

MÁRCIO PAIXÃO DANTAS

**SELEÇÃO NATURAL ESPONTÂNEA EM SISTEMAS PRESA-PREDADOR COM
DIFUSÃO**

Monografia de graduação apresentada ao Departamento de Ciência da Computação da Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do curso de Ciência da Computação para obtenção do título de Bacharel em Ciência da Computação.

Orientador

Prof. Dr. Antonio Tavares da Costa Júnior

Lavras
Minas Gerais - Brasil
2005

MÁRCIO PAIXÃO DANTAS

**SELEÇÃO NATURAL ESPONTÂNEA EM SISTEMAS PRESA-PREDADOR COM
DIFUSÃO**

Monografia de graduação apresentada ao Departamento de Ciência da Computação da Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do curso de Ciência da Computação para obtenção do título de Bacharel em Ciência da Computação.

Áreas de Concentração
presa-predador, formação de padrões, evolução

Orientador
Prof. Dr. Antonio Tavares da Costa Júnior

Lavras
Minas Gerais - Brasil
2005

MÁRCIO PAIXÃO DANTAS

**SELEÇÃO NATURAL ESPONTÂNEA EM SISTEMAS PRESA-PREDADOR COM
DIFUSÃO**

Monografia de graduação apresentada ao Departamento de Ciência da Computação da Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do curso de Ciência da Computação para obtenção do título de Bacharel em Ciência da Computação.

Aprovada em 28 de Junho de 2005

Prof^ª. Dra. Maria do Carmo Pacheco de Toledo Costa

Prof. Dr. José Monserrat Neto

Prof. Dr. Antonio Tavares da Costa Júnior
(Orientador)

Lavras
Minas Gerais - Brasil

Sumário

1	Introdução	1
2	Modelagem	3
2.1	O que modelar: Introdução a sistemas dinâmicos	3
2.2	Por que construir modelos de sistemas dinâmicos	3
2.3	Como julgar a adequação de um modelo	4
2.4	Classificação	4
2.4.1	Quanto a variável temporal	4
2.4.2	Quanto ao tipo de modelo	5
3	Equações Diferenciais	7
3.1	Um exemplo	7
3.2	Classificando equações diferenciais	8
3.2.1	Equações ordinárias e parciais	8
3.2.2	Ordem	8
3.2.3	Lineares e não-lineares	8
3.2.4	Autônomas	9
3.2.5	Sistemas de equações diferenciais	9
3.3	Sistemas de Equações Ordinárias de Primeira Ordem	10
3.3.1	Classificação de sistemas de equações ordinárias de primeira ordem	10
3.3.2	Pontos críticos e estabilidade	11
3.4	Sistemas de Equações Lineares de 1ª Ordem	12
3.4.1	Teoria Básica	12
3.4.2	Sistemas Lineares Homogêneos com Coeficientes Constantes . . .	15
3.5	Estabilidade em Sistemas Lineares	19
3.5.1	Classificando a estabilidade de pontos críticos	19
3.5.2	Ilustração dos tipos de trajetória	19
3.6	Estabilidade Local em Sistemas Não-lineares	22
3.6.1	Perturbando Sistemas Lineares	22
3.6.2	Sistemas Quase Lineares	22
3.6.3	Classificação de Pontos Críticos e Estabilidade de Sistemas Quase Lineares	24
4	Sistemas Presa-Predador	27
4.1	As equações de Lotka-Volterra	27
4.1.1	Apresentação do modelo	27
4.1.2	Exemplo	28

5	Um Sistema Presa-Predador com Difusão	31
5.1	Considerações iniciais	31
5.2	Modelo Contínuo	32
5.3	Modelo Baseado em Indivíduos	33
5.4	Notas de Implementação	37
5.5	Escolha de um caso base	38
5.6	Variação da taxa de morte	40
5.7	Variação da taxa de predação	42
5.8	Variação do tamanho do domínio	43
5.9	Variação das condições de contorno	44
6	Evolução Biológica	45
6.1	Lamarckismo	46
6.2	A Teoria da Evolução de Darwin	46
6.3	O impacto do Mendelismo e a Teoria Sintética	47
6.4	Fontes de Variabilidade Genética	47
6.5	Tipos de Seleção Natural	48
7	Introduzindo Variabilidade Hereditária	51
7.1	Novo Modelo	52
7.2	Caso base do novo modelo	52
7.3	Variação da taxa de morte	55
7.4	Variação da taxa de predação	57
7.5	Variação do tamanho do domínio	58
7.6	Vantagem Inicial de Mobilidade	59
7.7	Variação Máxima de Mobilidade	60
8	Conclusões	63

Lista de Figuras

3.1	Ilustração de trajetórias. (a) Ponto espiral assintoticamente estável. (b) Ponto espiral instável. (c) Nó assintoticamente estável. (d) Nó instável.	20
3.2	Ilustração de trajetórias. (e) Ponto de Sela. (f) Centro. (g) Nó impróprio instável. (h) Nó próprio instável.	21
4.1	Campo de Direções do sistema 4.1.	30
5.1	Sistema Presa-Predador com Difusão - CASO BASE. Padrões irregulares predominam no sistema. Legenda: linha preta para presas e vermelha para predadores. (a) Diagrama de Fase. (b) Dinâmica temporal das presas. (c) Dinâmica temporal dos predadores. (d) Distribuição espacial de presas e predadores em três turnos diferentes.	39
5.2	Diminuição da taxa de mortalidade $\mu = 0.01$. Padrões irregulares predominam no sistema. Linha preta para presas e vermelha para predadores. (a) Diagrama de Fase. (b) Dinâmica temporal das presas. (c) Dinâmica temporal dos predadores. (d) Distribuição espacial de presas e predadores em três turnos diferentes.	40
5.3	Aumento da taxa de mortalidade $\mu = 0.09$. Sistema converge para um nó estável após aproximadamente 25 mil turnos. Linha preta para presas e vermelha para predadores. (a) Diagrama de Fase. (b) Dinâmica temporal das presas. (c) Dinâmica temporal dos predadores. (d) Distribuição espacial de presas e predadores em três turnos diferentes.	41
5.4	Dinâmica do modelo em função da taxa de mortalidade dos predadores (μ).	41
5.5	Dinâmica do modelo em função da taxa de predação dos predadores (γ).	42
5.6	Diminuição do domínio de 1000 para 50 sítios. Linha preta para presas e vermelha para predadores. (a) Diagrama de Fase. (b) Dinâmica temporal das presas. (c) Dinâmica temporal dos predadores. (d) Distribuição espacial de presas e predadores em três turnos diferentes.	43
5.7	50 sítios e condições de contorno cíclicas. Linha preta para presas e vermelha para predadores. (a) Diagrama de Fase. (b) Dinâmica temporal das presas. (c) Dinâmica temporal dos predadores. (d) Distribuição espacial de presas e predadores em três turnos diferentes.	44
6.1	Tipos de seleção natural. A primeira linha mostra, em um tempo inicial, o histograma dos indivíduos de uma população em relação a um fenótipo. A segunda linha mostra a situação em um tempo posterior. (a) Seleção estabilizadora (b) Seleção direcional. (d) Seleção disruptiva.	49

7.1	Sistema Presa-Predador com Difusão e Variabilidade Hereditaria - CASO BASE. Padrões irregulares predominam no sistema. Legenda: linha preta para presas e vermelha para predadores. (a) Diagrama de Fase. (b) Dinâmica temporal das presas. (c) Dinâmica temporal dos predadores. (d) Distribuição espacial de presas e predadores em três turnos diferentes.	53
7.2	Evolução da média de mobilidade das populações no caso base. Linha preta para presas e vermelha para predadores.	54
7.3	Dinâmica do sistema em função da taxa de Mortalidade de predadores (μ). .	55
7.4	Evolução da média de mobilidade das populações em função da taxa de Mortalidade (μ).	56
7.5	Evolução da média de mobilidade das populações em função da taxa de Predação (γ).	57
7.6	Dinâmica do novo modelo em função da taxa de predação dos predadores (γ).	58
7.7	Evolução da média de mobilidade das populações em função do tamanho do domínio. Vermelho, 50 sítios. Preto, 1000 sítios.	59
7.8	Evolução da média de mobilidade das populações com vantagem inicial. Linha azul indica o caso em que as presas tiveram vantagem inicial e, linha vermelha, os predadores.	60
7.9	Evolução da média de mobilidade das populações em função da variação máxima de mobilidade (δ_{MAX}). Linha preta $\delta_{MAX} = 0.001$; linha verde $\delta_{MAX} = 0.01$ e linha vermelha $\delta_{MAX} = 0.1$	61

Lista de Tabelas

3.1	Propriedades da estabilidade de sistemas lineares $\mathbf{x}'=\mathbf{Ax}$ com $\det(\mathbf{A} - r\mathbf{I}) = 0$ e $\det \mathbf{A} \neq 0$	19
3.2	Propriedades da estabilidade de sistemas quase lineares	24
5.1	Presas - Funções de Probabilidade do Modelo Discreto	36
5.2	Predadores - Funções de Probabilidade do Modelo Discreto	36
5.3	Parâmetros do Caso Base	38
7.1	Parâmetros do Caso Base do Modelo com Varibilidade Hereditária	52

Aos meus pais, Lúcia e Mário, por seu amor e exemplo de vida.

Agradecimentos

Senhor, pai, mãe, irmãos, avô, amigos e mestres... muito obrigado.
Em especial, gostaria de agradecer aos meus professores e colegas de trabalho do Departamento de Ciências Exatas da UFLA: professores Toninho e Iraziet, e os colegas Mônica, Marcus e Renato.

"Now, give me that horizon."
Captain Jack Sparrow

Abstract

A predation ecological model of reaction-diffusion type with two species that presents chaotic and regular patterns, besides limited cycles, was studied. The characteristics that take to the transition from regular to the chaotic state were investigated. Cellular automata were used to simulate the dynamic between preys and predators, doing a stochastic discrete version of a deterministic continuous model, with logistic growing of preys and Holling II functional response of predators. The results showed that the introduction of evolutionary characteristics in the model changes its space-time dynamics. Furthermore, it was clear the strong influence that space-time dynamics has on the natural selection of populations.

Resumo

Foi estudado um modelo ecológico de predação do tipo reação-difusão com duas espécies, que apresenta padrões caóticos e regulares, além de ciclos-limite. As características que levam à transição do estado regular para o caótico foram investigadas. Autômatos celulares foram usados para simular a dinâmica entre presas e predadores, através de uma versão discreta estocástica de um modelo contínuo determinístico, com crescimento logístico de presas e resposta funcional do tipo Holling II para os predadores. Os resultados mostraram que a introdução de características evolucionárias no modelo altera a sua dinâmica espaço-temporal. Além disso, ficou claro que a dinâmica espaço-temporal tem grande influência sobre a seleção natural das populações.

