = 0.02$ significa que a população está crescendo 2% ao ano). Substituindo R_t por r na eq. (2.1) e isolando a variável N_{t+1} encontraremos uma regra que nos dará a população N_{t+1} do ano t em função da população do ano anterior N_t :

$$N_{t+1} = (1 + r) N_t. \quad (2.7)$$

Uma equação desse tipo é chamada de *mapeamento*, ou *mapa*³.

Exercício: Deduza a eq. (2.7) a partir da eq. (2.1), conforme foi indicado.

Para simplificar a notação, podemos definir uma nova constante $\mu = 1 + r$ e escrever

$$N_{t+1} = \mu N_t \quad (2.8)$$

Assim, encontramos que para $\mu > 1$ (ou seja, taxa $r > 0$), a população aumenta a cada intervalo de tempo, enquanto que para $\mu < 1$ (taxa $r < 0$) a população diminui a cada intervalo de tempo. Se $\mu = 1$ ($r = 0$), a população não varia.

A equação (2.8) nos permite calcular a população no tempo t sabendo-se a população no tempo $t - 1$. Por exemplo, para uma população com taxa de crescimento constante de 100%, ou seja, $r = 1$ (e portanto, $\mu = 2$), equação de recorrência será

$$N_{t+1} = 2N_t. \quad (2.9)$$

Vemos que a população está dobrando a cada geração.

Para saber o tamanho da população N_{t+1} precisamos ainda de uma informação adicional, ou seja, qual era a população inicial N_0 . Esse valor N_0 é chamado de *condição inicial*. Vamos supor que os indivíduos sejam células que conseguem se reproduzir sozinhas por mitose, e que temos inicialmente apenas uma única célula, ou seja, nossa condição inicial é $N_0 = 1$. A partir dessa condição inicial podemos obter o número de células nas gerações seguintes:

t	N_t
0	1
1	2
2	4
3	8
...	<i>etc.</i> ...

Exercício: Qual será a população na geração $t = 5$? Em que geração a população atingirá o valor de 1024 indivíduos? Suponha que na geração $t = 5$ metade das células seja morta. Neste caso, em que geração a população atingirá $N = 1024$?

Vimos que a equação de recorrência nos fornece N_{t+1} como função de N_t . No exercício anterior, para calcular N_{10} , você provavelmente teve que calcular $N_1, N_2, N_3, \text{etc.}$ a fim de chegar no valor para N_{10} . Seria bom se tivéssemos uma equação para N_t como função do tempo t diretamente. Aplicando sucessivamente a equação (2.9) é fácil ver que

$$N_t = \mu N_{t-1} = \mu^2 N_{t-2} = \mu^3 N_{t-3} = \mu^4 N_{t-4} = \dots \quad (2.10)$$

³No caso em que t é contínuo, a equação correspondente seria uma *equação diferencial*.

ou seja,

$$N_t = \mu^t N_0, \quad (2.11)$$

onde usamos $N_0 = N_{t-t}$. Esta expressão para N_t como função explícita de t , é chamada de *solução* do mapeamento.

Exemplo: Se a população inicial for de $N_0 = 3$ células que se reproduzem numa taxa $\mu = 2$, podemos saber que na quinta geração teremos

$$\begin{aligned} N_t &= \mu^t N_0 \\ &= 2^5 \times 3 = 96. \end{aligned} \quad (2.12)$$

Você deve ter observado que neste modelo a população cresce devagar no começo mas logo aumenta muito mais rapidamente, gerando uma verdadeira ‘explosão populacional’. Esse crescimento acelerado é chamado de *crescimento exponencial*⁴.

Vamos agora examinar um caso onde $\mu < 1$. Considere uma população onde a taxa de nascimentos é menor que a taxa de mortes, de modo que a taxa total de crescimento r é negativa. Por exemplo, vamos supor que uma população de animais está caindo pela metade a cada ano. Neste caso temos $r = -0.5$ (ou -50%), e portanto $\mu = 0.5$. Vamos imaginar que começamos com $N_0 = 1000$ animais. Teremos então

$$N_{t+1} = 0.5N_t, \quad (2.13)$$

ou

$$N_t = (0.5)^t N_0. \quad (2.14)$$

t	N_t
0	1000
1	500
2	250
3	125
4	62.5
...	<i>etc.</i> ...

Você deve estar imaginando o que significa 62.5 indivíduos. Isso ocorreu, é claro, porque não podemos dividir pela metade um número ímpar. O mesmo problema já ocorria no caso do crescimento exponencial: imagine uma população com crescimento de 50% ($\mu = 1.5$). Se a população inicial for, por exemplo, $N_0 = 5$, teremos $N_1 = 7.5$.

Para que o modelo tenha validade para qualquer valor de μ , devemos arredondar o valor obtido para o inteiro mais próximo. Isso será uma boa aproximação especialmente quando estivermos trabalhando com grandes populações. No caso de grandes populações podemos pensar em N_t como uma variável contínua, podendo ter qualquer valor real. A partir de agora, sempre estaremos considerando populações grandes o suficiente para que essa aproximação seja válida.

Gráfico linear e gráfico mono-log

Vimos que uma função exponencial possui regiões de crescimento (ou decrescimento) muito rápido comparado com outras regiões de crescimento (ou decrescimento) muito lento. Devido a isso, a representação gráfica dessas funções em um gráfico linear usual não é muito conveniente (veja figura 2.1). Uma representação conveniente consiste em usar no eixo vertical uma *escala logarítmica* (ou seja, a altura plotada corresponde ao logaritmo de N_t), enquanto que no eixo horizontal continuamos a usar uma escala linear para o valor de t . Esse tipo de gráfico é chamado *mono-log*.

⁴O nome vem do fato de que uma função N_t onde t entra apenas na forma de um expoente é chamada de *função exponencial*.

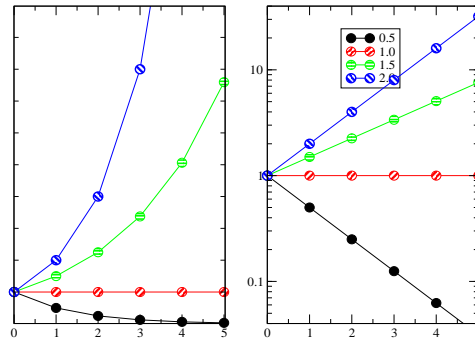


Figura 2.1: (A) A função $N_t = \mu^t N_0$ plotada em gráfico linear para vários valores de μ com $N_0 = 1$. (B) A função $N_t = \mu^t N_0$ plotada em gráfico mono-log para vários valores de μ com $N_0 = 1$

Observação: A função logarítmica é a função inversa da função exponencial, ou seja, se

$$y = b^x \quad \text{então} \quad x = \log_b y .$$

onde b é a *base* da função. Exemplo na base $b = 10$:

$$1000 = 10^3 \quad \text{então} \quad \log_{10} 1000 = 3 .$$

Exemplo na base $b = 2$:

$$\begin{aligned} 32 &= 2^5 \quad \text{então} \quad \log_2 32 = 5 . \\ \sqrt{2} &= 2^{1/2} \quad \text{então} \quad \log_2 \sqrt{2} = 1/2 . \end{aligned}$$

A figura 2.1b mostra um gráfico mono-log das mesmas funções mostradas na figura anterior.

Note que nesse tipo de gráfico a função exponencial é representada por uma reta. Isso ocorre devido às seguintes propriedades dos logarítmos (essas propriedades valem para logarítmos em qualquer base. Aqui usaremos a notação $\log x$ significando $\log_{10} x$):

- a *logarítmo de um produto de dois números é igual à soma dos logarítmos de cada número*, ou seja,

$$\log(x \cdot y) = \log x + \log y , \quad (2.15)$$

- a *logarítmo da potência de um número é igual ao produto da potência pelo logarítmo do número*, ou seja,

$$\log(x^y) = y \log x . \quad (2.16)$$

Aplicando essas propriedades na equação para N_t temos

$$\log N_t = \log N_0 + t \log \mu . \quad (2.17)$$

Esta é a equação de uma reta, ou seja, uma equação linear em t . Para ver isso melhor, chame $Y_t = \log N_t$, $A = \log \mu$ e $B = \log N_0$ (observe que Y_t é uma função de t , enquanto que A e B são constantes. A eq. 2.17 fica sendo então

$$Y_t = At + B . \quad (2.18)$$

Para evitar a necessidade de calcular o logarítmo dos dados, usa-se o *papel mono-log* onde a escala linear já vem transformada em uma escala logarítmica. Planilhas eletrônicas, por outro lado, podem fazer essas mudanças de escala automaticamente.

Vamos supor que você coloque dados gerados por uma equação em um gráfico mono-log ($Y = \log y$ versus x) e que apareça uma reta. A partir dessa reta é possível determinar os parâmetros da equação que gerou os dados:

- o ponto onde a reta corta o eixo vertical (ou seja, quando $t = 0$) fornece B , o que permite obter N_0 ;
- a inclinação da reta A permite calcular μ . Para obter o valor da inclinação basta escolher dois pontos (x_1, Y_1) e (x_2, Y_2) e calcular

$$A = \frac{Y_2 - Y_1}{x_2 - x_1}. \quad (2.19)$$

Uma vez que $A = \log \mu$, podemos calcular μ usando-se

$$\mu = 10^A. \quad (2.20)$$

Exercício: Calcule a inclinação A para as várias retas da fig. 2.1(B) usando a eq. (2.19). Em seguida use a eq. (2.20) para determinar μ . Compare com os valores dados na legenda da fig. 2.1.

Exercício: Discutir decaimento radioativo. Conceito de vida média

Exercício: Discutir método de datação de C^{14}

2.1.3 Exemplo de mapa: a raiz quadrada

Exercício para brincar numericamente. Considere a função $f(x) = x^2 - a$. A figura 2.2. A mostra os gráficos para diferentes valores de a . Queremos encontrar o valor de x tal que $f(x) = 0$, isto é uma raiz de $f(x)$. Olhe 2.2.B escolhemos um valor qualquer de x , que chamamos x_0 e obtemos a reta tangente à curva f em x_0 . Esta reta cruza o eixo das abscissas num ponto que chamamos x_1 , isto é a raiz da reta. Olhamos novamente para a reta tangente à curva em x_1 e sua raiz determina o valor x_2 .

Suponha que temos o valor da n -ésima iterada, x_n e queremos o valor da próxima iterada x_{n+1} . A reta tangente à curva f em x_n tem coeficiente angular igual à derivada da função f nesse ponto. O valor numérico da derivada

$$f'_n = \left. \frac{df(x)}{dx} \right|_{x=x_n} \quad (2.21)$$

deve ser igual ao coeficiente angular da reta tangente

$$\frac{0 - f(x_n)}{x_{n+1} - x_n} = f'_n \quad (2.22)$$

Note que podemos encontrar o valor da próxima iterada

$$x_{n+1} = x_n - \frac{f_n}{f'_n} \quad (2.23)$$

O índice n pode ser considerado como um tempo que evolui de forma discreta. Na figura 2.2.B valor da iterada x_n evolui até “parar”. Dizemos que o mapa convergiu. Qual é o valor onde para? É no ponto que a curva $f(x)$ cruza o eixo, ou seja na raiz de f . Para a função $f(x) = x^2 - a$, obviamente isto ocorre no ponto \sqrt{a} , mas dependendo do valor inicial de partida x_0 , a iteração pode parar em $-\sqrt{a}$. Este método, que permite encontrar o zero de uma função recebe o nome de *algoritmo* de Newton-Raphson. Em particular pode ser usado para obter a raiz quadrada de a .

Algoritmo é o nome que recebem os processos em Ciência de Computação que visam realizar um certo cálculo. Vemos aqui que um algoritmo iterativo pode ser descrito como um processo dinâmico.