Resumo Extendido

Em modelos matemáticos usados para descrever a interação trófica entre mais de duas espécies é comum o aparecimento de padrões irregulares na distribuição espacial das espécies. Para sistemas de apenas duas espécies, o surgimento de padrões caóticos é raro. Uma questão importante é que elementos são essenciais num sistema ecológico com poucas espécies para que ocorra a formação de padrões. Outra questão relevante é identificar qual a relação entre os padrões observados e a seleção natural das populações. Neste trabalho, estudamos um modelo ecológico de predação do tipo reação-difusão com duas espécies. As características que levam à transição do estado regular para o caótico foram investigadas. Autômatos Celulares foram usados para simular a dinâmica entre presas e predadores, fazendo uma versão discreta estocástica de um modelo contínuo determinístico, com crescimento logístico de presas e resposta funcional do tipo Holling II para os predadores. A modelagem computacional foi feita e implementada usando, respectivamente, o paradigma orientado à objetos e a linguagem de programação C++. Puderam ser observados padrões caóticos e regulares, além de ciclos-limite. Os resultados mostraram que a introdução de características evolucionárias no modelo altera a sua dinâmica espaço-temporal. Além disso, ficou claro que a dinâmica espaço-temporal tem grande influência sobre a seleção natural das populações. Embora as regras dinâmicas do modelo não favorecessem indivíduos mais rápidos, pressão seletiva direcional no sentido de aumentar a mobilidade média de ambas as espécies pôde ser observada.

Capítulo 1

Introdução

Entender a natureza é fundamental para a vida do homem. Prever o tempo, reconhecer anomalias em ecossistemas, identificar pontos estratégicos na propagação de contaminantes em uma cidade, e avaliar os impactos da ação humana no meio ambiente são exemplos de problemas cotidianos importantes que requerem um entendimento sólido das ciências naturais.

Uma das ferramentas mais importantes na compreensão destes problemas é a modelagem matemática. A idéia é identificar as características fundamentais do sistema a ser estudado, de maneira a obter um conjunto de regras matemáticas, simples o suficiente para que se possa extrair informação útil delas, mas que ainda descrevam os fenômenos mais importantes associados ao sistema em questão. Estas regras assumem as mais diferentes formas, dependendo da natureza do problema e da conveniência na obtenção de soluções. Podem ser equações diferenciais, equações algébricas, equações mestras, equações de diferenças, etc.

Uma vez estabelecido o modelo, é necessário resolver as equações associadas a ele para extrair a informação desejada. Os métodos de solução, mesmo para uma classe específica de modelos, são bastante variados. Exemplos bastante comuns são os métodos analíticos aproximados, as soluções numéricas e as simulações computacionais.

Desde o século passado, o interesse no estudo de modelos na área de ecologia vem crescendo. Este interesse é fruto da necessidade de entender melhor processos ecológicos, como interações tróficas, manejo de recursos renováveis, controle ecológico de pestes, sociedades multi-espécies, e especiação, entre outros.

Dentre as interações tróficas, segundo Krebs (1972), a predação tem sido bastante estudada tanto de forma teórica como prática por causa da sua grande importância econômica. Como exemplo, podemos citar o polêmico caso da indústria baleeira japonesa, que movimenta aproximadamente 80 milhões de dólares por ano.

Seguindo esta tendência de estudo, neste trabalho serão estudados alguns modelos teóricos de predação entre espécies biológicas. Conhecidos como sistemas presa-predador, estes modelos podem representar qualquer relacionamento entre espécies onde notoriamente a população de uma espécie (predador) determina a abundância de outra (presa). Apesar de terem uma lógica bastante simples, sistemas presa-predador podem apresentar comportamentos que variam entre a ordem e o caos. Esta característica faz com que eles se enquadrem em uma classe de problemas denominada sistemas complexos.

Os principais objetivos deste trabalho são: estudar a dinâmica espaço-temporal de um sistema de duas espécies em um ambiente unidimensional e uniforme do ponto de vista físico; observar se há formação de padrões espaciais; investigar aspectos evolucionários deste

sistema; verificar se há relação entre padrões espaciais e evolução.

Para se alcançar os objetivos propostos, foi necessário estudar assuntos que vão desde modelagem matemática até teorias evolucionárias. A seguir, é apresentado um breve roteiro dos assuntos estudados nas próximas seções.

- **Capítulo 2: Modelagem**
Introduz os principais conceitos ligados à definição e construção de um modelo matemático.
- **Capítulo 3: Equações Diferenciais**
Aprofunda os estudos de um dos principais instrumentos de modelagem.
- **Capítulo 4: Sistemas Presa-Predador**
Apresenta um dos mais antigos e conhecidos modelos presa-predador, as equações Lotka-Volterra.
- **Capítulo 5: Sistemas Presa-Predador com Difusão**
Discute e apresenta um modelo presa-predador espacialmente estruturado com difusão.
- **Capítulo 6: Evolução Biológica**
Introduz os conceitos de evolução biológica, variabilidade hereditária e seleção natural.
- **Capítulo 7: Introduzindo Variabilidade Hereditária**
Discute e apresenta um modelo presa-predador espacialmente estruturado com difusão e variação hereditária de indivíduos.
- **Capítulo 8: Conclusões**
Fecha o trabalho, ressaltando os resultados mais importantes e apresentando sugestões de novos trabalhos.

Capítulo 2

Modelagem

Um modelo teórico é uma representação matemática de um fenômeno. Nesta seção serão discutidas questões básicas relacionadas a um modelo:

1. o que modelar?
2. por quê?
3. o modelo construído é "adequado"?
4. quais são os principais tipos de modelos?

2.1 O que modelar: Introdução a sistemas dinâmicos

Um sistema pode ser definido como um conjunto de objetos agrupados por alguma interação ou interdependência, de modo que existam relações de causa e efeito nos fenômenos que ocorrem com os elementos desse conjunto (Monteiro, 2002). Um sistema é dinâmico quando algumas grandezas que caracterizam seus objetos variam no tempo. São exemplos de sistemas dinâmicos: circuitos elétricos (tensão varia com o tempo), sistema solar (posição dos planetas), a economia de um país (déficit público), fauna de uma floresta (número de onças pintadas).

Em geral, fenômenos físicos, químicos, biológicos e sociais são constituídos por partes e possuem dependência temporal. Por isso, sistemas dinâmicos são uma definição bastante abrangente do que seria um objeto de modelagem.

2.2 Por que construir modelos de sistemas dinâmicos

Determinar, teoricamente, a evolução temporal das grandezas que caracterizam um sistema, pode ser importante nas situações citadas a seguir:

1. O sistema ainda não existe fisicamente. Exemplo: Ao projetar um navio, há várias escolhas de tipo de casco. É impraticável construir cada tipo de casco para escolher o que melhor atende às necessidades do projeto. A elaboração de modelos teóricos que simulam o comportamento do navio de acordo com o casco escolhido constituem uma grande ajuda para o sucesso do projeto.

2. Tenta-se explicar o comportamento de sistemas já existentes. Exemplo: Para construir um modelo teórico que simule o comportamento de um navio é preciso de antemão ter um modelo que contemple os principais fenômenos físicos que ocorrem no mar ou em um rio.
3. O teste experimental é muito caro ou perigoso. Exemplo: Ao se projetar um navio o uso de testes experimentais para se avaliar os tipos principais de cascos é relativamente bastante barato do ponto de vista financeiro. Porém ao planejar uma missão tripulada ao planeta Marte, a realização de testes experimentais, além de arriscar vidas humanas, costuma custar milhões ou até mesmo bilhões de dólares.

Em geral, o objetivo de alguém ao construir um modelo é prever o futuro de um sistema dinâmico de modo científico.

2.3 Como julgar a adequação de um modelo

Como explica Monteiro (2002), o estudo teórico de um sistema dinâmico pode ser dividido em duas etapas:

1. a construção de um modelo "adequado";
2. a análise desse modelo.

A palavra adequado aparece entre aspas para enfatizar que a adequação de um modelo depende do seu propósito e da precisão que se espera de suas previsões. Considere a foto de um homem, um manequim de plástico e um macaco. Qual desses modelos seria o mais adequado para representar um homem? A resposta é: depende. A foto deve ser um bom modelo para um pintor, pois retrata a fisionomia da pessoa. O manequim é uma representação tridimensional do corpo humano, sendo um bom modelo para um alfaiate. Já o macaco é fisiologicamente semelhante ao ser humano e deve ser o modelo preferido por um biólogo.

Em geral, não há um único modelo "correto". A escolha de um modelo depende da sua finalidade e da precisão com que se pretende trabalhar.

2.4 Classificação

Existem diferentes abordagens na modelagem de um sistema. Dependendo da abordagem escolhida, dispõe-se de técnicas diferentes para o estudo do problema.

Nesta seção, serão apresentadas as formas mais comuns e importantes de classificação de sistemas dinâmicos.

2.4.1 Quanto a variável temporal

Um sistema é de tempo **discreto** se o tempo t é um número inteiro positivo. A evolução de um sistema de tempo discreto é governada por uma ou mais equações de diferenças finitas, que é um tipo de equação que relaciona o valor de uma variável $x \in R$ no instante t a valores de x em outros instantes, como, $t + 1$, $t + 3$ ou $t - 2$. Exemplos:

1. $x(t + 1) - 2x(t) = 0$

$$2. x(t+2) - t^2x(t) - t = 0$$

$$3. x(t+3)x(t) - 3x(t-2) = 0$$

A ordem de uma equação de diferença finita é dada pela diferença entre o maior e o menor índice. Assim, a equação (1) é de primeira ordem, pois $(t+1) - (t) = 1$; e a equação (3) é de quinta ordem, pois $(t+3) - (t-2) = 5$.

Um sistema é de tempo **contínuo** se o tempo t é um número real positivo. A evolução de um sistema de tempo contínuo é governada por uma ou mais equações diferenciais, que é um tipo de equação escrita em termos de derivadas das variáveis desconhecidas.

Exemplos:

$$1. \frac{dx(t)}{dt} - 4x(t) = 0$$

$$2. \frac{d^3x(t)}{dt^3} + \tanh(\pi t)x(t) - 5t^2 = 0$$

$$3. \frac{d^5x(t)}{dt^5} + \left(\frac{dx(t)}{dt}\right)^2 + (x(t))^3 = 0$$

Solucionar uma equação de diferença ou uma equação diferencial é encontrar a função ou as funções que quando substituídas na original a satisfazem para todos os valores das variáveis independentes. Nos exemplos acima, temos apenas equações com uma função incógnita e uma variável independente: $x(t)$ e t , respectivamente.

2.4.2 Quanto ao tipo de modelo

A forma mais geral de se escrever uma equação de diferença linear para a variável dependente $x(t)$ é:

$$a_n(t)x(t+n) + a_{n-1}(t)x(t+n-1) + \dots + a_1(t)x(t+1) + a_0(t)x(t) = F(t),$$

sendo $t \in Z_+$.

Uma equação de diferença é linear se $x(t), x(t+1), \dots, x(t+n)$ aparecem como termos de primeiro grau, isto é, estão elevados à primeira potência.

A forma mais geral de se escrever uma equação diferencial linear para a variável dependente $x(t)$ é:

$$a_n(t)\frac{d^n x(t)}{dt^n} + \dots + a_1(t)\frac{dx(t)}{dt} + a_0(t)x(t) = F(t),$$

sendo $t \in R_+$.

Uma equação diferencial é linear se $x(t), \frac{dx(t)}{dt}, \frac{d^2x(t)}{dt^2}, \dots, \frac{d^n x(t)}{dt^n}$ aparecem como termos de primeiro grau, isto é, se estão elevados à primeira potência.

Em ambas as equações, os coeficientes $a_j(t)$ e a entrada ou forçamento externo $F(t)$ devem ser funções apenas da variável independente t .

São classificados como não-lineares sistemas que não podem ser escritos nas formas acima citadas. Portanto, dos exemplos abaixo, as equações 1,2,4 e 5 são lineares, enquanto, 3 e 6 são não-lineares.

Exemplos:

$$1. x(t+1) - 2x(t) = 0$$

2. $x(t + 2) - t^2x(t) - t = 0$
3. $x(t + 3)x(t) - 3x(t - 2) = 0$
4. $\frac{dx(t)}{dt} - 4x(t) = 0$
5. $\frac{d^3x(t)}{dt^3} + \tanh(\pi t)x(t) - 5t^2 = 0$
6. $\frac{d^5x(t)}{dt^5} + \left(\frac{dx(t)}{dt}\right)^2 + (x(t))^3 = 0$

Para sistemas lineares valem os princípios de aditividade e proporcionalidade entre excitação e resposta. O primeiro estabelece que se para uma entrada $F_1(t)$ o sistema exibe uma resposta $x_1(t)$ e para uma entrada $F_2(t)$ ele exibe uma resposta $x_2(t)$, então para uma entrada $F_1(t) + F_2(t)$ a saída do sistema será $x_1(t) + x_2(t)$. O segundo princípio estabelece que se o sistema tem como entrada $kF_1(t)$, onde k é uma constante, a saída será $kx_1(t)$. Esses dois princípios podem ser combinados em um só, chamado de princípio da superposição de efeitos: a entrada $k_1F_1(t) + k_2F_2(t)$ teria como saída correspondente $k_1x_1(t) + k_2x_2(t)$, sendo k_1 e k_2 constantes.

Em geral, estes princípios não valem em sistemas não-lineares.

Capítulo 3

Equações Diferenciais

As equações diferenciais tem sido amplamente usadas para modelar com sucesso inúmeros fenômenos de diferentes áreas (biologia, química, física, economia e etc.) e constituem uma das principais formas de modelagem, se não a principal. Equações diferenciais são próprias para a modelagem de fenômenos os quais não se sabe como de fato são as grandezas modeladas, porém se sabe ou se especula como estas variam. A variação pode ser em relação ao tempo, espaço, temperatura, umidade ou qualquer outra variável, dependendo do problema. Isto faz com que equações diferenciais possam ser aplicadas em diversos campos do conhecimento e, ao mesmo tempo, que diversos problemas, a princípio de naturezas diferentes, tenham modelos e comportamentos matemáticos idênticos.

Devido a grande importância destas equações na teoria de modelagem, será feito um estudo mais aprofundado das suas propriedades neste trabalho.

3.1 Um exemplo

Como já foi dito anteriormente, muitos fenômenos podem ser modelados através de relações envolvendo taxas de variação de uma ou mais variáveis. Expressas em linguagem matemática, as relações são equações e as taxas são derivadas. Equações contendo derivadas são denominadas equações diferenciais.

Por exemplo, com o objetivo de modelar o comportamento do tamanho da população mundial, poderia-se supor que a variação da população mundial, P , depende do número de pessoas no instante de tempo t considerado. Expressando matematicamente esta hipótese, tem-se a seguinte equação diferencial

$$\frac{dP(t)}{dt} = rP(t), \text{ onde } r \text{ é uma constante (taxa de crescimento populacional)}$$

Resolver esta equação significa encontrar funções $P(t)$ que a satisfazem.

Neste caso, dada uma *condição inicial* $P(t_0) = k$, sendo k constante e t_0 um instante de tempo qualquer, então existe a garantia de existência e unicidade de uma solução $P(t)$. Dessa forma, ao se resolver a equação diferencial junto com a condição inicial dada obtém-se uma única função $P(t)$, que mostra como a população mundial varia em relação ao tempo.

Assim, se o modelo proposto estivesse correto e fosse conhecido o valor total da população mundial nos dias de hoje (condição inicial), então seria possível estimar com boa precisão a população mundial tanto daqui há cem anos, como em qualquer outro tempo, inclusive do passado.

Como se pode perceber, o modelo proposto acima está longe de ser realista.

3.2 Classificando equações diferenciais

A dificuldade de estudar um modelo composto por equações diferenciais pode variar de fácil a bastante difícil. Isto depende de como o modelo é classificado na teoria de equações diferenciais. Por isso, saber classificar o modelo em estudo é fundamental tanto para medir a dificuldade do problema, como para adotar as técnicas conhecidas mais indicadas para a sua solução.

3.2.1 Equações ordinárias e parciais

Se a função desconhecida depende de apenas uma variável independente então as derivadas são simples e a equação diferencial é dita **ordinária**.

Exemplo:

$$\frac{d^2x}{dt^2} = -2x, \text{ onde } x = f(t).$$

Quando existe mais de uma variável independente, tem-se derivadas parciais e a equação diferencial é **parcial**.

Exemplo:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = 1.25 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \text{ onde } u = f(x, t).$$

3.2.2 Ordem

A **ordem** de uma equação diferencial é dada pela derivada de maior ordem que aparece na equação.

Exemplos:

- $\frac{dx}{dt} = x(t^2 + 5) + 2t$ (*1ª ordem*)
- $\frac{dx^2}{dt^2} = -\frac{dx}{dt} + \sin(x)$ (*2ª ordem*)
- $\frac{\partial u}{\partial t} = 0.5u$ (*1ª ordem*)
- $1.25 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = \frac{\partial u}{\partial t}$ (*2ª ordem*)

3.2.3 Lineares e não-lineares

$$F(t, y, y', \dots, y^{(n)}) = 0 \tag{3.1}$$

A equação diferencial (3.1) é dita **linear** se F é uma função linear das variáveis $y, y', \dots, y^{(n)}$, onde o apóstrofo indica a diferenciação em relação a t . Assim, a forma geral de uma equação ordinária linear de ordem n é

$$a_0(t)y^{(n)} + a_1(t)y^{(n-1)} + \dots + a_n(t)y = g(t).$$

Uma equação que não satisfaz às condições acima é denominada **não-linear**. Uma definição análoga se aplica às equações diferenciais parciais.

Exemplos:

- $\frac{dx}{dt} = x(t^2 + 5) + 2t$ (**Linear**)

- $\frac{dx^2}{dt^2} = -\frac{dx}{dt} + \sin(x)$ (Não-linear)
- $\frac{\partial u}{\partial t} = 0.5u$ (Linear)
- $1.25\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = \frac{\partial u}{\partial t}$ (Linear)
- $\frac{\partial u}{\partial t} = 0.5u(1 - \frac{u}{1000})$ (Não-linear)

3.2.4 Autônomas

As equações ordinárias de primeira ordem, nas quais a variável independente não aparece explicitamente, são ditas autônomas. Sua forma geral é

$$\frac{dy}{dt} = f(y).$$

Exemplos:

- $\frac{dp}{dt} = 0.1p$
- $\frac{dp}{dt} = 0.1p(1 - \frac{p}{500})$

3.2.5 Sistemas de equações diferenciais

Uma outra classificação de equações diferenciais depende do número de funções desconhecidas. Se existe uma única função a ser determinada, então uma única equação é suficiente. Se existe, no entanto, mais de uma função desconhecida, então precisamos de um sistema de equações.

Exemplo:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = 0.1u - 0.5uv \\ \frac{dv}{dt} = 0.25uv - 0.03v \end{cases}$$

3.3 Sistemas de Equações Ordinárias de Primeira Ordem

Existem muitos problemas que envolvem diferentes elementos associados. Na física, circuitos elétricos e sistemas massa-mola são exemplos de problemas com esta característica. Em decorrência da natureza destes problemas, sistemas de equações diferenciais surgem espontaneamente na sua modelagem.

Sistemas de equações de primeira ordem tem uma importância especial neste contexto. Isto ocorre porque é possível transformar qualquer equação de grau $n > 1$ em um sistema de equações de primeira ordem, o que por sua vez implica que qualquer sistema de equações pode ser transformado em um sistema de primeira ordem correspondente.

Considere o sistema massa-mola abaixo como exemplo:

$$m \frac{d^2x}{dt^2} + \kappa x = 0$$

x - posição; t - tempo; m - massa; κ - constante elástica da mola.

Observe que o sistema proposto é de segunda ordem. Para representar o mesmo sistema através de outro de primeira ordem, duas novas variáveis (x_1 e x_2) são criadas de forma que

$$\begin{aligned} x_1 &= x \\ x_2 &= \frac{dx_1}{dt} \end{aligned}$$

Substituindo no sistema original obtém-se o seguinte sistema de primeira ordem:

$$\begin{cases} m \frac{dx_2}{dt} + \kappa x_1 = 0 \\ \frac{dx_1}{dt} = x_2 \end{cases}$$

3.3.1 Classificação de sistemas de equações ordinárias de primeira ordem

Seja t a variável independente e x_i , $1 \leq i \leq n$, as variáveis dependentes.

A diferenciação em relação a t será indicada por um apóstrofo.

Qualquer sistema de equações diferenciais de primeira ordem pode ser escrito da forma geral

$$\begin{aligned} x_1' &= F_1(t, x_1, x_2, \dots, x_n) \\ x_2' &= F_2(t, x_1, x_2, \dots, x_n) \\ &\vdots \\ x_n' &= F_n(t, x_1, x_2, \dots, x_n) \end{aligned}$$

Se cada uma das funções F_1, \dots, F_n é uma função linear das variáveis dependentes x_1, \dots, x_n , então o **sistema** de equações é dito **linear**. Caso contrário, é **não-linear**.

Assim, um sistema linear de n equações é da forma

$$\begin{aligned} x_1' &= p_{11}x_1 + \dots + p_{1n}x_n + g_1(t) \\ x_2' &= p_{21}x_1 + \dots + p_{2n}x_n + g_2(t) \\ &\vdots \\ x_n' &= p_{n1}x_1 + \dots + p_{nn}x_n + g_n(t) \end{aligned}$$

Os termos p_{ij} com $1 \leq i \leq n$ e $1 \leq j \leq n$ são funções da variável t .