Exercício

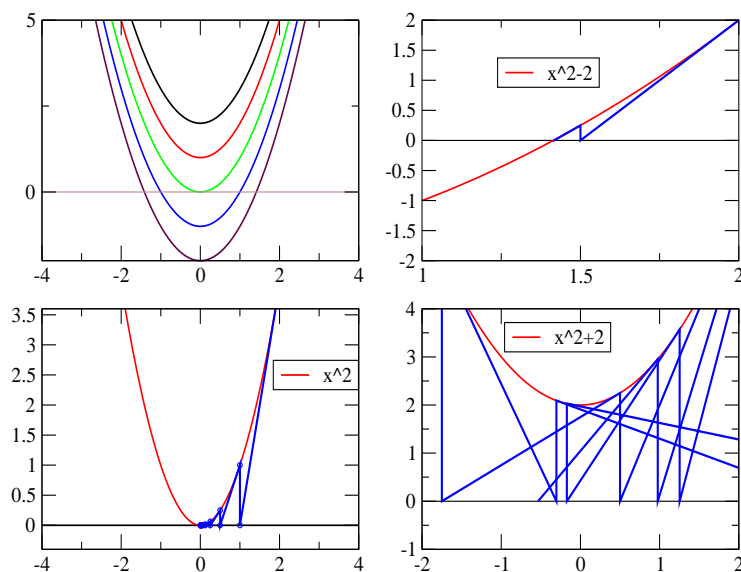


Figura 2.2: No sentido horário a partir do canto superior esquerdo (A) $f(x)$ para diferentes valores de a . Para valores negativos de a , a curva não cruza o eixo horizontal. (B-D) Dinâmica para encontrar os zeros usando o método de Newton-Raphson.

Mostre que o método de Newton-Raphson, ao ser usado para cálculo de raízes quadradas pode ser escrito como

$$x_{n+1} = \frac{x_n}{2} + \frac{a}{2x_n} \quad (2.24)$$

Faça um programa no computador e obtenha os valores de x_n para $n = 0 \dots 100$. Escolha um valor inicial x_0 razoável. Coloque também valores negativos para a , como por exemplo na figura 2.2.D, onde vemos que o processo não converge. A figura 2.3 é interessante porque mostra para valores de a positivos o que era esperado ao calcular a raiz quadrada. Para valores negativos fica muito mais rico. Pense sobre como estender o algoritmo para valores complexos de x . O mundo fica muito mais bonito. Veja por exemplo o livro de H-O Peitgen e P H. Richter “The Beauty of Fractals: Images of Complex Dynamical Systems” (Springer-Verlag).

Discuta o que é uma escolha não razoável de x_0 . O método não funciona sempre. A reta tangente pode levar a valores muito longe da região de interesse ⁵.

A equação 2.24 *não tem* nenhum problema com valores negativos de a , simplesmente não serve nestes casos para calcular a raiz quadrada. O que fica claro neste exemplo é que as propriedades dinâmicas de um sistema podem depender crucialmente do valor de um parâmetro, neste caso a , passando de um comportamento bem simples, para $a > 0$, para um bem complicado quando $a < 0$. Entendemos claramente a origem do problema que pode ser dita assim:

- Estamos tentando encontrar a raiz quadrada de um número a . Quando este é positivo não há problema. Mas o algoritmo apresenta problemas pra $a < 0$ ao tentar encontrar através de números reais um número complexo.

⁵O leitor interessado deverá buscar mais informações em livros de cálculo numérico

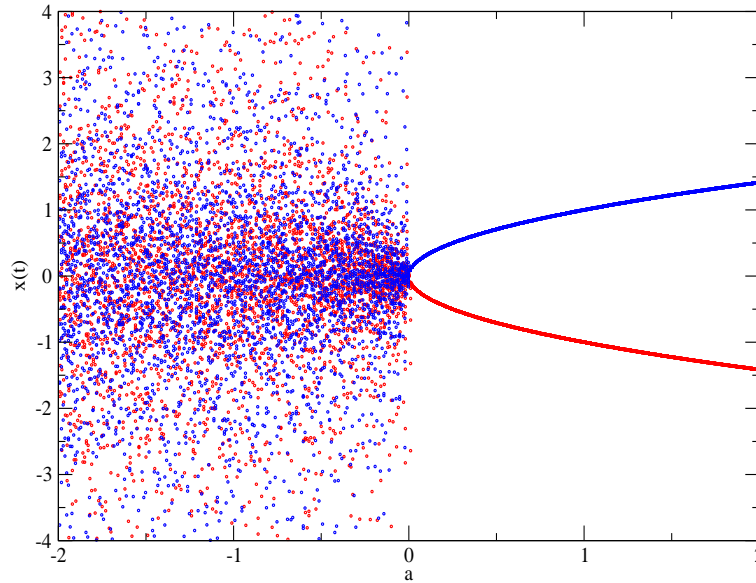


Figura 2.3: Resultado da iteração do mapa da equação 2.24. 100 iteradas como função de a

- Queremos encontrar o cruzamento de uma curva com outra. Quando não se cruzam, teremos problema

Uma lição que deve ficar deste simples exercício é que comportamento complicado pode ser encontrado em modelos matemáticos simples.

Olharemos outro modelo simples onde a mudança de um parâmetro leva a grandes mudanças de comportamento que é um dos modelos mais comuns para começar a discutir dinâmica de populações.

2.1.4 O Mapa Logístico

A equação dinâmica do modelo

Nosso modelo geral de dinâmica discreta é

$$N_{t+1} = (1 + R_t)N_t. \quad (2.25)$$

No caso particular examinado na seção 2.1.2 foi assumido que a taxa de crescimento populacional não variava com o tempo, ou seja, $R_t = r$ (constante). A conclusão que chegamos é que, sempre que isso acontecer, teremos um crescimento ou decrescimento exponencial.

Embora em diversas situações observa-se esse tipo de crescimento, é obvio que tal situação não pode manter-se por muito tempo no caso de populações de organismos. Mesmo na ausência de predadores ou catastrofes naturais, uma população não pode crescer indefinidamente em um ambiente com recursos finitos.

O modelo mais simples que inclui essa característica consiste em supor que a taxa de crescimento R_t depende apenas do tamanho da população e não do tempo explicitamente, ou seja, $R_t = R(N_t)$

$$R(N_t) = r - sN_t. \quad (2.26)$$

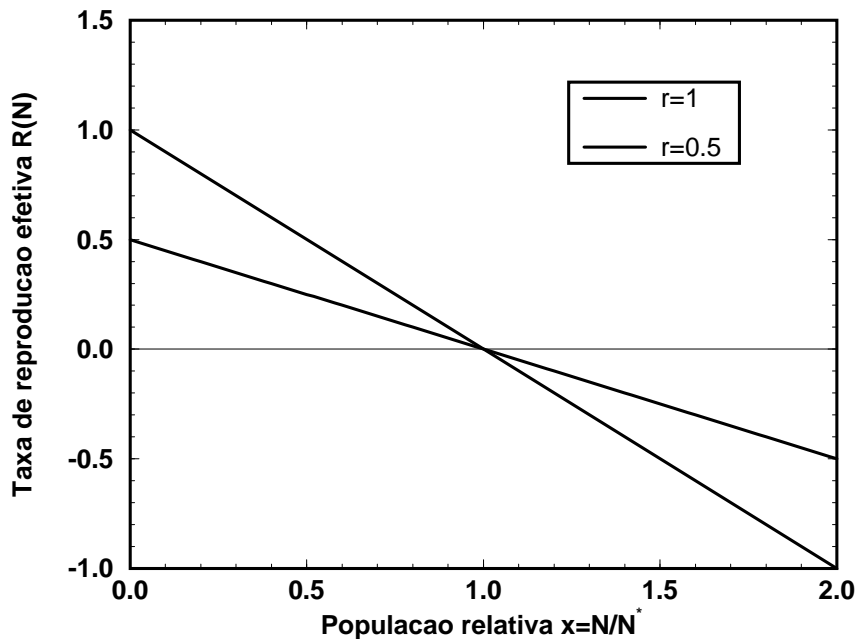


Figura 2.4: Variação da taxa efetiva de reprodução em função do tamanho da população: $R(N_t) = r(1 - N_t/N^*)$.

onde $s > 0$ é uma constante (parâmetro) que descreve como o aumento da população afeta a taxa de reprodução (quanto maior s mais rápido a taxa decresce).

A fig. 2.4 mostra a forma dessa função. Vemos que a taxa de crescimento, em vez de valer r para qualquer tamanho de população como no caso anterior, agora vai diminuindo de forma linear. Existe uma população de equilíbrio N^* para a qual a taxa é positiva se $N_t < N^*$ e negativa se $N_t > N^*$. Para a população de equilíbrio, a taxa de crescimento é nula. Usando-se essa condição na eq. (2.26), podemos escrever

$$N^* = \frac{r}{s}. \quad (2.27)$$

Assim, podemos escrever a eq. (2.26) na seguinte forma:

$$\begin{aligned} R_t &= r - r \frac{N_t}{N^*} \\ &= r(1 - x_t), \end{aligned} \quad (2.28)$$

onde $x_t = N_t/N^*$ mede a população em termos da população de equilíbrio (por exemplo, $x_t = 0.1$ significa que N_t vale um décimo da população de equilíbrio).

É conveniente medir a população usando-se essa variável x_t . Dividindo-se a eq. (2.25) por N^* e substituindo a expressão para R_t , escrevemos a dinâmica populacional na forma

$$\begin{aligned} x_{t+1} &= [1 + r(1 - x_t)] x_t \\ &= (1 + r)x_t - rx_t^2. \end{aligned} \quad (2.29)$$

Esta equação é chamada de *mapa logístico* ou, às vezes, *processo de Verhulst*. Ela depende apenas do parâmetro r , que é a taxa de crescimento no limite em que $x_t \rightarrow 0$, ou seja, quando a população é muito pequena em comparação com a população de equilíbrio. A constante r será chamada de *taxa*

de crescimento natural, ou seja, é a taxa de crescimento na ausência dos efeitos de competição por recursos devido ao aumento de população. O parâmetro r é uma característica do tipo de organismo que está sendo modelado.

Exercício: O mapa logístico é às vezes escrito na seguinte forma:

$$y_{t+1} = \mu y_t(1 - y_t).$$

Mostre que, essa forma pode ser obtida da eq. (2.29) se fizermos a substituição $y_t = rx_t/(1+r)$. Qual a relação entre μ e r ? (Resp: $\mu = 1+r$)

Comportamento dinâmico do modelo

Considere uma população com taxa de crescimento natural de 100%, ou seja, $r = 1$. Usando a eq. (2.29) vemos que a população irá mudar no tempo de acordo com

$$x_{t+1} = 2x_t - x_t^2. \quad (2.30)$$

Começando com a condição inicial $x_0 = 0.1$, encontramos⁶

t	x_t
0	0.100
1	0.190
2	0.344
3	0.570
4	0.815
5	0.966
6	0.999
...	etc. 1.000

Essa sequência de valores x_t para uma dada condição inicial é chamada *trajetória* ou *série temporal*.

Na fig. 2.5 mostramos a série temporal da população para outras condições iniciais. É possível mostrar que para qualquer condição inicial $x_0 < 2$ a população tenderá sempre para a população de equilíbrio $x^* = 1$, ou seja, $x_t \rightarrow 1$ para $t \rightarrow \infty$.

Pontos fixos e ciclos-limite

O conjunto A de pontos para os quais o sistema tende *assintoticamente* (ou seja, para longos tempos) é chamado de *atrator*. No exemplo anterior o atrator contém apenas um ponto, $x^* = 1$, usualmente chamado de ponto fixo (ou seja, se iniciarmos a dinâmica partindo do ponto fixo, nada acontece).

O conjunto de condições iniciais $V_A = \{x_0\}$ que levam ao atrator é chamada de *bacia de atração*. No exemplo onde $r = 1$, a bacia de atração de x^* é o intervalo $V_A =]0, 2[$ ⁷. Observe que as condições iniciais $x_0 = 0$ ou $x_0 = 2$ não levam ao atrator, e portanto não pertencem à bacia de atração V_A .

O comportamento do sistema enquanto ele se aproxima do atrator é chamado de *comportamento transiente*. Em geral, os sistemas dinâmicos se aproximam de forma exponencial do atrator, ou seja, sua distância do atrator diminui exponencialmente. Para visualizar isso, imagine uma bacia de alumínio com uma depressão no meio (x^*) e uma bolinha de gude sendo solta a partir de qualquer lugar (x_0) da bacia. A trajetória da bolinha antes de chegar no atrator x^* é o *transiente*.

⁶os números foram calculados com muitas casas decimais, mas na tabela foram arredondados para a terceira casa decimal.

⁷A notação $]a, b[$ significa que os extremos a e b não fazem parte do intervalo. Quando os extremos fazem parte do intervalo, escrevemos $[a, b]$.