Se no intervalo de estudo, todas as funções $g_1(t), \dots, g_n(t)$ forem nulas, então o **sistema** é dito **homogêneo**; senão, ele é **não-homogêneo**.

Usando notação matricial, pode-se reescrever o sistema linear geral na forma $x' = Ax + b$, onde

$$x' = \begin{pmatrix} x'_1 \\ x'_2 \\ \cdot \\ \cdot \\ x'_n \end{pmatrix}, A = \begin{pmatrix} p_{11} & \cdot & p_{1n} \\ \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot \\ p_{n1} & \cdot & p_{nn} \end{pmatrix}, x = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \cdot \\ \cdot \\ x_n \end{pmatrix} \text{ e } b = \begin{pmatrix} g_1(t) \\ g_2(t) \\ \cdot \\ \cdot \\ g_n(t) \end{pmatrix}$$

Assim, quando $b = 0$, temos o sistema homogêneo $x' = Ax$.

Considere o sistema $x' = Ax$ com a matriz A sendo composta apenas por funções constantes. Relembrando algumas propriedades de sistemas lineares em geral, tem-se que se a matriz de coeficientes A for invertível ($\det A \neq 0$), então o sistema tem uma única solução.

Quando $x' = 0$ e A é invertível ($Ax = 0$) tem-se apenas a solução trivial $x = 0$. Agora se A não for invertível, ou não existe solução para o sistema, ou existe, mas não é única.

A condição $x' = 0$ é bastante interessante. Ela implica que a taxa de variação de todas as variáveis x_1, \dots, x_n do sistema é nula. Portanto resolver um sistema com essa condição significa encontrar os pontos $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ para os quais a dinâmica do sistema é invariável (ou constante). Note que porque $x' = 0$, um ponto x que satisfaça o sistema deve ser formado por funções $x_1 = \alpha_1, x_i = \alpha_i, \dots, x_n = \alpha_n$, onde as funções α_i com $1 \leq i \leq n$ são constantes.

Estes pontos são conhecidos como pontos críticos do sistema e serão fundamentais para a análise da estabilidade local tanto de sistemas lineares como de não-lineares.

3.3.2 Pontos críticos e estabilidade

Como já mencionado anteriormente, os pontos que são solução para o sistema $Ax = 0$ são chamados de pontos críticos ou ainda soluções de equilíbrio.

Um ponto crítico $x_0 = (x_1^0, \dots, x_n^0)$ é dito estável se na evolução temporal do sistema pontos suficientemente próximos de x_0 permanecem próximos a x_0 . Ou seja, se existir uma “região” (bacia de atração) em torno de x_0 tal que se $x(t)$ assume o valor de um ponto pertencente a essa região no tempo t_0 , então

$$\|x(t) - x_0\| \leq \epsilon, t > t_0 \text{ e } \epsilon > 0$$

ϵ é a distância máxima entre $x(t)$ e x_0 após o tempo t_0 .

Um ponto crítico que não é estável é dito instável.

Um ponto crítico x_0 é dito assintoticamente estável quando $x(t)$ ao “entrar” na bacia de atração de x_0 vai para x_0 quando $t \rightarrow \infty$. Isto é, com o passar do tempo, $x(t)$ tende a se estabilizar exatamente no ponto x_0 .

3.4 Sistemas de Equações Lineares de 1ª Ordem

Nesta seção, será dada ênfase no estudo de sistemas lineares de equações ordinárias de primeira ordem. Como mencionado anteriormente, sistemas de primeira ordem tem importância especial porque é possível transformar qualquer sistema de equações de ordem n em um sistema de equações de primeira ordem. Além disso, o estudo da estabilidade destes sistemas será a base para o estudo da estabilidade de sistemas não-lineares em seções posteriores.

3.4.1 Teoria Básica

A teoria geral para sistemas de $n > 1$ equações lineares de primeira ordem

$$\begin{aligned}x_1' &= p_{11}x_1 + \dots + p_{1n}x_n + g_1(t) \\x_2' &= p_{21}x_1 + \dots + p_{2n}x_n + g_2(t) \\&\vdots \\x_n' &= p_{n1}x_1 + \dots + p_{nn}x_n + g_n(t)\end{aligned}\tag{3.2}$$

é bastante parecida à teoria para uma única equação linear de segunda ordem. No entanto, como agora se trabalha com várias equações, é usada a notação matricial para facilitar a escrita:

$$x' = P(t)x + g(t).\tag{3.3}$$

Além de facilitar a escrita, a utilização de vetores e matrizes enfatiza a semelhança entre sistemas de equações e uma única equação (escalar).

Dizemos que um vetor $x = \varphi(t)$ é solução para a equação (3.3) se suas componentes satisfazem o sistema de equações (3.2).

Para resolver a equação proposta, o primeiro passo é resolver a equação homogênea

$$x' = P(t)x\tag{3.4}$$

obtida de (3.3), fazendo $g(t) = 0$.

Uma vez obtida a solução homogênea existem diversos métodos para resolver a equação não-homogênea.

Os principais fatos sobre a estrutura do sistema (3.4) estão baseados em dois teoremas:

1 - Se as funções vetoriais $x^{(1)}$ e $x^{(2)}$ são soluções do sistema (3.4), então a combinação linear $c_1x^{(1)} + c_2x^{(2)}$ também é solução quaisquer que sejam as constantes c_1 e c_2 (*Princípio da superposição*);

2 - Se as funções vetoriais $x^{(1)}, \dots, x^{(n)}$ são soluções linearmente independentes do sistema (3.4) em cada ponto do intervalo $\alpha < t < \beta$, então cada solução $x = \varphi(t)$ do sistema (3.4) pode ser expressa por uma solução geral, que é combinação linear de $x^{(1)}, \dots, x^{(n)}$ de maneira única.

$$\varphi(t) = c_1 x^{(1)}(t) + \dots + c_n x^{(n)}(t)$$

O primeiro teorema afirma que pode haver várias soluções para o sistema (3.4). Já o segundo, diz que se um conjunto de soluções linearmente independentes de tamanho n for encontrado, então todas as soluções do sistema (3.4) podem ser escritas como combinação linear deste conjunto.

Considere a seguinte matriz contendo n soluções (uma por coluna) para o sistema (3.4)

$$X(t) = \begin{pmatrix} x_{11} & \cdot & x_{1n} \\ \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot \\ x_{n1} & \cdot & x_{nn} \end{pmatrix}$$

Para dois vetores v_1 e v_2 quaisquer serem linearmente independentes é preciso que $k_1 v_1 + k_2 v_2 = 0$, somente e se k_1 e k_2 são constantes nulas.

Relembrado o conceito de independência linear e aplicando-o ao caso em discussão com notação matricial, temos

$$X(t)C = 0. \tag{3.5}$$

Podemos visualizar a equação (3.5) como um sistema linear algébrico, onde as variáveis incógnitas pertencem ao vetor C e os coeficientes das variáveis incógnitas estão representados pela matriz $X(t)$. Da teoria de sistemas algébricos, sabe-se que se o determinante de $X(t)$ é diferente de zero, então (3.5) só tem uma única solução, que é a solução trivial $C = 0$. Note que para $X(t)$ ser linearmente independente é preciso que a única maneira da equação (3.5) ser verdadeira seja através de $C = 0$. Isto implica que se $X(t)$ é linearmente independente, então o seu determinante deve ser diferente de zero para todos os pontos do intervalo considerado. O cálculo do determinante de $X(t)$ é denominado wronskiano das n soluções $x^{(1)}, \dots, x^{(n)}$ e denotado por $W[x^{(1)}, \dots, x^{(n)}]$.

$$W[x^{(1)}, \dots, x^{(n)}] = \det X(t)$$

O que o leitor deve estar pensando agora é: "será que para provar que $X(t)$ é linearmente independente deve-se calcular o seu wronskiano para todos os pontos do intervalo considerado? Isso parece ser bastante trabalhoso". Realmente, seria bastante trabalhoso. Felizmente, isto não é necessário graças ao seguinte teorema:

- Se $x^{(1)}, \dots, x^{(n)}$ são soluções da equação (3.4) no intervalo $\alpha < t < \beta$ então $W[x^{(1)}, \dots, x^{(n)}]$ ou é identicamente nulo ou nunca se anula neste intervalo.

O teorema acima diz que se para um instante pertencente ao intervalo o wronskiano é nulo, então W é nulo para todo o intervalo. Do mesmo modo, se W não é nulo, isto vale para o intervalo inteiro também. Ou seja, se $X(t)$ é linearmente dependente em um ponto do intervalo, $X(t)$ será dependente em todos. E se for linearmente independente em um ponto, o será em todos.

A demonstração deste teorema pode ser feita estabelecendo-se através de manipulações algébricas que o wronskiano de $x^{(1)}, \dots, x^{(n)}$ satisfaz a seguinte equação diferencial

$$\frac{dW}{dt} = (p_{11} + p_{22} + \dots + p_{nn})W.$$

Desta forma, W é uma função exponencial da forma

$$W = A_0 e^{(p_{11} + p_{22} + \dots + p_{nn})t}, A_0 = \text{cte.}$$

Isto implica que W só pode assumir o valor 0 se $A_0 = 0$. Neste caso, W será sempre 0, independente de t . No entanto, se W assume um valor diferente de zero em um dado instante, então A_0 é diferente de zero e portanto W nunca assumirá o valor zero.

Para maior aprofundamento sobre as provas deste teorema e dos anteriores consultar (Boyce e DiPrima, 2002).

3.4.2 Sistemas Lineares Homogêneos com Coeficientes Constantes

Neste texto, este caso particular de sistemas lineares é o mais fundamental e por isso terá atenção especial.

$$x' = Ax \tag{3.6}$$

onde A é uma matriz de constantes reais $n \times n$.

Se $n = 1$, o sistema se reduz a uma equação de primeira ordem

$$\frac{dx}{dt} = ax$$

cuja solução é $x = ce^{at}$. Observe que $x = 0$ é a única solução ou ponto de equilíbrio se $a \neq 0$. Outras soluções tendem a $x = 0$ se $a < 0$ e, nesse caso, dizemos que $x = 0$ é uma solução assintoticamente estável. Por outro lado, se $a > 0$, então $x = 0$ é instável, já que os outros pontos se distanciam deste. Para sistemas de ordem maior a situação é análoga, porém um pouco mais complicada. Soluções de equilíbrio são encontradas resolvendo $Ax = 0$. Vamos supor que $\det(A) \neq 0$, de modo que a única solução de equilíbrio é $x = 0$. Uma pergunta importante a se investigar é se outros pontos se aproximam ou afastam deste quando t aumenta; ou em outras palavras, $x = 0$ é assintoticamente estável ou instável? Existem outras situações?