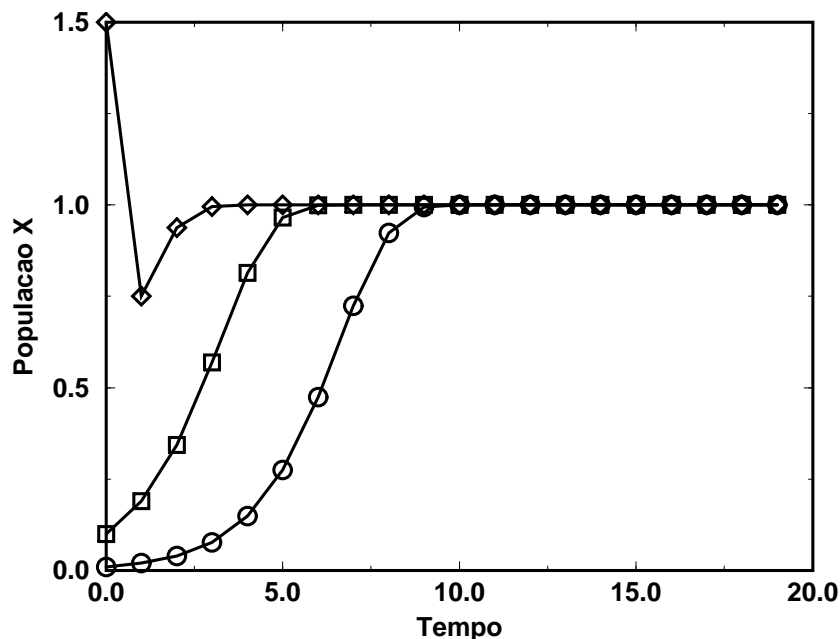


Figura 2.5: Evolução da população para $r = 1.0$ a partir de várias populações iniciais x_0 .

Nos sistemas dinâmicos existem outros tipos de atratores. No mapa logístico com $r > 2$ o sistema, para longos tempos, fica oscilando entre certos valores $A = \{x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*\}$. Se n é finito, temos um *atrator periódico* ou *ciclo-limite*, ou seja, um comportamento periódico com período n . Por exemplo, para $r = 2.3$ temos apenas dois pontos no atrator, $A = \{x_1, x_2\}$, ou seja, um ciclo-2. Já para $r = 2.5$ o atrator consiste de 4 pontos, um ciclo-4 (veja fig. 2.6).

Após o transiente, resta apenas o comportamento descrito pelo atrator. Dizemos que nessa fase a série temporal é *estacionária*. Isso não quer dizer que ela não oscile, mas apenas significa que ela já ‘chegou’ ao atrator. **Exercício: Para condições iniciais maiores que um certo valor x_{max} que depende de r , o mapa logístico eq. (2.29) fornece x_1, x_2, \dots negativos, o que não tem sentido (uma população sempre consiste num número positivo de indivíduos)⁸. Encontre esse valor x_{max} , ou seja, determine a bacia de atração $]0, x_{max}[$. Sugestão: calcule o valor de x_t para o qual $x_{t+1} = 0$ na eq.(2.29). (Resp: $x_{max} = (1 + r)/r$).**

Método gráfico

Em vez de calcular numericamente a trajetória como fizemos no exemplo dado acima podemos usar um método gráfico simples:

- (a) Faça um gráfico da parábola $y(x) = (1 + r)x - rx^2$ para o valor da taxa de reprodução r a ser examinado.
- (b) Localize no eixo horizontal o valor da população inicial x_0 .
- (c) Observe que $x_{t+1} = y(x_t)$, ou seja, subindo verticalmente a partir de x_0 , o valor de x_1 será dado pelo ponto onde essa reta vertical encontra a parábola. Nas figs. 2.7, 2.8 e 2.9 esse ponto é marcado por um círculo preto.

⁸Este fato motivou a introdução de outros modelos que podem ser usados com qualquer condição inicial. Esses modelos apresentam as mesmas propriedades qualitativas do mapa logístico.

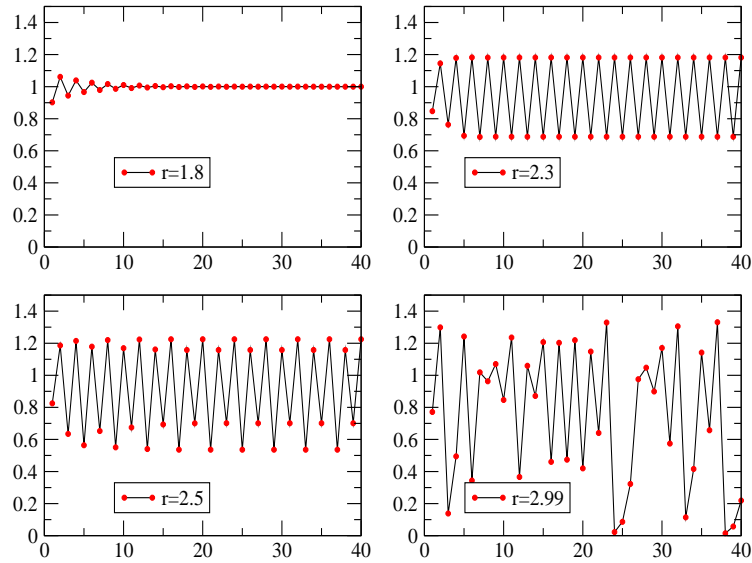


Figura 2.6: Séries temporais, $x(t)$ para vários valores de r . Todas começam do mesmo valor inicial e evoluem 40 passos.

- (d) O valor de x_1 deve ser lido no eixo dos y . Use a linha diagonal para rebater esse valor de x_1 de volta para o eixo dos x (eixo horizontal).
- (e) Com esse valor de x_1 , suba novamente até encontrar a parábola para determinar x_2 . E assim sucessivamente para encontrar $x_3, x_4, etc..$
- (f) Para agilizar o procedimento, em vez de fazer os itens (d) e (e), você pode rebater diretamente para cima o valor projetado na diagonal. Isso foi feito nas figs. 2.7, 2.8 e 2.9. O valor projetado na diagonal também foi marcado por um círculo preto.
- (g) Verifique se, para *longos tempos*, o sistema converge para um único ponto sobre a diagonal (ponto fixo), ou converge para dois pontos (ciclo-2), n pontos (ciclo- n), ou seu comportamento é irregular (caos). Para determinar n , descarte um número grande de iterações (ou seja, o transiente) e conte apenas os círculos que estão **sobre a diagonal**.

Exercício: Use o método gráfico sobre as parábolas das figs. 2.7 e 2.8 partindo de outras condições iniciais x_0 (que você pode escolher). O que acontece se x_0 for maior que $(1+r)/r$?

O diagrama de bifurcações

Existem valores especiais do parâmetro r para os quais o comportamento sofre uma mudança qualitativa, por exemplo, a transição de ponto fixo para ciclo-2, ou a transição de ciclo-8 para ciclo-16. Esses valores especiais são chamados de *pontos de bifurcação*.

Podemos plotar os pontos do atrator $A = \{x_1^*, x_2^*, \dots\}$ para cada valor de r . O que aparece é a figura 2.10, chamada de *diagrama de bifurcações*. Observe que, conforme aumentamos r , ciclos

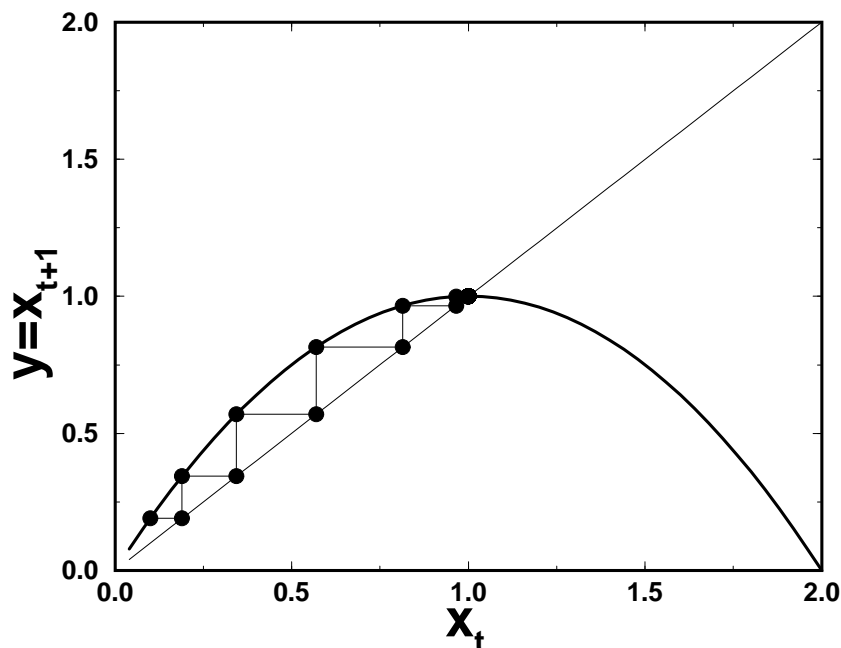


Figura 2.7: Método gráfico para determinação da trajetória: taxa de crescimento natural $r = 1$ (100%), população inicial $x_0 = 0.1$. Observe que a trajetória converge para o ponto fixo $A = (x^* = 1)$.

com período $n = 2^N$ (onde $N = 1, 2, \dots$, etc.) vão aparecendo, até que em um certo valor especial $r_\infty \approx 2.57$ aparece um novo tipo de comportamento. É o chamado comportamento *caótico*. O diagrama de bifurcações mostra a maneira com que o sistema entra em comportamento caótico na medida em que aumentamos r . Essa estrutura em forma de sucessivas bifurcações é chamada de *duplicação de período*, e aparece em muitos outros sistemas dinâmicos (laser, convecção em fluidos aquecidos, batimentos cardíacos etc.). É uma das chamadas *rotas universais para o caos* (existem outras poucas rotas para o caos conhecidas).

Caos determinístico e atratores caóticos

Os atratores caóticos possuem um número infinito de pontos, ou seja, não são periódicos (a série temporal nunca se repete). Suas séries temporais são variam aparentemente de forma aleatória, sem muita regularidade (veja a fig. 2.6). A princípio, olhando apenas a série temporal, sem saber como ela foi gerada, poderíamos ser induzidos a acreditar que ela teria sido produzida por um sistema muito complicado ou então por um sistema que sofre perturbações aleatórias imprevisíveis.

Mas isto não é verdade: dado um certo valor de r na região caótica e dada uma certa condição inicial x_0 , a equação logística irá produzir exatamente a mesma série temporal, ou seja, essa série é totalmente determinada. Por isso, chamamos esse comportamento complexo de *caos determinístico*, ou seja, comportamento gerado por um sistema determinista.

Os atratores caóticos possuem algumas propriedades:

- **Sensibilidade forte às condições iniciais:** Vimos que, no caso dos atratores periódicos, duas condições iniciais próximas geram séries temporais que se tornam cada vez mais parecidas. Isso não acontece com os atratores caóticos. Duas condições iniciais x_0 e $x_0 + \epsilon$ indefinidamente próximas (ou seja, ϵ tão pequeno quanto quisermos), irão produzir séries temporais que divergem exponencialmente, até não haver mais nenhuma correlação entre elas.

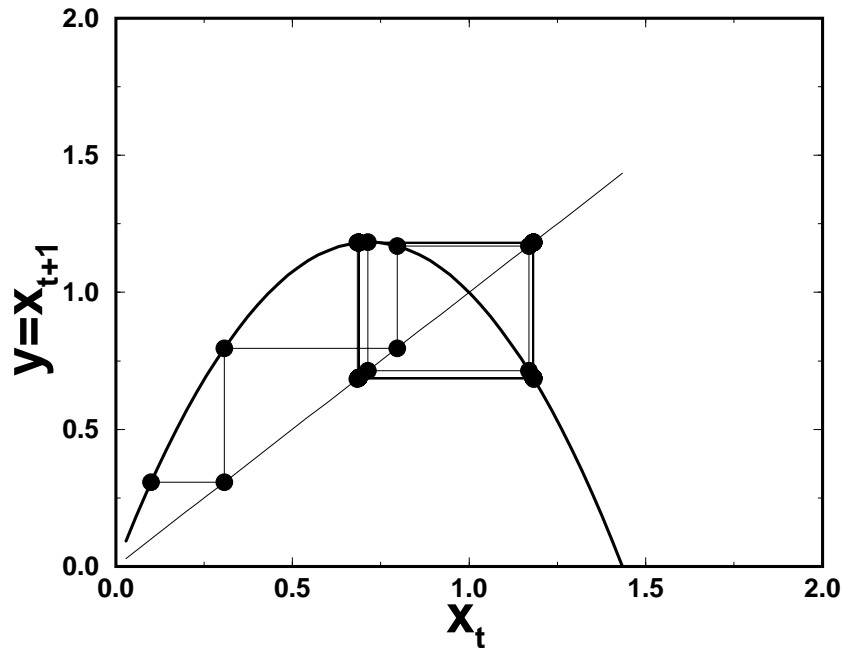


Figura 2.8: Método gráfico para determinação da trajetória: taxa de crescimento natural $r = 2.3$ (230%), população inicial $x_0 = 0.1$. Observe que a trajetória converge para o ciclo-2 $A = (x_1^* \approx 1.18, x_2^* \approx 0.69)$.

- **Dimensão fractal:** Atratores caóticos possuem dimensão fracionária ou fractal (o conceito de dimensão fractal será discutido no próximo capítulo). Atratores com dimensão fracionária são chamados de *atratores estranhos*.

A primeira propriedade é necessária (embora não seja suficiente) para se ter um atrator caótico. A segunda é bastante comum nos atratores caóticos mas não ocorre necessariamente: o atrator do mapa logístico não é fractal. Também não é uma condição suficiente: existem em certos sistemas atratores estranhos (ou seja, com dimensão fracionária) que não são caóticos (condições iniciais diferentes não geram trajetórias diferentes).

Como um exemplo dessa divergência de trajetórias mostramos na fig. 2.11 duas populações A e B que possuem o mesmo $r = 2.7$ mas cuja população inicial é levemente diferente: $x_0^A = 0.500000$ e $x_0^B = 0.500001$. É uma diferença bastante pequena, duas partes por milhão! Mesmo assim, após apenas 60 iterações as trajetórias já divergiram totalmente.

Isso significa que sistemas caóticos só são previsíveis a curto prazo, porque para fazer a predição precisamos conhecer as condições iniciais com muita precisão (quanto maior a precisão, maior a possibilidade de predição). Mas como é impossível fisicamente medir a condição inicial com infinita precisão, mais cedo ou mais tarde o modelo feito com um certo valor inicial $x_0 + \epsilon$ gerará predições que nada terão a ver com o comportamento do sistema original que partia de x_0 .

Continuando a examinar o diagrama de bifurcações vemos que existem *janelas periódicas*, ou seja, regiões de r após o início do comportamento caótico onde reaparecem ciclos- n (só que agora temos ciclos de outros períodos que não 2^N). Por exemplo, na região perto de $r = 2.83$ temos um ciclo-3, aumentando-se um pouco r temos uma nova rota para o caos com bifurcação de período (ciclo-6, ciclo-12, etc.). Na figura 2.10 é mostrada uma ampliação dessa região. Surpreendentemente, a estrutura dessa região é idêntica à da do diagrama de bifurcações total.

Qual a importância conceitual do caos determinístico? Em primeiro lugar, o caos determinístico mostra que determinismo não é sinônimo de previsibilidade. Modelos que predizem quantitativamente

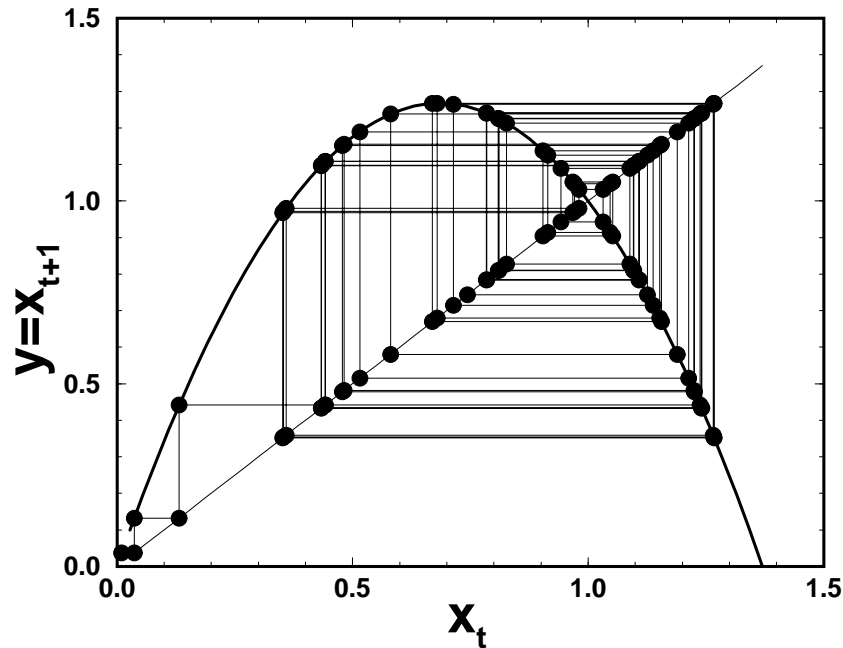


Figura 2.9: Método gráfico para determinação da trajetória: taxa de crescimento natural $r = 2.7$ (270%), população inicial $x_0 = 0.1$. Foram plotados apenas 50 pontos, já que se forem colocados todos os pontos do atrator caótico a figura ficaria muito carregada.

o futuro não podem ser mais o ideal da atividade científica. Por outro lado, a teoria de sistemas dinâmicos gera um conhecimento qualitativo do sistema, ou melhor, quantitativo em um nível mais elevado, na forma de números como a dimensão fractal do atrator, o expoente que caracteriza a divergência das trajetórias (expoente de Liapunov) etc.

Em segundo lugar ele é um exemplo de transição qualitativa de comportamento a partir de uma variação suave quantitativa de certos parâmetros (no nosso caso, a taxa de reprodução natural r). Esse tipo de comportamento aparece frequentemente em sistemas naturais e possui propriedades surpreendentes. Por exemplo, nos pontos de bifurcação os transientes se tornam muito longos (na verdade, divergem para o infinito).

Em terceiro lugar, as rotas para o caos ilustram *comportamentos universais*. Isso não quer dizer que todos os sistemas os apresentem, mas sim que existem classes muito grandes de sistemas (muitas vezes de áreas diferentes como física, química e biologia) que apresentam as mesmas propriedades. Assim, o estudo de um dado sistema físico pode gerar conhecimento e idéias úteis no estudo de um sistema biológico (e vice-versa). Abre-se uma porta para estudos interdisciplinares fecundos.

Exercício: O que acontecerá com duas populações iniciais com tamanho parecido mas não idêntico se: a) r é tal que o atrator é um ciclo-3; b) $r = 2.7$.

Exercício: Determine na fig. 2.9 os pontos que certamente não pertencem ao atrator caótico, mas representam comportamento transiente (Sugestão: use o diagrama de bifurcação para determinar aproximadamente qual é o intervalo de valores onde reside o atrator caótico).

2.1.5 Modelos do Tipo Predador-Presa

Podemos avançar um passo na direção de maior realismo na descrição dos processos dinâmicos associados a populações se forem incluídos os efeitos devidos às interações com outras espécies. Os modelos

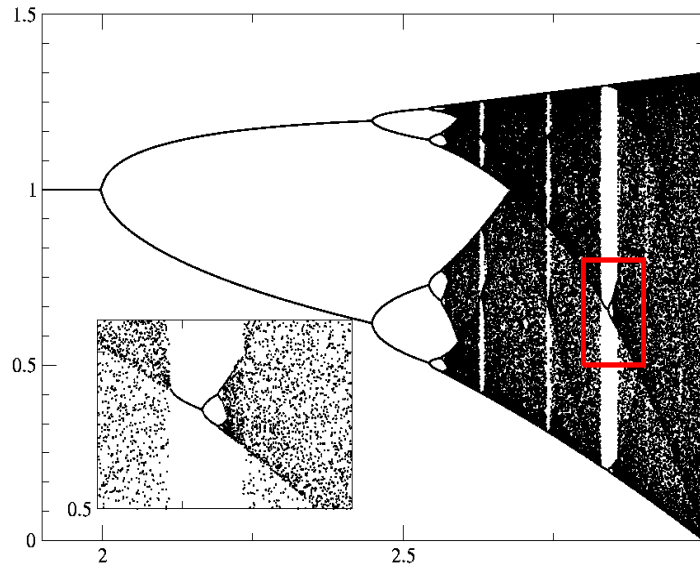


Figura 2.10: Diagrama de Bifurcações: para cada valor de r são mostrados os pontos que pertencem ao atrator. A figura inserida no canto esquerdo inferior é uma ampliação da região retangular dentro da figura principal

até aqui apresentados só envolviam a auto-interação, isto é, a diminuição da taxa de crescimento devido à competição entre os membros de uma dada espécie. A seguir estudaremos um modelo que descreve a interação entre duas espécies: uma, a presa (ou hospedeiro), serve de fonte de alimento para a outra, o predador (ou parasita).

Novamente faremos aproximações bastante drásticas, do ponto de vista do realismo biológico, mas podemos justificá-las, como no caso anterior, notando que estas hipóteses simplificadoras possibilitam uma melhor modelagem matemática. Poderemos justificá-las *a posteriori* também, pois certos conjuntos de dados experimentais podem ser qualitativamente explicados com estes modelos. A motivação principal para estudar este modelo, porém, é que ele ilustra dois conceitos importantes: o de *oscilador biológico* e o de *propriedade emergente*.

Uma exposição mais avançada do ponto de vista da Ecologia pode ser encontrada no livro de R. Margalef⁹ no caso de dinâmica contínua. Vários dos seus interessantes comentários são aqui incorporados.

O modelo de Lotka-Volterra discreto

Desprezando qualquer tipo de flutuação espacial, consideramos duas espécies, cujas densidades de população no instante t são respectivamente N_t e P_t . A espécie N , a presa, na ausência de predadores P , se reproduz, com uma taxa efetiva R_t , ou seja

$$N_{t+1} = N_t + R_t N_t. \quad (2.31)$$

⁹Ecología, Ramón Margalef, Eds. Omega, Barcelona (1991)

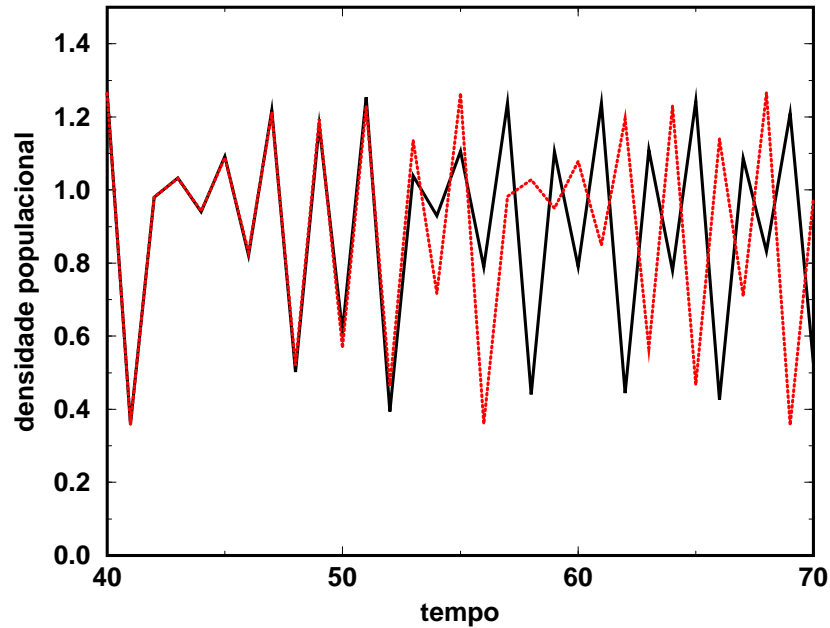
Mapa Logístico $r=2.7$ $x_B - x_A = 0.000001$ 

Figura 2.11: Divergência de trajetórias em um sistema caótico ($r = 2.7$): $x_0^B - x_0^A = 10^{-6}$

Isto leva, caso R_t for uma constante $r > 0$ independente do tempo, a um aumento exponencial da população, na presença de recursos ilimitados¹⁰.