O caso $n = 2$ é particularmente importante e permite visualização no plano x_1x_2 , o **plano de fase**. Calculando Ax em um grande número de pontos e fazendo o gráfico dos vetores resultantes, obtemos um campo de direções de vetores tangentes a soluções do sistema de equações diferenciais. Deste gráfico, pode-se obter um entendimento qualitativo do comportamento de soluções. Incluindo-se no gráfico algumas curvas soluções, ou trajetórias, pode-se obter informação mais precisa. Um gráfico que ilustra uma amostra representativa de trajetórias para um sistema dado é chamado **retrato de fase**.

Para encontrar a solução geral do sistema (3.6), procedemos por analogia com o tratamento de equações lineares de segunda ordem, ou seja, procuramos soluções da forma

$$x = \xi e^{rt} \tag{3.7}$$

onde o expoente r e o vetor constante $\xi = \begin{pmatrix} \xi_1 \\ \xi_2 \end{pmatrix}$ devem ser determinados. Substituindo x e sua derivada em (3.6), obtém-se

$$r\xi e^{rt} = A\xi e^{rt}.$$

Cancelando o fator escalar não-nulo e^{rt} , obtém-se $r\xi = A\xi$, ou ainda

$$(A - rI)\xi = 0 \tag{3.8}$$

onde I é a matriz identidade $n \times n$. Assim, para resolver o sistema de equações diferenciais (3.6), é necessário resolver o sistema de equações algébricas (3.8). Desconsiderando a solução nula, quais são os vetores ξ associados com valores r que satisfazem este sistema? Bom, só existe solução não-trivial para este sistema se $\det(A - rI) = 0$. Esse último problema é exatamente o de determinar os autovetores e autovalores da matriz de coeficientes A . Portanto, o vetor x da equação (3.7) é uma solução da equação (3.6) desde que r seja um autovalor e ξ seja um autovetor associado da matriz de coeficientes A .

Exemplo 1 - Autovalores Reais

Encontrar a solução geral para o sistema

$$x' = Ax, \tag{3.9}$$

onde

$$x' = \begin{pmatrix} \frac{dx_1}{dt} \\ \frac{dx_2}{dt} \end{pmatrix}, A = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 4 & 1 \end{pmatrix} \text{ e } x = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}.$$

Solução

Supondo $x = \xi e^{rt}$ e resolvendo passo a passo

$$\begin{aligned} r\xi e^{rt} &= A\xi e^{rt} \\ r\xi &= A\xi \\ A\xi - r\xi &= 0 \\ A\xi - rI\xi &= 0 \\ (A - rI)\xi &= 0 \end{aligned}$$

de onde obtemos

$$\begin{pmatrix} 1-r & 1 \\ 4 & 1-r \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi_1 \\ \xi_2 \end{pmatrix} = 0. \tag{3.10}$$

Para descobrir os autovalores e autovetores de A fazemos

$$\det \begin{pmatrix} 1-r & 1 \\ 4 & 1-r \end{pmatrix} = 0$$

$$(1-r)^2 - 4 = 0$$

$$r^2 - 2r - 3 = 0 \Rightarrow r_1 = 3 \text{ e } r_2 = -1$$

Se $r = 3$, voltando ao sistema (3.10), temos $-2\xi_1 + \xi_2 = 0$.

Logo, $\xi_2 = 2\xi_1$ e o autovetor correspondente a r_1 pode ser escolhido como

$$\xi^{(1)} = \begin{pmatrix} 1 \\ 2 \end{pmatrix}.$$

De forma análoga, correspondendo a $r_2 = -1$, encontramos que $\xi_2 = -2\xi_1$, de modo que o autovetor é

$$\xi^{(2)} = \begin{pmatrix} 1 \\ -2 \end{pmatrix}.$$

As soluções correspondentes da equação diferencial são

$$x^{(1)}(t) = \begin{pmatrix} 1 \\ 2 \end{pmatrix} e^{3t} \text{ e } x^{(2)}(t) = \begin{pmatrix} 1 \\ -2 \end{pmatrix} e^{-t}.$$

O wronskiano dessas soluções é

$$W[x^{(1)}, x^{(2)}](t) = \begin{vmatrix} e^{3t} & e^{-t} \\ 2e^{3t} & -2e^{-t} \end{vmatrix} = -4e^{2t}$$

que nunca se anula. Portanto as soluções $x^{(1)}$ e $x^{(2)}$ formam um conjunto fundamental de soluções e a solução geral do sistema (3.9) é

$$x(t) = c_1 x^{(1)}(t) + c_2 x^{(2)}(t) = c_1 \begin{pmatrix} 1 \\ 2 \end{pmatrix} e^{3t} + c_2 \begin{pmatrix} 1 \\ -2 \end{pmatrix} e^{-t}$$

onde c_1 e c_2 são constantes arbitrárias.

Exemplo 2 - Autovalores Complexos

Encontrar a solução geral para o sistema (3.11)

$$x' = Ax \tag{3.11}$$

onde:

$$x' = \begin{pmatrix} \frac{dx_1}{dt} \\ \frac{dx_2}{dt} \end{pmatrix}, A = \begin{pmatrix} -\frac{1}{2} & 1 \\ -1 & -\frac{1}{2} \end{pmatrix} \text{ e } x = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}.$$

Solução

Supondo $x = \xi e^{rt}$ e resolvendo passo a passo obtemos

$$\begin{pmatrix} -\frac{1}{2} - r & 1 \\ -1 & -\frac{1}{2} - r \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \xi_1 \\ \xi_2 \end{pmatrix} = 0. \tag{3.12}$$

Para descobrir os autovalores e autovetores de A fazemos

$$\det \begin{pmatrix} -\frac{1}{2} - r & 1 \\ -1 & -\frac{1}{2} - r \end{pmatrix} = 0$$

$$\left(-\frac{1}{2} - r\right)^2 + 1 = 0$$

$$r^2 + r + \frac{5}{4} = 0 \Rightarrow r_1 = -\frac{1}{2} + i \text{ e } r_2 = -\frac{1}{2} - i$$

Se $r = -\frac{1}{2} + i$, voltando ao sistema (3.12), obtemos duas equações equivalentes $\xi_2 = i\xi_1$ e $\xi_1 = -i\xi_2$. Multiplicando ambos os lados da igualdade da segunda expressão por i , obtemos a primeira expressão. Observando $\xi_2 = i\xi_1$, percebe-se que o autovetor associado a r_1 pode ser escolhido como

$$\xi^{(1)} = \begin{pmatrix} 1 \\ i \end{pmatrix}.$$

Procedendo da mesma forma para $r = -\frac{1}{2} - i$, obtém-se novamente duas expressões equivalentes $\xi_2 = -i\xi_1$ e $\xi_1 = i\xi_2$. Novamente, multiplicando a segunda expressão por i em ambos os lados da igualdade, obtém-se a primeira expressão. De $\xi_2 = -i\xi_1$, o autovetor associado a r_2 pode ser escolhido como

$$\xi^{(2)} = \begin{pmatrix} 1 \\ -i \end{pmatrix}.$$

Logo, as soluções encontradas são

$$x^{(1)}(t) = \begin{pmatrix} 1 \\ i \end{pmatrix} e^{(-\frac{1}{2}+i)t} \text{ e } x^{(2)}(t) = \begin{pmatrix} 1 \\ -i \end{pmatrix} e^{(-\frac{1}{2}-i)t}.$$

Calculando o wronskiano de $x^{(1)}$ e $x^{(2)}$

$$W[x^{(1)}, x^{(2)}](t) = \begin{vmatrix} e^{(-\frac{1}{2}+i)t} & e^{(-\frac{1}{2}-i)t} \\ ie^{(-\frac{1}{2}+i)t} & -ie^{(-\frac{1}{2}-i)t} \end{vmatrix} = -2i$$

temos como resultado que ele jamais será zero, independente do valor de t . Repare que sempre que os autovalores e autovetores aparecerem em pares conjugados, este resultado se repetirá.

Portanto, $x^{(1)}$ e $x^{(2)}$ formam um conjunto fundamental de soluções para o sistema (3.11). No entanto, para obter um conjunto de soluções reais, precisamos encontrar a parte real e imaginária de $x^{(1)}$ ou $x^{(2)}$. Assim

$$x^{(1)}(t) = \begin{pmatrix} 1 \\ i \end{pmatrix} e^{(-\frac{1}{2}+i)t} = \begin{pmatrix} 1 \\ i \end{pmatrix} e^{-\frac{t}{2}} [\cos(t) + i\text{sen}(t)]$$

e finalmente

$$x^{(1)}(t) = \begin{pmatrix} e^{-\frac{t}{2}} \cos(t) \\ -e^{-\frac{t}{2}} \text{sen}(t) \end{pmatrix} + i \begin{pmatrix} e^{-\frac{t}{2}} \text{sen}(t) \\ e^{-\frac{t}{2}} \cos(t) \end{pmatrix}$$

Portanto,

$$u(t) = e^{-\frac{t}{2}} \begin{pmatrix} \cos(t) \\ -\text{sen}(t) \end{pmatrix} \text{ e } v(t) = e^{-\frac{t}{2}} \begin{pmatrix} \text{sen}(t) \\ \cos(t) \end{pmatrix}$$

é um conjunto de soluções reais. Para verificar que $u(t)$ e $v(t)$ são linearmente independentes, calcularemos o wronskiano

$$W[u(t), v(t)](t) = \begin{vmatrix} e^{-\frac{t}{2}} \cos(t) & e^{-\frac{t}{2}} \text{sen}(t) \\ -e^{-\frac{t}{2}} \text{sen}(t) & e^{-\frac{t}{2}} \cos(t) \end{vmatrix} = e^{-t}$$

que nunca se anula. Dessa forma, $u(t)$ e $v(t)$ formam um conjunto fundamental de soluções reais do sistema (3.11).

3.5 Estabilidade em Sistemas Lineares

O estudo da estabilidade de sistemas lineares fornece a base para a análise analítica de sistemas não-lineares. Nesta seção serão apresentados os critérios de classificação da estabilidade de um sistema linear com base nos seus autovalores e autovetores.

3.5.1 Classificando a estabilidade de pontos críticos

Da Seção 3.4.2, podemos notar que as soluções de um sistema linear homogêneo com coeficientes constantes dependem basicamente dos autovalores e autovetores da matriz de coeficientes. Sendo assim, é natural que possamos descrever o comportamento dessas soluções, isto é, as suas curvas solução ou trajetórias, com base nos autovalores e autovetores da matriz de coeficientes.

A seguir é apresentado um resumo das situações possíveis, indicando o tipo de ponto crítico e de estabilidade observada em cada situação de um sistema de segunda ordem.

Tabela 3.1: Propriedades da estabilidade de sistemas lineares $\mathbf{x}' = \mathbf{A}\mathbf{x}$ com $\det(\mathbf{A} - r\mathbf{I}) = 0$ e $\det \mathbf{A} \neq 0$.