A densidade de população dos predadores pode ser modelada por uma equação semelhante. Na ausência de presas, e sendo estas um recurso essencial para a sobrevivência dos predadores, teremos uma taxa efetiva de reprodução entre os predadores que pode ser descrita assim:

$$P_{t+1} = P_t - L_t P_t. \quad (2.32)$$

Se L_t for uma constante $l > 0$, o sinal negativo implica que a população de predadores diminui exponencialmente com o tempo.

A interação das duas espécies pode ser modelada introduzindo nas taxas de reprodução efetivas uma dependência na densidade de população da outra espécie. Isto significa que tomaremos as taxas efetivas de reprodução de uma espécie como função da densidade da outra: $R_t = R(P_t)$ e $L_t = L(N_t)$. Há várias maneiras de fazer isto, mas de acordo com nossa metodologia exposta anteriormente, devemos introduzir a mudança mais simples que esperamos que produza o efeito desejado. Construímos assim, lentamente, modelos cada vez mais realistas e ao fazê-lo pausadamente conseguimos entender efeitos qualitativos e quantitativos devidos aos novos ingredientes.

Assim podemos propor, seguindo idéias similares introduzidas por Lotka e Volterra na década dos 20, o seguinte modelo com dinâmica discreta:

$$R_t = r - sP_t, \quad (2.33)$$

$$L_t = l - mN_t. \quad (2.34)$$

A taxa efetiva de reprodução da presa R_t diminui quando aumenta a densidade de predadores P_t . Por sua vez, a taxa efetiva de reprodução dos predadores, que era negativa na ausência de presas, passa a ser menos negativa, isto é, aumenta na presença de alimento representado pelas presas.

Os parâmetros introduzidos r, s, l, m tem a seguinte interpretação:

¹⁰Como vimos anteriormente a limitação de recursos pode ser modelada pela presença de um termo quadrático em N_t e pode levar a um aumento limitado, mas pode também introduzir flutuações temporais, e até comportamento caótico.

- Na ausência de predadores, em cada tempo t , a densidade de presas aumenta proporcionalmente à própria densidade e o fator de proporcionalidade é $1 + r$.
- Analogamente, a densidade de predadores diminui, na ausência de presas, de forma proporcional à própria densidade, e o fator de proporcionalidade é $1 - l$.
- O parâmetro s descreve o acoplamento entre presas e predadores, quantificando o efeito dos predadores, na taxa de reprodução efetiva das presas. Quanto maior s , mais o predador prejudica a reprodução das presas.
- Do mesmo modo, m representa o acoplamento entre predadores e presas ao descrever quão efetivamente o consumo de presas é traduzido na mudança de taxa de reprodução dos predadores. Quanto maior m , maior o efeito positivo das presas na reprodução do predador.

	significado dos parâmetros
R_t	reprodução das presas (com predadores)
L_t	reprodução das presas (com predadores)
r	reprodução das presas (sem predadores)
l	decaimento dos predadores (sem presas)
s	influência dos predadores na taxa das presas
m	influência das presas nos predadores

Tabela 2.1: Os parâmetros no sistema de Lotka-Volterra

Podemos resumir dizendo que P *inibe* o crescimento de N , e que N *excita* o crescimento de P . Este tipo de mecanismo *excitatório-inibitório* é muito comum nos sistemas biológicos (por exemplo no sistema imunológico, no sistema nervoso, nas reações químicas intra-celulares), o que talvez explique a profusão de osciladores biológicos na natureza.

Juntando tudo temos um sistema de equações acopladas

$$N_{t+1} = N_t + (r - sP_t)N_t \quad (2.35)$$

$$P_{t+1} = P_t - (l - mN_t)P_t \quad (2.36)$$

Estas equações definem um modelo tipo predador-presa (ou parasita-hospedeiro).

Fazemos aqui um parêntesis técnico: A dinâmica aqui exposta é chamada de síncrona, pois atualiza os valores de N e P simultaneamente. Podemos introduzir uma dinâmica assíncrona onde a atualização de P_{t+1} é feita com o novo valor de N , isto é, N_{t+1}

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t + (r - sP_t)N_t \\ P_{t+1} &= P_t - (l - mN_{t+1})P_t \end{aligned} \quad (2.37)$$

Usaremos a dinâmica assíncrona nas figuras a seguir. A motivação desta mudança é puramente técnica e leva a um sistema melhor comportado temporalmente. No limite em que o intervalo entre dois instantes sucessivos da dinâmica tende a zero a diferença entre os dois modelos desaparece.

Podemos fazer ainda uma pausa para alguns comentários antes de seguir analisando as propriedades do modelo. Em primeiro lugar é fácil generalizar o sistema acima para descrever situações onde mais de duas espécies coabitam. Os valores das constantes de acoplamento inter-espécie, s e m , podem ser relacionados com a eficiência de aproveitamento de energia presente nas presas pelos predadores. Isto será discutido mais adiante, quando for introduzido o conceito de energia.

Notamos que a introdução das interações entre as duas espécies da forma acima descrita leva a equações não lineares. Lembramos que no caso do mapa logístico as não linearidades eram introduzidas devido a interações intra-espécie, enquanto que aqui temos não linearidades devido a interações inter-espécie. Se naquele caso a introdução de uma pequena modificação levava a grandes efeitos na

dinâmica, aqui como veremos, estas pequenas modificações são responsáveis por grandes mudanças estruturais no comportamento dos sistemas dinâmicos que descrevemos. Essas novas propriedades que aparecem devido à interação entre os sub-sistemas podem ser chamadas de *propriedades emergentes*.

Exercício: Descreva com suas palavras o que significam as taxas r, s, l, m do modelo Lotka-Volterra.

Pontos fixos e ciclos limite

O sistema predador presa possui pontos fixos para certas escolhas de parâmetros. Os pontos fixos dos sistemas de equações acopladas, tanto síncrono quanto assíncrono, são dados por

$$N^* = \frac{l}{m}; \quad P^* = \frac{r}{s}. \quad (2.38)$$

Nestas condições teremos sempre

$$N_{t+1} = N_t; \quad P_{t+1} = P_t \quad (2.39)$$

Isso significa que se o sistema for colocado inicialmente com esses valores especiais N^* e P^* de presas e predadores, essas populações continuarão indefinidamente em equilíbrio. Mas será que se as populações forem deslocadas um pouco desses valores de equilíbrio, o sistema retornará ao ponto de equilíbrio?

Analizemos o que acontece a este sistema em equilíbrio se ocorrer uma perturbação. Consideremos a fig. 2.12 para o caso em que a população de predadores é tal que $P_0 = P_0^*$ mas a de presas é maior que a população de equilíbrio, $N_0 = N_0 + \epsilon$

- O abundância inicial de presas faz com que os predadores se multipliquem no começo mais rápido do que em equilíbrio, e isso faz com que a população de presas, embora ainda maior que a de equilíbrio, comece a diminuir.
- Eventualmente N_t se torna menor que N^* , e isto leva a uma diminuição na população de predadores. Nesta fase tanto presas como predadores estão diminuindo.
- A população de predadores P_t cai abaixo de P^* . As presas agora começam a aumentar pois não há predadores suficientes. Entretanto os predadores ainda diminuem, pois a densidade de presas ainda é menor que N^* .
- Finalmente as presas atingem N^* . Elas ficariam com esse valor se a densidade de predadores fosse P^* . Mas isso não é o caso: a densidade de predadores ainda é menor que a densidade de equilíbrio, o que permite que as presas aumentem a sua população. Este modelo representa um sistema conservativo, o que significa que as presas crescerão novamente até o valor P_0 , recomeçando o ciclo todo. Todos os ciclos são iguais, ou seja, as oscilações não são amortecidas.

O resultado final é uma sequência de altos e baixos nas população de ambas as espécies (fig.2.12). É interessante notar que os períodos das oscilações de ambas populações são os mesmos mas os picos estão levemente deslocados (o ciclo do predador está atrasado em relação ao das presas). Uma análise semelhante pode ser feita se o número inicial de presas for inicialmente abaixo do de equilíbrio. A pequena quantidade de presas leva à diminuição do número de predadores e subsequente aumento de presas que tem como efeito permitir o aumento dos predadores e assim sucessivamente.

Exercício: Determine quais são as populações de equilíbrio N^* e P^* para um sistema onde as taxas são: $r = 0.01$, $s = 0.1$, $l = 0.1$, $m = 0.05$. O que muda se a taxa r for mudada para 0.05?. É curioso que mudando-se a taxa de reprodução natural r das presas não muda sua população de equilíbrio N^* . Você consegue entender intuitivamente porque isso acontece?

Exercício: Discuta o comportamento do sistema no caso em que $N_0 = N^*$ e $P_0 = P^* + \epsilon$ ($\epsilon > 0$).

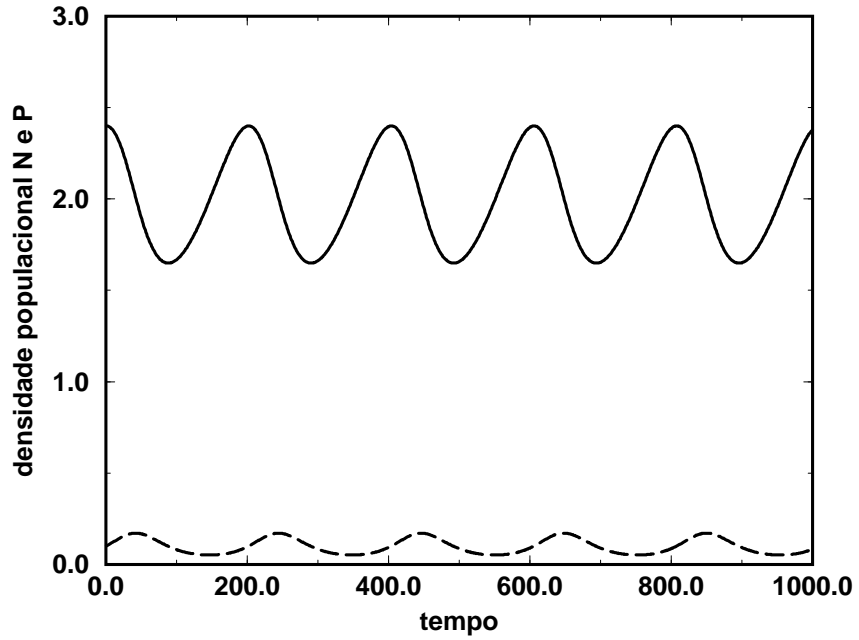


Figura 2.12: Ciclo para a condição inicial $N_0 = 2.4$, $P_0 = 0.1$: presas N (sólido); predadores P (traços). O sistema é descrito pelos parâmetros: $r = 0.01$, $s = 0.1$, $l = 0.1$ e $m = 0.05$, o que produz um ponto fixo em $N^* = 2.0$ e $P^* = 0.1$.

Os ciclos também podem ser vistos no diagrama de N contra P (fig. 2.13).

Exercício: Determine o sentido de rotação dos ciclos da fig. 2.12.

Diferentes tipos de predadores e presas possuem diferentes valores para r, s, l, m . Na fig. 2.14 mostramos oscilações rápidas produzidas quando a taxa de reprodução natural r das presas é muito alta.

Discussão da estabilidade do ponto fixo

É conveniente reescrever as equações que descrevem a dinâmica fazendo uma simples mudança de variáveis. Definimos uma variável associada à densidade de presas $X_n = N_t/N^*$ e outra à densidade de predadores, $Y_n = P_t/P^*$. Em termos destas novas formas de medir as populações, a dinâmica pode ser rerepresentada como;

$$X_{n+1} = X_n + r(1 - Y_n)X_n \quad (2.40)$$

$$Y_{n+1} = Y_n - l(1 - X_{n+1})Y_n \quad (2.41)$$

A vantagem desta nova forma é que o ponto fixo ($X^* = 1, Y^* = 1$), é agora independente dos valores dos parâmetros que descrevem o par específico de espécies que estamos descrevendo. Mostra ainda que temos somente dois parâmetros (r e l) importantes no controle do processo dinâmico. Os valores dos acoplamentos inter-espécies, s e m , são importantes apenas na hora de traduzir os valores de X e Y novamente em medidas das populações N e P .

Analizaremos agora com mais cuidado a estabilidade do ponto fixo. Consideremos uma pequena perturbação na população das presas, isto é, o valor de X é muito perto mas não exatamente o valor do ponto fixo. Assim $X_0 = X^* + \epsilon = 1 + \epsilon$, enquanto que $Y_0 = Y^* = 1$ ainda. Na primeira iteração, os novos valores de X e Y serão:

$$X_1 = X^* + \epsilon + r(1 - Y^*)(X^* + \epsilon) \quad (2.42)$$

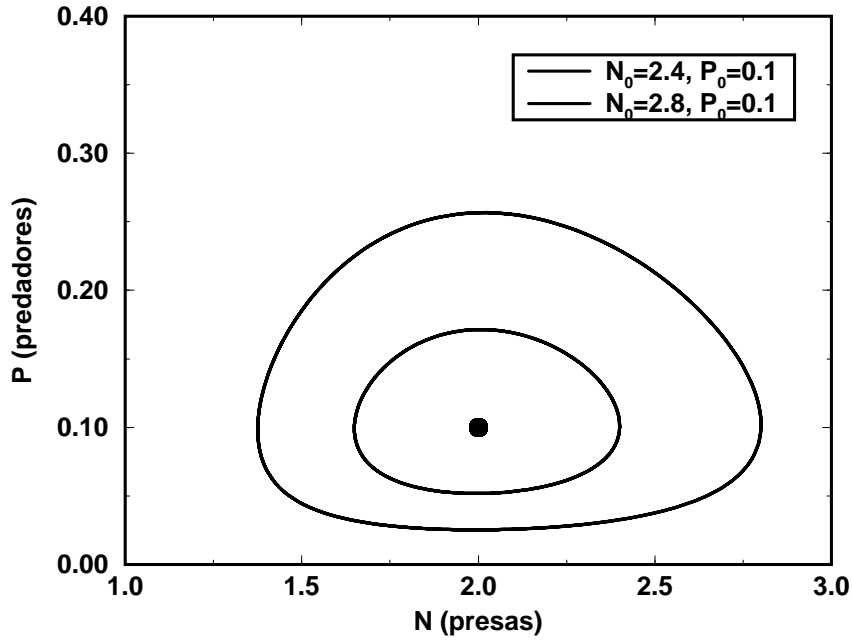


Figura 2.13: Ciclos limite para duas condições iniciais diferentes: $N_0 = 2.4, P_0 = 0.1$ (sólido); $N_0 = 2.8, P_0 = 0.1$ (traços). Foram usados os parâmetros: $r = 0.01, s = 0.1, l = 0.1$ e $m = 0.05$, o que produz um ponto fixo em $N^* = 2.0$ e $P^* = 0.1$.

$$Y_1 = Y^* - l(1 - X^* - \epsilon)Y^* \quad (2.43)$$

Substituindo os valores numéricos, temos

$$X_1 = 1 + \epsilon; Y_1 = 1 + l\epsilon \quad (2.44)$$

Podemos notar que devido ao fato que Y_0 está no seu valor de equilíbrio, a população de presas não sofre mudanças logo no primeiro passo. No entanto, se ϵ for positivo, que significa uma abundância de presas, a população de predadores tem um aumento proporcional ao excesso de presas e à sua própria taxa de reprodução. Caso ϵ fosse negativo, implicando em uma população de presas inicial menor que a do equilíbrio, a população de predadores não poderia ser sustentada no seu nível atual e seria forçada a diminuir.

Vamos agora supor que uma mudança externa reduz nas mesmas proporções as duas populações, isto é, $N \rightarrow fN$ enquanto que $P \rightarrow fP$, onde f , que é menor que 1, descreve a redução das populações. O que acontecerá?

Já que o fator de redução f é o mesmo para as duas espécies, poderíamos pensar ingenuamente que as duas populações continuariam em equilíbrio. O modelo matemático nos diz outra coisa. Temos agora que $r - sN \rightarrow r - sfN$ e $-l + mP \rightarrow -l + mfP$. É óbvio que $r - sfN > 0$ pois estamos subtraindo um número (sfN) de r menor que antes, enquanto que $-l + mfP < 0$, pois estamos somando a $-l$ um número (mfP) menor que antes. Segue que a população de presas sofrerá um aumento, pois a população de predadores está abaixo do valor de equilíbrio, enquanto que a população de predadores sofrera uma decréscimo, pois a população de presas também está abaixo do seu valor de equilíbrio.

Este resultado implica na previsão do modelo de que se em um sistema causas externas levarem à aniquilação nas mesmas proporções das duas populações, a população de presas irá se recuperar mais rápido que a de predadores. Além disso, se as duas populações estavam antes em equilíbrio, agora teremos uma oscilação cíclica nas populações das duas espécies.

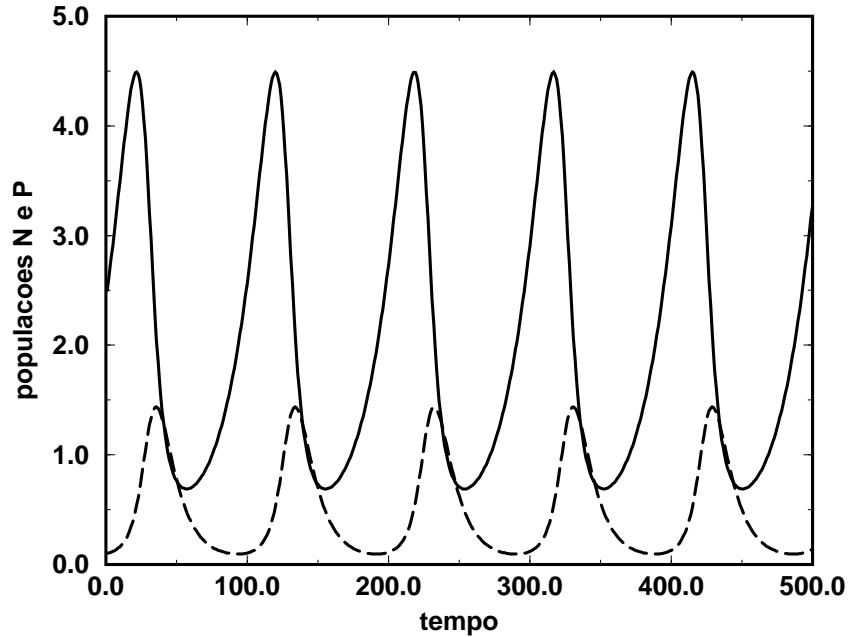


Figura 2.14: Ciclo para a condição inicial $N_0 = 2.4$, $P_0 = 0.1$: presas N (sólido); predadores P (traços). O sistema é descrito pelos parâmetros: $r = 0.05$, $s = 0.1$, $l = 0.1$ e $m = 0.05$

Exercícios: (a) Suponha um sistema Lotka-Volterra inicialmente em equilíbrio (ou seja, $X = 1, Y = 1$) para certos valores de r, s, l, m . Descreva o que acontece se o acoplamento s aumentar, ou seja, se houver uma mudança $s \rightarrow s + \epsilon$. Quais os novos valores de P^* e N^* ?

(b) Descreva o que acontece se m aumentar, $m \rightarrow m + \epsilon$. Quais são os novos valores de P^* e N^* .

(c) Imagine um sistema com as populações em equilíbrio. Suponha que houve uma súbita imigração de presas e predadores para dentro do território, de forma que as populações aumentaram pelo mesmo fator $f > 1$. O que irá acontecer em seguida com as presas e os predadores?

Para finalizar esta seção, mostramos alguns exemplos de situações experimentais (fig. ??) ou naturais (fig. ??) onde aparecem ciclos parecidos com os preditos pelo modelo (retirados do livro *Ecologia* de R. Margalef, capítulo 19).

2.2 Sistema Predador-Presa: Perturbação em torno do equilíbrio

Considere o sistema de equações que descrevem o sistema predador-presa

$$X_{n+1} = X_n + r(1 - Y_n)X_n \quad (2.45)$$

$$Y_{n+1} = Y_n - l(1 - X_{n+1})Y_n \quad (2.46)$$

onde $X_n = N_n/N^*$ e $Y_n = P_n/P^*$ são respectivamente as densidades de população das presas e predadores, medidas em unidades das populações de equilíbrio $N^* = l/m$ e $P^* = r/s$. A vantagem desta representação deriva do fato que, independentemente do valor dos parâmetros (r, l, m, s) os valores de equilíbrio são sempre os mesmos, $X^* = 1$ e $Y^* = 1$.

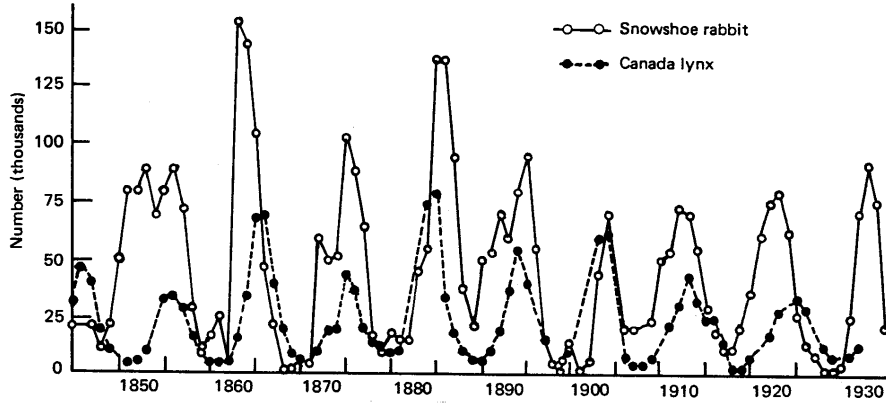


Figura 2.15: Ciclos em uma população natural.

Se os valores iniciais forem $X_0 = 1$ e $Y_0 = 1$, o sistema ficara sempre nesses valores. Por isso são chamados de valores de equilíbrio. Isto não descreve, porém nada que seja interessante. O comportamento interessante só será obtido se os valores iniciais se afastarem de 1.

Consideremos o que aconteceria se X_n e Y_n fossem um pouco diferentes de 1. Para isso estudaremos o comportamento do sistema na próxima iteração da dinâmica, dados os valores no tempo n .

Chamamos de perturbação a um pequeno afastamento de X e Y dos valores de equilíbrio. Por exemplo, olharemos para um sistema no estado onde $X_n = 1 + v_n$ e $Y_n = 1 + u_n$. Os valores de v_n e u_n indicam quanto o sistema esta afastado do equilíbrio, ou seja, quanto está perturbado (modificado) em relação ao seu estado de equilíbrio, no instante n . Colocando estes valores nas equações que descrevem o sistema, obtemos

$$X_{n+1} = X_n + r(1 - 1 - u_n)(1 + v_n) \quad (2.47)$$

$$Y_{n+1} = Y_n - l(1 - 1 - v_n)(1 + u_n) \quad (2.48)$$

que leva a

$$X_{n+1} = X_n - ru_n - ru_nv_n \quad (2.49)$$

$$Y_{n+1} = Y_n + lv_n + lu_nv_n \quad (2.50)$$

De forma qualitativa, comportamento no próximo instante da dinâmica depende dos sinais de v_n e u_n . Vamos distinguir quatro casos possíveis:

- Caso (1) $v_n > 0$ e $u_n > 0$
- Caso (2) $v_n < 0$ e $u_n > 0$
- Caso (3) $v_n < 0$ e $u_n < 0$
- Caso (4) $v_n > 0$ e $u_n < 0$

Vamos estudar, por simplicidade, o sistema (2.49, 2.50) nas condições em que v_n e u_n são pequenos. Isto significa que podemos desprezar os termos em que aparecem produtos de v_n e u_n .

$$X_{n+1} = X_n - ru \quad (2.51)$$

$$Y_{n+1} = Y_n + lv \quad (2.52)$$

Podemos voltar atrás, depois de estudar (2.51, 2.52) e incluir os termos que continham $v_n \cdot u_n$. Veremos que qualitativamente não são necessários para entender as características principais da dinâmica, mas vão alterar somente detalhes numéricos, que são desprezíveis para v_n e u_n pequenos.

Lembramos a definição do módulo de um número, $a = |a|$ se a for positivo, e $a = -|a|$ se a for negativo.