Autovalores	Tipo de Ponto Crítico	Estabilidade
$r_1 > r_2 > 0$	Nó	Instável
$r_1 < r_2 < 0$	Nó	Assintoticamente estável
$r_2 < 0 < r_1$	Ponto de sela	Instável
$r_1 = r_2 > 0$	Nó próprio ou impróprio	Instável
$r_1 = r_2 < 0$	Nó próprio ou impróprio	Assintoticamente estável
$r_1, r_2 = \lambda \pm i\mu$	Ponto espiral	
$\lambda > 0$		Instável
$\lambda < 0$		Assintoticamente estável
$r_1 = i\mu, r_2 = -i\mu$	Centro	Estável

Observe que a condição $\det A \neq 0$ significa que o único ponto crítico do sistema deve ser o vetor $x = 0$.

É útil notar também que para uma situação de estabilidade assintótica se configure é preciso que as partes reais dos autovalores existam e sejam negativas. Para que ocorra instabilidade, basta que a parte real de um dos autovetores seja positiva. Quando os dois autovalores são imaginários puros, ocorre estabilidade, porém não assintótica.

3.5.2 Ilustração dos tipos de trajetória

Sejam x_1 e x_2 , as soluções de um sistema linear. Considerando a estabilidade em torno do ponto crítico $(0, 0)$, alguns dos tipos de trajetórias possíveis no plano de fases são ilustradas nas figuras 3.1 e 3.2.

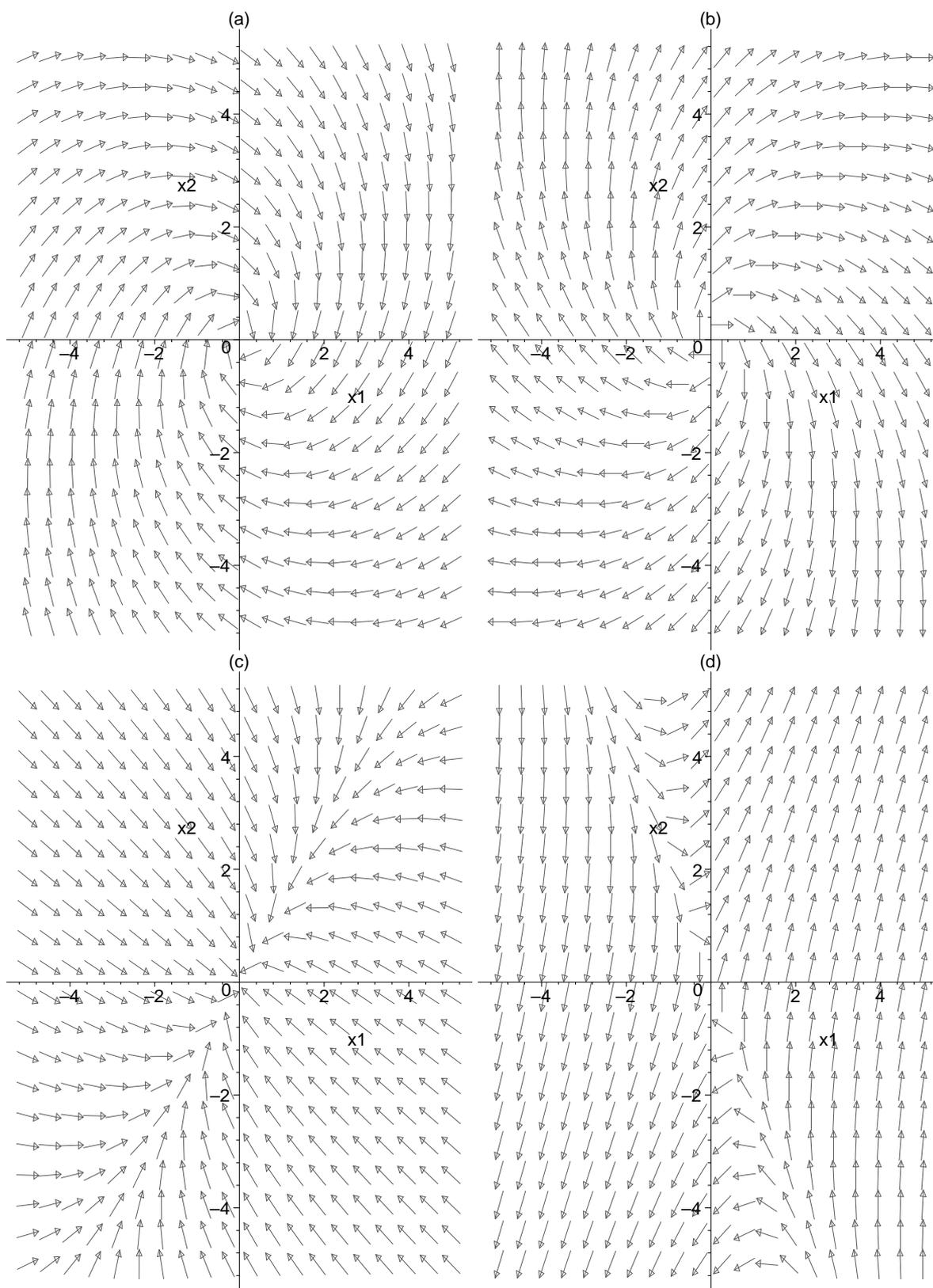


Figura 3.1: Ilustração de trajetórias. (a) Ponto espiral assintoticamente estável. (b) Ponto espiral instável. (c) Nó assintoticamente estável. (d) Nó instável.

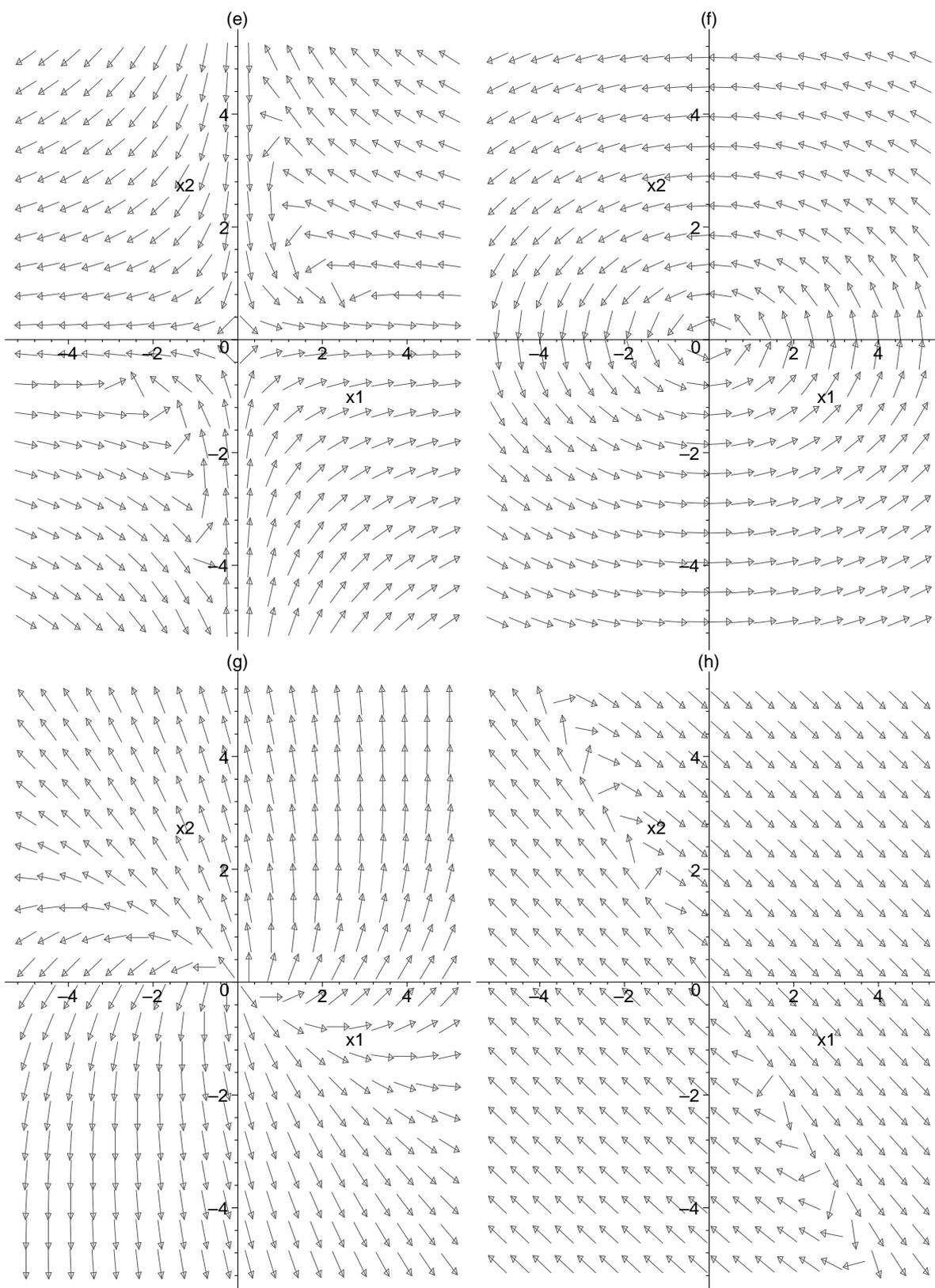


Figura 3.2: Ilustração de trajetórias. (e) Ponto de Sela. (f) Centro. (g) Nó impróprio instável. (h) Nó próprio instável.

3.6 Estabilidade Local em Sistemas Não-lineares

Nesta seção serão apresentados conceitos que tornam possível analisar tanto a estabilidade local como a estabilidade global de um sistema presa-predador sem ter que o solucionar de fato.

3.6.1 Perturbando Sistemas Lineares

Quando foi abordada na Seção 3.5 a estabilidade de sistemas lineares não-homogêneos com coeficientes constantes e ponto crítico único $x = 0$,

$$x' = Ax \tag{3.13}$$

ficou claro que os autovalores da matriz de coeficientes A determinavam o tipo do ponto crítico e as suas características de estabilidade. Quando um sistema desses aparece em um problema aplicado, os coeficientes resultam em geral de medidas de determinadas grandezas físicas. Tais medidas estão sujeitas muitas vezes a pequenos erros, de modo que é interessante investigar se pequenas mudanças (perturbações) nos coeficientes podem afetar a estabilidade ou instabilidade de um ponto crítico e/ou alterar de maneira significativa as suas trajetórias.

É possível mostrar que *pequenas* perturbações nos coeficientes implicam *pequenas* perturbações nos autovalores. A situação mais sensível ocorre quando os autovalores r_1 e r_2 são imaginários puros, ou seja, $r_1 = i\mu$ e $r_2 = -i\mu$, isto é, quando o ponto crítico é um centro e as trajetórias são curvas fechadas em volta dele. Se é feita uma ligeira mudança em A , então os autovalores provavelmente serão afetados de maneira que seus novos valores sejam $r'_1 = \lambda + i\mu'$ e $r'_2 = \lambda - i\mu'$, onde λ é pequeno em valor absoluto e $\mu' \approx \mu$. Se $\lambda \neq 0$, então as trajetórias que antes eram curvas fechadas e estáveis passam a ser espirais e assintoticamente estáveis ($\lambda < 0$) ou instáveis ($\lambda > 0$) conforme a Tabela 3.1. Assim, no caso de um centro, pequenas perturbações nos coeficientes podem tornar um sistema estável em um instável, e muitas vezes, pode-se esperar um padrão completamente diferente de trajetórias no espaço de fase.