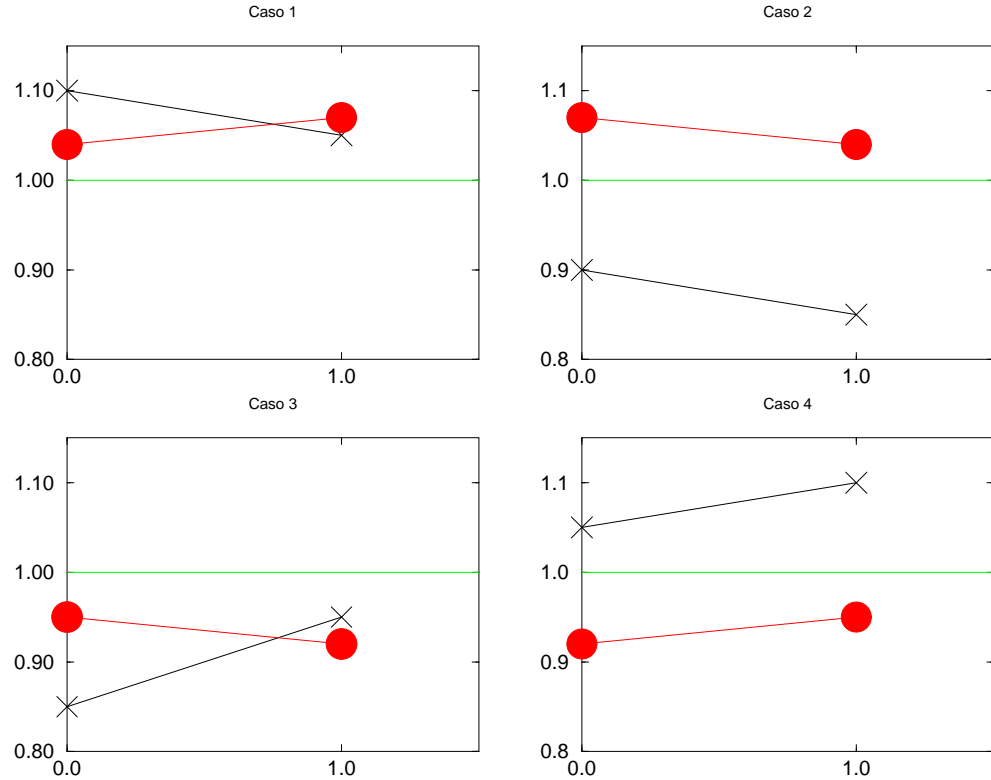


Figura 2.16: Os 4 casos possíveis: um passo de iteração da dinâmica

- Caso (1) $v > 0$ e $u > 0$

$$X_{n+1} = X_n - r|u| \quad (2.53)$$

$$Y_{n+1} = Y_n + l|v| \quad (2.54)$$

A população de presas diminui por uma quantidade ru e de predadores aumenta de lv . A quantidade de presas é superior ao valor de equilíbrio, portanto o número de predadores aumenta. Já a quantidade de predadores, superior ao valor de equilíbrio, leva a uma diminuição de presas.

As presas diminuirão em instantes sucessivos. Enquanto as presas estiverem acima do valor de equilíbrio, teremos um Caso 1. Assim o Caso 1 evolui para um Caso 1, até que finalmente diminui para um valor menor que o de equilíbrio. Estamos então no que chamamos Caso 2.

- Caso (2) $v < 0$ e $u > 0$

$$X_{n+1} = X_n - r|u| \quad (2.55)$$

$$Y_{n+1} = Y_n - l|v| \quad (2.56)$$

As duas populações diminuem: as presas devido ao número elevado de predadores, os predadores devido ao reduzido número de presas. Enquanto o número de predadores estiver acima do valor de equilíbrio, o Caso 2 evolui para um Caso 2. Mas, em um certo instante passará para valores menores que o de equilíbrio. O Caso 2 evolui para o Caso 3.

- Caso (3) $v < 0$ e $u < 0$

$$X_{n+1} = X_n + r|u| \quad (2.57)$$

$$Y_{n+1} = Y_n - l|v| \quad (2.58)$$

Ambas as populações está em valores menores que as de equilíbrio, portanto a de presas aumentará e a de predadores diminuirá. O Caso 3 evolui para o Caso 3, até que a população de presas ultrapasse a população de equilíbrio entrando o sistema no caso 4.

- Caso (4) $v > 0$ e $u < 0$

$$X_{n+1} = X_n + r|u| \quad (2.59)$$

$$Y_{n+1} = Y_n + l|v| \quad (2.60)$$

Devido ao grande número de presas, a população de predadores aumentará, assim como a de presas, devido ao pequeno número de predadores. O Caso 4 evolui para o Caso 4, até que a população de predadores aumenta além do valor de equilíbrio. Entra o sistema no Caso 1.

Vemos que o Caso 1 só pode evoluir para o Caso 1 ou Caso 2. Esta segunda possibilidade ocorre quando a densidade de presas X passa para valores menores que 1. O Caso 2 vai evoluir para casos tipo 2 até que a população de predadores passe para abaixo de 1, ou seja evolua para o caso 3. Por sua vez o caso 3, só evoluirá para o 3 até que vire 4, o que ocorrerá quando a população de presas passe para cima de 1. O caso 4 evoluirá para casos 4, até que a população de predadores passe para cima de 1. Isto leva o sistema novamente para o caso 1, completando o que é chamado de ciclo de Lotka-Volterra.

Esquemáticamente : $C1 \rightarrow C1 \rightarrow C1 \rightarrow \dots C1 \rightarrow C2 \rightarrow C2 \dots C2 \rightarrow C3 \rightarrow C3 \rightarrow \dots C3 \rightarrow C4 \rightarrow C4 \rightarrow C4 \rightarrow \dots C4 \rightarrow C1 \rightarrow \dots$

Em termos da evolução do u e v a dinâmica é

$$v_{n+1} = v_n - ru_n \quad (2.61)$$

$$u_{n+1} = u_n + lv_n \quad (2.62)$$

É comum usar a notação Δx para indicar variações de x . Δ é só um símbolo que indica variação e não um fator que esta sendo multiplicado. Por exemplo, $\Delta v_n = v_{n+1} - v_n$. Com esta convenção podemos escrever:

$$\begin{aligned} \Delta v_n &= -ru_n \\ \Delta u_n &= lv_n \end{aligned} \quad (2.63)$$

A variação de cada uma das variáveis depende diretamente da outra. Enquanto que a presença de uma (u) é inibitória (sinal $-$ na primeira equação), a presença da outra (v) é excitatória (sinal $+$ na segunda equação).

Estas equações não são unicamente encontradas no estudo de modelos de dinâmica de populações. Elas aparecem, nesta forma ou versões diferenciais, em muitos problemas nas mais diversas áreas da ciência.

Chama-se *período* ao intervalo de tempo T que leva o sistema para fazer um ciclo completo. Veremos que o período T dos ciclos de Lotka Volterra pode ser calculado a partir das equações acima.

$$T = \frac{2\pi}{\sqrt{rl}} \quad (2.64)$$

Isto só é valido aproximadamente na região em que a linearização (desprezar os termos que não eram lineares em v ou u) é válida. Pode-se chamar esta região de *harmônica*, pois matematicamente, ao menos na versão diferencial, as equações de “movimento” são análogas às que descrevem o oscilador harmônico que será discutido em detalhe a seguir.

Voltando à equação 2.64, vemos que o tempo para completar uma oscilação ou ciclo completo diminui quando tanto a taxa de reprodução das presas isoladas (r) ou a taxa de decréscimo dos predadores isolados (l) aumenta.

2.2.1 Leis de Conservação e energia

O conceito de energia, como entendido atualmente em física tem origem na sua principal característica, isto é a energia se conserva. O que isto quer dizer? Ao descrever teoricamente a dinâmica de certos sistemas se descobriu que havia certas combinações de variáveis, que embora as variáveis mudassem no tempo a combinação permanece constante. Ao verificar experimentalmente a previsão teórica,¹¹ se chegou à idéia de energia. Veremos que no nosso sistema dinâmico também há uma quantidade que se conserva, pelo menos no caso linearizado. Qual é a vantagem de olhar para uma quantidade conservada? Note que se ela é conhecida num certo instante de tempo, e o sistema evolui, mesmo que de forma complicada, não nos precisamos preocupar com os detalhes. Essa quantidade terá o mesmo valor numa observação posterior. Voltemos a

$$\Delta v_n = -rw_n, \quad (2.65)$$

$$\Delta w_n = lv_n. \quad (2.66)$$

Multiplicando a primeira equação por v_n/r e a segunda por w_n/r teremos

$$\frac{v_n \Delta v_n}{r} = -w_n v_n, \quad (2.67)$$

$$\frac{w_n \Delta w_n}{l} = v_n w_n. \quad (2.68)$$

Somando as duas equações, os termos do lado direito se anulam dando

$$\frac{1}{r} v_n \Delta v_n + \frac{1}{l} w_n \Delta w_n = 0 \quad (2.69)$$

É interessante que a equação acima mostra que um termo que muda com o tempo e só depende de v muda de tal forma que a mudança é compensada pela mudança de um termo que só depende de w . Vamos reescrever isso de uma forma que possamos introduzir um invariante. Como lidamos com equações onde o tempo evolui de forma discreta não é tão fácil conseguir uma invariante. Considere a fórmula para a derivada de $f(x)$

Lembramos que a notação $\frac{df}{dx}$ representa um limite

$$\lim_{\Delta x \rightarrow 0} \frac{f(x + \Delta x) - f(x)}{\Delta x} = \frac{df}{dx} \quad (2.70)$$

Se Δx for pequeno mas não tomarmos o limite, teremos algo aproximado

$$\frac{f(x + \Delta x) - f(x)}{\Delta x} \approx \frac{df}{dx} \quad (2.71)$$

Escrevendo a variação de f como $\Delta f(x) = f(x + \Delta x) - f(x)$ então que a variação da função é aproximadamente dada pelo produto da derivada e a variação de x ou Δx :

$$\Delta f(x) \approx \frac{df}{dx} \Delta x \quad (2.72)$$

No caso particular, que nos interessa no momento $f(x) = x^2$

$$\frac{df}{dx} = \frac{d(x^2)}{dx} = 2x \quad (2.73)$$

então

$$\Delta x^2 \approx 2x \Delta x \quad (2.74)$$

Voltando à equação 2.69

$$\frac{1}{r} v_n \Delta v_n + \frac{1}{l} w_n \Delta w_n = \frac{1}{2} \left(\frac{1}{r} \Delta v_n^2 + \frac{1}{l} \Delta w_n^2 \right) \quad (2.75)$$

¹¹Uma história muito longa que aqui não descreveremos. Veja needs ref

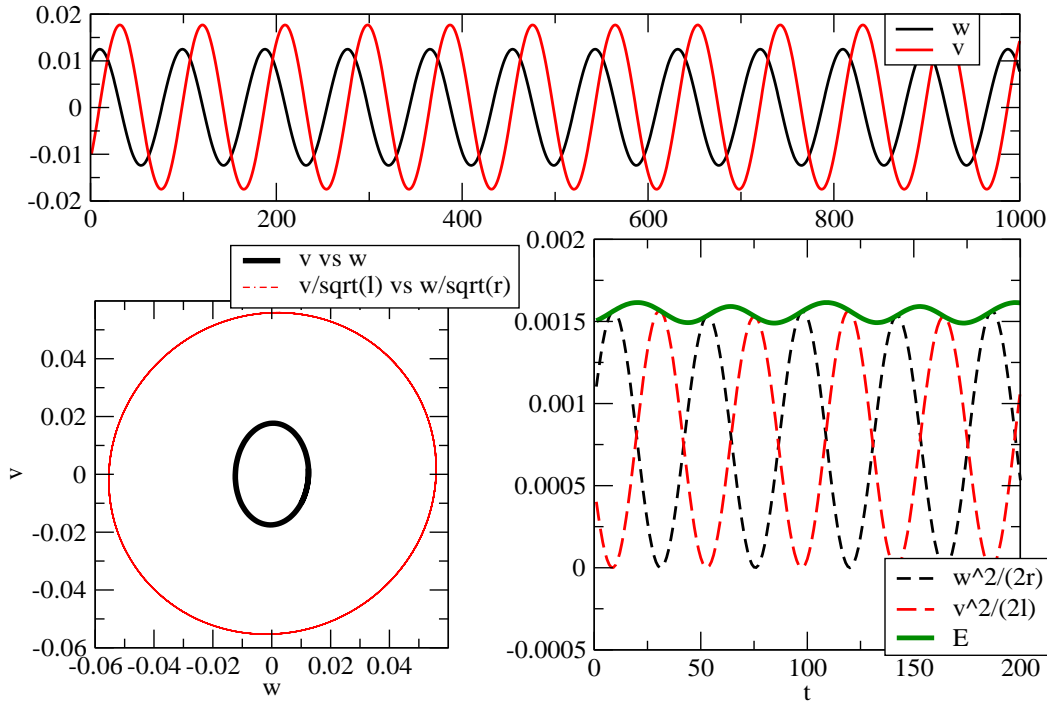


Figura 2.17: Modelo de Lotka-Volterra linearizado (equação 2.63) (A) (acima) w e v como função do tempo. (B) (abaixo, esq) Dentro (linha grossa preta): v contra w aproximadamente uma elipse, fora (linha fina vermelha) v/\sqrt{l} contra w/\sqrt{r} . (C) (abaixo, dir) Curvas pontilhadas: $v^2/2l$ e $w^2/2r$. Curva contínua: $E = v^2/2l + w^2/2r$, note que as variações de E são muito menores que as variações de cada termo individual.

$$\begin{aligned} \Delta \left(\frac{1}{2r} v_n^2 + \frac{1}{2l} w_n^2 \right) &= \left(\frac{1}{2r} v_{n+1}^2 + \frac{1}{2l} w_{n+1}^2 \right) - \left(\frac{1}{2r} v_n^2 + \frac{1}{2l} w_n^2 \right) \\ &= 0, \end{aligned} \quad (2.76)$$

Definimos

$$E = \frac{1}{2r} v^2 + \frac{1}{2l} w^2, \quad (2.77)$$

que se conserva. A lei de conservação não é estrita: veja oscilações de E como função do tempo na figura 2.17.C. Se o modelo tivesse as mesmas equações mas tomássemos o intervalo de tempo muito menor, então E teria menos variações relativas.