Um outro caso, ligeiramente menos sensível acontece se os autovalores r_1 e r_2 são iguais. Neste caso, o ponto crítico é um nó. Normalmente, pequenas separações fazem com que raízes iguais se separem (bifurquem). Se as raízes separadas são reais, então o ponto crítico do sistema perturbado continua sendo um nó. No entanto, se as raízes separadas forem complexas conjugadas, então o ponto crítico torna-se um ponto espiral. Como o sinal da parte real dos autovalores do sistema perturbado se mantém igual ao do sistema original para pequenas perturbações, a estabilidade do sistema original não é afetada neste caso, porém as trajetórias podem se tornar bastante diferentes.

Em todos os outros casos, perturbações suficientemente pequenas dos coeficientes não alteram a estabilidade ou instabilidade do sistema e o tipo de ponto crítico.

3.6.2 Sistemas Quase Lineares

Considere agora um sistema bidimensional autônomo não-linear

$$x' = f(x) \tag{3.14}$$

O objetivo principal é investigar o comportamento das trajetórias do sistema 3.14 nas vizinhanças de um ponto crítico x^0 . Vamos tentar fazer isso aproximando o sistema 3.14 por um sistema linear apropriado, cujas trajetórias sejam fáceis de descrever. A pergunta crucial é se as trajetórias do sistema linear são boas aproximações do não-linear. Também é preciso saber como encontrar o sistema linear apropriado.

É conveniente também escolher o ponto crítico como sendo a origem. Isso não envolve perda de generalidade, já que, se $x^0 \neq 0$, sempre pode-se fazer a substituição $u = x - x^0$ na equação 3.14. Então u satisfaz um sistema autônomo com um ponto crítico na origem.

Vamos considerar, primeiro, o que significa para o sistema não-linear 3.14 estar "próximo" ao sistema linear 3.13. Suponha, então, que

$$x' = Ax + g(x) \quad (3.15)$$

e que $\mathbf{x} = \mathbf{0}$ é um ponto crítico **isolado** do sistema 3.15. Isso significa que existe algum círculo em torno da origem no interior do qual não existem outros pontos críticos. Além disso, vamos supor que $\det A \neq 0$, de modo que $\mathbf{x} = \mathbf{0}$ também é um ponto crítico isolado do sistema linear $x' = Ax$. Para que o sistema não-linear 3.15 seja próximo ao sistema linear $x' = Ax$, é preciso que $g(x)$ seja pequeno em relação a x quando $x \rightarrow 0$. Ou seja,

$$\frac{\|g(x)\|}{\|x\|} \rightarrow 0, \quad (3.16)$$

quando $x \rightarrow 0$.

Um sistema que satisfaz esta condição é denominado **quase linear** na vizinhança do ponto crítico $\mathbf{x}=\mathbf{0}$.

Voltando ao sistema não-linear geral 3.14, que em forma escalar fica

$$x' = \frac{dx}{dt} = F(x, y), \quad y' = \frac{dy}{dt} = G(x, y) \quad (3.17)$$

pode ser mostrado usando a expansão de Taylor que ele será quase linear em uma vizinhança de um ponto (x_0, y_0) sempre que as funções F e G tiverem derivadas parciais contínuas até segunda a ordem. Expandindo 3.17 temos

$$\begin{aligned} F(x, y) &= F(x_0, y_0) + F_x(x_0, y_0)(x - x_0) + F_y(x_0, y_0)(y - y_0) + \eta_1(x, y), \\ G(x, y) &= G(x_0, y_0) + G_x(x_0, y_0)(x - x_0) + G_y(x_0, y_0)(y - y_0) + \eta_2(x, y) \end{aligned}$$

onde η_1 e η_2 são os termos de segunda ordem e $\eta_1(x, y)/[(x - x_0)^2 + (y - y_0)^2]^{1/2} \rightarrow 0$ quando $(x, y) \rightarrow (x_0, y_0)$, e analogamente para $\eta_2(x, y)$. Note que $F(x_0, y_0) = G(x_0, y_0) = 0$ e que $dx/dt = d(x - x_0)/dt$ e $dy/dt = d(y - y_0)/dt$. Então, o sistema 3.17 pode ser reescrito como

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x - x_0 \\ y - y_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_x(x_0, y_0) & F_y(x_0, y_0) \\ G_x(x_0, y_0) & G_y(x_0, y_0) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x - x_0 \\ y - y_0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \eta_1(x, y) \\ \eta_2(x, y) \end{pmatrix} \quad (3.18)$$

ou ainda, em notação vetorial

$$\frac{d\mathbf{u}}{dt} = \frac{d\mathbf{f}}{d\mathbf{x}}(\mathbf{x}^0)\mathbf{u} + \boldsymbol{\eta}(\mathbf{x}) \quad (3.19)$$

onde $u = (x - x_0, y - y_0)^T$ e $\eta = (\eta_1, \eta_2)^T$.

Esse resultado tem duas consequências. A primeira é a que, se as funções F e G forem duas vezes diferenciáveis, então o sistema 3.17 é quase linear e não é necessário usar a prova do limite. A segunda é que o sistema linear que aproxima o não-linear nas vizinhanças de (x_0, y_0) é dado pela parte linear das equações 3.18 e 3.19, a saber

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_x(x_0, y_0) & F_y(x_0, y_0) \\ G_x(x_0, y_0) & G_y(x_0, y_0) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix} \quad (3.20)$$

onde $u_1 = x - x_0$ e $u_2 = y - y_0$. A equação 3.20 fornece um método simples e geral para se encontrar o sistema linear correspondente a um sistema quase linear na vizinhança de um ponto crítico.

3.6.3 Classificação de Pontos Críticos e Estabilidade de Sistemas Quase Lineares

Em sistemas quase lineares, como o termo não-linear é pequeno comparado com o termo linear quando x tende ao ponto crítico, é razoável esperar que as trajetórias do sistema linear correspondente sejam boas aproximações para as trajetórias do sistema quase linear, ao menos em uma vizinhança do ponto crítico. Isso ocorre na maioria dos casos, mas não em todos. A relação entre os autovalores e autovetores da matriz de coeficientes do sistema linear correspondente e o tipo de ponto crítico e estabilidade do sistema quase linear é dada na seguinte tabela

Tabela 3.2: Propriedades da estabilidade de sistemas **quase lineares**

Autovalores	Tipo de Ponto Crítico	Estabilidade
$r_1 > r_2 > 0$	Nó	Instável
$r_1 < r_2 < 0$	Nó	Assintoticamente estável
$r_2 < 0 < r_1$	Ponto de sela	Instável
$r_1 = r_2 > 0$	Nó ou Ponto Espiral	Instável
$r_1 = r_2 < 0$	Nó ou Ponto Espiral	Assintoticamente estável
$r_1, r_2 = \lambda \pm i\mu$	Ponto espiral	
$\lambda > 0$		Instável
$\lambda < 0$		Assintoticamente estável
$r_1 = i\mu, r_2 = -i\mu$	Centro ou Ponto espiral	Indeterminado

Repare que a tabela acima é bastante parecida com a Tabela 3.1. As duas diferem em apenas dois casos, quando os autovalores são reais e iguais e quando os autovalores são imaginários puros. Repare também, que as características da Tabela 3.2 são idênticas às de um sistema linear ligeiramente perturbado, conforme discutido na Seção 3.6.1. Isto não é uma coincidência. O termo não-linear de um sistema quase linear, em uma vizinhança próxima a um ponto crítico, pode ser entendido como uma pequena perturbação ao sistema linear correspondente. Logo, é bastante razoável esperar que o comportamento do sistema quase linear nas proximidades dos seus pontos críticos seja igual ao dos sistemas lineares correspondentes ligeiramente perturbados.

O fato mais importante a ser considerado aqui é que, exceto nos dois casos mais sensíveis a perturbações, *em todos os outros casos* o termo não-linear não altera o tipo ou estabilidade do ponto crítico. Assim, na maioria dos casos, o tipo e a estabilidade de um sistema não-linear (quase linear) podem ser determinados pelo estudo de um sistema linear bem mais simples.

Como este tipo de análise só é válido para regiões "próximas" dos pontos críticos, as trajetórias do sistema quase linear podem ser bastante diferentes das trajetórias do sistema linear correspondente em regiões "mais distantes". No entanto, estudar as trajetórias do sistema sabendo como se comportam todos ou grande parte dos seus pontos críticos é de grande ajuda para a construção do retrato de fase do sistema.

Capítulo 4

Sistemas Presa-Predador

Nesta seção será apresentado o modelo Lotka-Volterra, talvez o mais antigo dos modelos presa-predador. Apesar de sua simplicidade, apresenta características interessantes e pode ser utilizado para introduzir as idéias básicas da modelagem de ecossistemas.

4.1 As equações de Lotka-Volterra

O biofísico Alfred James Lotka (1880-1949) e o matemático Vito Volterra (1860-1940) de forma independente propuseram um mesmo modelo, então denominado Lotka-Volterra, para explicar as interações entre populações de presas e predadores.

As equações de Lotka-Volterra retratam um sistema presa-predador de duas espécies onde uma espécie, o predador, determina a abundância da outra, a presa.

Como exemplo, podemos citar a interação entre raposas e coelhos, joaninhas e pulgões, tubarões e peixes, lincos e lebres, e etc.

Devido à interação entre as espécies, basicamente podem ocorrer três situações:

1. coexistência de presas e predadores;
2. presas são extintas e em consequência predadores também;
3. apenas predadores são extintos.

É importante lembrar que um modelo que contempla a interação de apenas duas espécies não é capaz de descrever completamente as relações que existem em um ecossistema. No entanto o entendimento de modelos mais simples é o passo inicial para a compreensão de outros mais complicados.

4.1.1 Apresentação do modelo

A seguir será apresentado de fato o modelo Lotka-Volterra.

Denotam-se por $u = u(t)$ e $v = v(t)$ as populações, respectivamente, da presa e do predador em um instante de tempo t . Para modelar a interação entre as duas espécies são assumidas as seguintes hipóteses:

1. Na ausência do predador, a população da presa aumenta a uma taxa proporcional à população atual. Dessa forma, se $v = 0$, $\frac{du}{dt} = au$, $a > 0$. Onde a é a taxa de crescimento da população de presas.