O sistema de predador-presa está longe de ser o único sistema que apresenta oscilações na natureza. O sistema que é obtido, a partir de 2.63, ao tomar o tempo variando continuamente se chama oscilador harmônico. É talvez o modelo matemático mais comum em Física Teórica. É mais comum que *Drosophila* em laboratório de genética. Fazendo o tempo correr de forma contínua

2.2.2 O oscilador harmônico

Esta seção é um pouco diferente das anteriores pois requer um pouco mais de matemática. Nada além de um pouco de trigonometria e boa vontade. O objetivo é obter soluções para as equações

$$\begin{aligned}\Delta v_n &= -rw_n, \\ \Delta w_n &= lv_n.\end{aligned}\tag{2.78}$$

que serão da forma

$$\begin{aligned}v &= A \sin(\alpha t + \phi) \\ w &= A' \cos(\alpha t + \phi)\end{aligned}\tag{2.79}$$

$$(2.80)$$

onde α que será chamada frequência angular está relacionada ao período das oscilações do sistema de Lotka-Volterra linearizado. As amplitudes A e A' assim como a fase ϕ são constantes que como veremos dependem das condições iniciais. Enquanto a evolução temporal de qualquer perturbação do ponto fixo será descrito pelas equações 2.79 com a mesma frequência angular, A , A' e ϕ dependem especificamente das condições particulares, por exemplo iniciais, que caracterizam um dado estado de oscilação do sistema. A e A' estão relacionados entre si e a fase ϕ é totalmente independente. Considere a analogia com um pêndulo. Cada um dos estudantes de uma sala tem um pêndulo idêntico. Ao colocarem seus pêndulos em movimento, dificilmente dois pêndulos estarão sincronizados, embora as equações de movimento sejam as mesmas para todos os sistemas. As equações podem descrever qualquer estado de movimento e a liberdade para isso se reflete em que há infinitas soluções para o sistema 2.78.

Precisaremos alguns resultados preliminares. Em primeiro lugar lembremos as fórmulas para o seno e cosseno da soma de dois ângulos:

$$\begin{aligned}\sin(a + b) &= \sin a \cos b + \sin b \cos a \\ \cos(a + b) &= \cos a \cos b - \sin a \sin b\end{aligned}\tag{2.81}$$

Esta fórmula vale para quaisquer a e b que se interpretados como ângulos estão expressos em radianos¹². Ainda precisamos lembrar que se b for muito pequeno (em módulo) então :

$$\begin{aligned}\sin b &\approx b \\ \cos b &\approx 1\end{aligned}\tag{2.82}$$

Olhe a figura 2.18 e imagine que o ângulo diminui até que seja *pequeno*. Olhe para as projeções que definem seno e o cosseno. Verifique as equações acima.

As equações 2.78 descrevem variações de v e w em um intervalo de tempo Δt , que tomaremos como a unidade de tempo e consideraremos pequeno, de forma que as equações 2.81 e 2.81 sejam úteis. Usemos essas fórmulas substituindo $a = \alpha t + \phi$ e consideraremos uma variação no tempo $b = \alpha \Delta t$ Assim temos que

$$\sin(\alpha(t + \Delta t) + \phi) = \sin(\alpha t + \phi) \cos(\alpha \Delta t) + \sin(\alpha \Delta t) \cos(\alpha t + \phi)\tag{2.83}$$

$$\cos(\alpha(t + \Delta t) + \phi) = \cos(\alpha t + \phi) \cos(\alpha \Delta t) - \sin(\alpha t + \phi) \sin(\alpha \Delta t)\tag{2.84}$$

Usando as equações 2.82 e 2.82 escrevemos

$$\begin{aligned}\Delta \sin(\alpha t + \phi) &\equiv \sin(\alpha(t + \Delta t) + \phi) - \sin(\alpha t + \phi) \approx \alpha \Delta t \cos(\alpha t + \phi) \\ \Delta \cos(\alpha t + \phi) &\equiv \cos(\alpha(t + \Delta t) + \phi) - \cos(\alpha t + \phi) \approx -\alpha \Delta t \sin(\alpha t + \phi)\end{aligned}\tag{2.85}$$

Note a semelhança destas equações e as equações 2.78. A variação de *uma coisa* é proporcional a *outra coisa*. A variação da *outra coisa* é proporcional a (menos) a *uma coisa*. Agora escolhemos a escala

¹²Seja um círculo de raio igual a 1 (qualquer unidade) e um ângulo com vértice no centro do círculo. O comprimento do arco do círculo associado ao ângulo é sua medida em radianos.

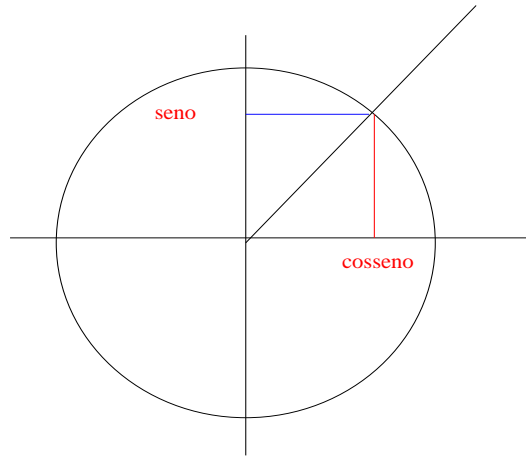


Figura 2.18: Círculo trigonométrico: raio unitário. Ângulos crescem no sentido antihorário. Seno e Cosseno de um ângulo: as projeções no eixo vertical e horizontal respectivamente. Compare o círculo com os ciclos de Lotka Volterra no espaço w, v na figura 2.17 (esquerda inferior). Você esperava alguma relação do círculo trigonométrico com ciclos de LV?

do tempo. O que queremos dizer com o Δt ? O intervalo de tempo entre as medidas das populações. Podemos tomar isso como a unidade de tempo e fazemos $\Delta t = 1$. Isso deverá ser diferente para cada sistema considerado. Por exemplo, para linces e lebres isso pode ser um ano. Para um sistema dos ácaros pode ser da ordem de alguns dias¹³. Entendendo que a variação representa o que ocorreu num intervalo de tempo que depende das espécies sob estudo, escrevemos

$$\begin{aligned}\Delta A \sin(\alpha t + \phi) &\approx \alpha \frac{A}{A'} (A' \cos(\alpha t + \phi)) \\ \Delta A' \cos(\alpha t + \phi) &\approx -\alpha \frac{A'}{A} (A \sin(\alpha t + \phi))\end{aligned}\quad (2.86)$$

obtidas após multiplicar a primeira equação por A dos dois lados e por $1 = \frac{A'}{A}$ do lado direito. Na segunda equação fazemos o mesmo mas trocamos A por A' . Comparando novamente com a equação 2.78, vemos que se

$$\begin{aligned}-r &= \alpha \frac{A}{A'} \\ l &= -\alpha \frac{A'}{A}.\end{aligned}\quad (2.87)$$

Multiplicando as duas temos que

$$\alpha^2 = rl. \quad (2.88)$$

Falta descobrir o significado de α que sabemos ser igual a \sqrt{rl} .

Olhe novamente a definição de radiano. Qual é a mudança mínima de ângulo que nos leva novamente ao mesmo lugar (1 volta)? A resposta está associada ao comprimento da circunferência $= 2\pi$. Esperamos então que após um período

$$\begin{aligned}v(t + \Delta t) &= v(t) \\ w(t + \Delta t) &= w(t)\end{aligned}\quad (2.89)$$

Pode haver confusão com a notação, seja cuidadoso. Em termos de senos e cossenos temos

$$\begin{aligned}\sin(\alpha(t + T) + \phi) &= \sin(\alpha t + \phi) \\ \cos(\alpha(t + T) + \phi) &= \cos(\alpha t + \phi)\end{aligned}\quad (2.90)$$

¹³Ácaro *Typhlodromus occidentalis* (predador) e ácaros *Eotetranychus sexmaculatus* (presa), Margalef

Portanto T , chamado de período das oscilações, quando medido em unidades Δt , vale

$$\alpha T = 2\pi, \quad (2.91)$$

$$T = \frac{2\pi}{\sqrt{rl}} \quad (2.92)$$

e assim obtemos o resultado mencionado anteriormente que relaciona o período com as taxas r e l .

Exercício Discuta este tipo de predição sem usar matemática. É razoável que o período diminua quando as taxas aumentam? Mas que varie de forma inversamente proporcional a \sqrt{r} ou a \sqrt{l}

Exercício As soluções propostas não são exatas a não ser no limite em que o intervalo entre as medidas é muito pequeno. Olhe outros livros e veja se faz sentido para você escrever a dinâmica de populações em termos de equações diferenciais (que envolvem derivadas).

Exercício Use o teorema de Pitágoras para mostrar que existe uma quantidade conservada.

2.2.3 Condições Iniciais

Ainda há quantidades desconhecidas A , A' e ϕ . Parece que temos três incógnitas, mas se olharmos para as equações 2.87, vemos que A e A' não são independentes:

$$A = -\sqrt{\frac{l}{r}} A' \quad (2.93)$$

Falta descobrir uma das amplitudes e a fase ϕ .

Suponha que o sistema está no equilíbrio $v = 0$ e $w = 0$. Em um dado instante que chamaremos zero, $t = 0$, perturbamos o sistema, por exemplo da seguinte forma: **Exercício** Perturbação dos

predadores: em $t = 0$ temos $v(0) = 0$ e $w(0) = W_0$. Encontre: A , A' e ϕ

Temos a informação que permite escrever duas equações

$$\begin{aligned} 0 = v(0) &= A \sin(0 + \phi) = A \sin \phi \\ W_0 = w(0) &= A' \cos(0 + \phi) = A' \cos \phi \end{aligned} \quad (2.94)$$

portanto a primeira equação pode ser solucionada tomando $\phi = 0$, mas ficamos sem saber nada sobre A . A segunda equação, junto como $\cos 0 = 1$ nós dá $A' = W_0$, e portanto a solução é

$$\begin{aligned} v(t) &= -W_0 \sqrt{\frac{l}{r}} \sin(\alpha t) \\ w(t) &= W_0 \cos(\alpha t) \end{aligned} \quad (2.95)$$

Suponha que W_0 seja positivo (aumenta o número de predadores) o sinal da primeira equação é o esperado? Suponha que $W_0 < 0$, discuta os sinais

Exercício Perturbação das presas: em $t = 0$ temos $v(0) = V_0$ e $w(0) = 0$. Encontre: A , A' e ϕ . Use por exemplo que $\sin \frac{\pi}{2} = 1$, isto é fácil de ver porque $\frac{\pi}{2}$ é um quarto de volta (12 horas).

Exercício Perturbação das presas e predadores: em $t = 0$ temos $v(0) = V_0$ e $w(0) = W_0$. Encontre: A , A' e ϕ .