2. Na ausência de presas, a população do predador se extingue à uma taxa proporcional à sua população atual. Assim, se $u = 0$, $\frac{dv}{dt} = -\mu v$, $\mu > 0$. Onde μ é a taxa de morte dos predadores.
3. O número de encontros entre presas e predadores é diretamente proporcional ao produto das duas populações. Cada um desses encontros tende a inibir o crescimento da população de presas e a aumentar o da população de predadores.

Dessa forma, a população de presas sofre uma redução de $-\alpha uv$ e a população de predadores é aumentada de γuv , onde α e γ são constantes positivas e correspondem, respectivamente, às taxas de predação e de conversão da caça em novos predadores.

Em consequência dessas hipóteses, tem-se o seguinte sistema de equações diferenciais:

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = au - \alpha uv = u(a - \alpha v) \\ \frac{dv}{dt} = \gamma uv - \mu v = v(\gamma u - \mu) \end{cases}$$

Note que as equações Lotka-Volterra formam um sistema não-linear.

Construído o modelo, a próxima etapa é extrair informações dele. Uma maneira óbvia de fazê-lo seria resolver as equações diferenciais encontrando $u(t)$ e $v(t)$, através de uma solução numérica, por exemplo. Entretanto, é possível conseguir informação sobre o comportamento das soluções de forma analítica sem necessariamente resolver as equações, o que constitui uma boa abordagem inicial para o problema, pois não existe uma abordagem única e sistematizada para resolver equações não-lineares (diferentemente de equações lineares).

A seguir, será estudado um caso das equações Lotka-Volterra, utilizando as técnicas apresentadas na Seção (3.6).

4.1.2 Exemplo

Neste exemplo, será realizado um estudo sobre os tipos de ponto crítico e a estabilidade destes para a seguinte instância de modelo Lotka-Volterra

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u - 0.5uv = u(1 - 0.5v) \\ \frac{dv}{dt} = 0.25uv - 0.75v = v(0.25u - 0.75) \end{cases} \quad (4.1)$$

onde $u(t)$ e $v(t)$ representam, respectivamente, as populações de presas e predadores.

O primeiro passo é identificar os pontos críticos deste sistema. Para isso, fazemos

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u(1 - 0.5v) = 0 \\ \frac{dv}{dt} = v(0.25u - 0.75) = 0 \end{cases}$$

Além de $p^0 = (0, 0)$, temos $p^1 = (3, 2)$. A seguir, vamos examinar o comportamento local das soluções próximas a cada ponto crítico. Para que isso seja possível é preciso que o sistema (4.10) seja quase linear, ou seja, tenha derivadas parciais contínuas até segunda ordem. Como as funções $F(u, v) = u(1 - 0.5v)$ e $G(u, v) = v(0.25u - 0.75)$ são tão diferenciáveis quanto necessário, o sistema 4.1 é quase linear. Sendo assim, o próximo passo é encontrar o sistema linear correspondente

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} F_u(u_0, v_0) & F_v(u_0, v_0) \\ G_u(u_0, v_0) & G_v(u_0, v_0) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} \quad (4.2)$$

onde $x_1 = u - u_0$ e $x_2 = v - v_0$.

Para o ponto crítico $p^0 = (u_0, v_0) = (0, 0)$, temos

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -0.75 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}. \quad (4.3)$$

Os autovalores e autovetores da equação 4.3 são

$$r_1 = 1 \quad \xi^{(1)} = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix}$$

$$r_2 = -0.75 \quad \xi^{(2)} = \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix}$$

de modo que a solução geral é

$$\begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = c_1 \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} e^t + c_2 \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \end{pmatrix} e^{-0.75t}$$

Assim, o ponto $(0,0)$ é um ponto de sela tanto para o sistema linear (4.3) como para o não-linear (4.1), e, portanto, instável. Quando "próximas" de $(0,0)$, um par de trajetórias entra na origem ao longo do eixo dos predadores v . Todas as outras trajetórias se afastam quando próximas ao ponto $(0,0)$.

Para o ponto crítico $p^1 = (3, 2)$, temos

$$\frac{d}{dt} \begin{pmatrix} u - 3 \\ v - 2 \end{pmatrix} = \frac{d}{dt} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -1.5 \\ 0.5 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}. \quad (4.4)$$

Os autovalores e autovetores neste caso são

$$r_1 = \frac{\sqrt{3}i}{2} \quad \xi^{(1)} = \begin{pmatrix} 1 \\ -i/\sqrt{3} \end{pmatrix}$$

$$r_2 = \frac{-\sqrt{3}i}{2} \quad \xi^{(2)} = \begin{pmatrix} 1 \\ i/\sqrt{3} \end{pmatrix}.$$

Como os autovalores são imaginários puros, o ponto crítico $(3, 2)$ é um centro. Neste caso, o comportamento do sistema linear pode ou não ser o mesmo do sistema não-linear, de modo que a natureza do ponto $(3, 2)$ não pode ser determinada para o sistema não-linear apenas com a informação dos autovalores. Quando isto acontece, um bom artifício para entender o comportamento do sistema próximo ao ponto crítico é o uso de campos de direções.

Aplicando uma solução numérica para obter o campo de direções de 4.1, obtemos a Figura 4.1. Podemos observar que em torno do ponto crítico $(3, 2)$, as trajetórias são elípticas. Observe também que o campo de direções comprova as conclusões obtidas analiticamente sobre o ponto crítico $(0,0)$.

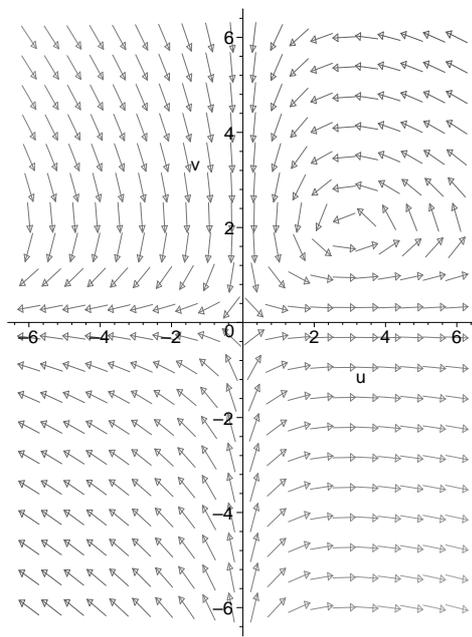


Figura 4.1: Campo de Direções do sistema 4.1.

Capítulo 5

Um Sistema Presa-Predador com Difusão

Todo o estudo ao longo das seções anteriores sobre sistemas presa-predador levou em conta equações nas quais a interação entre as espécies era considerada como acontecendo em uma mesma região ou sítio do espaço. Este tipo de modelo, dito sem estrutura espacial, trata a população de toda uma região, que sabe-se ser extensa espacialmente, como uma entidade única, desprezando as variações locais das populações. Isto seria equivalente a supor que as populações se distribuem homoganeamente no espaço. Assim, já que na natureza observa-se a ocorrência de populações distribuídas heterogeneamente nos seus habitats, estes modelos deixam de lado duas questões importantes:

1. qual a influência desta heterogeneidade sobre a dinâmica das populações?
2. mesmo em habitats fisicamente homogêneos, observa-se o surgimento de heterogeneidades. Como podemos explicar isso? Ou seja, quais os mecanismos responsáveis pelo aparecimento espontâneo da heterogeneidade? Este é o famoso problema da "formação de padrões".

Neste trabalho, estamos especialmente interessados no segundo item. A formação de padrões é um fenômeno observado em diversas áreas da ciência, como na fisiologia, embriologia, química de superfícies, dinâmica de fluidos e etc. Em ecologia teórica não é diferente.

Com a finalidade de estudar estas questões, nesta seção, será discutido e apresentado um modelo presa-predador unidimensional e fisicamente homogêneo com mais de um sítio.

5.1 Considerações iniciais

Suponha que se deseja modelar a dinâmica de um sistema presa-predador de um determinado ambiente, sendo que é importante conhecer, além da dinâmica temporal, a dinâmica espacial das populações também.

Uma maneira de abordar este problema seria dividir o ambiente em diversos sítios e adotar modelos locais para cada sítio. Quanto maior o número de sítios usados, maior seria a precisão do modelo. Para alcançar a precisão máxima (número infinito de sítios), teríamos que supor o tamanho de cada sítio como sendo um infinitesimal de espaço e, por consequência, o modelo resultante seria de natureza contínua em relação ao espaço. Analogamente, para se obter uma precisão máxima quanto aos eventos temporais do sistema, teríamos que supor a diferença de tempo entre dois eventos consecutivos como infinitesimal. Isso faz com que o modelo seja de natureza essencialmente contínua.

Cada modelo local, agora infinitesimal, encapsularia as características particulares do sítio infinitesimal modelado, levando em conta as migrações de indivíduos entre o sítio e seus vizinhos. A relação de vizinhança poderia se dar de várias maneiras, dependendo da dimensão espacial do ambiente. Se este pudesse ser considerado unidimensional e homogêneo do ponto de vista inorgânico, grande parte da dificuldade de modelagem diminuiria, visto que as relações de vizinhança seriam as mais simples possíveis e, ao mesmo tempo, um mesmo modelo local poderia ser usado para todos os sítios.

Uma questão importante é: como ocorre a migração dos indivíduos? A resposta para essa pergunta, segundo Krebs (1972), é que o movimento das espécies ocorre basicamente de modo aleatório em torno de um ou mais focos de origem e depende dos mecanismos de dispersão próprios da espécie. Trabalhos experimentais mostram que em geral as espécies possuem bons mecanismos de dispersão, permitindo que áreas isoladas e completamente não habitadas sejam alcançadas e povoadas em tempos relativamente curtos (Krebs, 1972). Contudo, a dispersão não ocorre apenas de maneira aleatória. Em um ambiente heterogêneo, diferenças de umidade, temperatura e radiação solar entre os sítios, por exemplo, podem tornar, em um dado instante, um sítio mais atrativo do que os seus vizinhos para uma espécie, afetando o padrão aleatório de dispersão. Se o ambiente puder ser considerado homogêneo, novamente a questão é enormemente simplificada e podemos considerar a dispersão como um fenômeno de difusão (movimento aleatório) de indivíduos.

Tendo em vista estudar o problema de formação de padrões e mais uma vez admitindo que investigar primeiro as instâncias mais básicas de um problema difícil é bastante útil e, muitas vezes, estritamente necessário para a sua compreensão, neste trabalho optou-se pela modelagem de um ambiente espacialmente unidimensional e homogêneo do ponto de vista inorgânico.

5.2 Modelo Contínuo

Considere o seguinte modelo espacialmente não-estruturado

$$\begin{aligned}\frac{du}{dt} &= au \left(1 - \frac{u}{u_1}\right) - \gamma \left(\frac{u}{u+H}\right) v \\ \frac{dv}{dt} &= \frac{\kappa\gamma}{a} \left(\frac{u}{u+H}\right) v - \mu v\end{aligned}\tag{5.1}$$

onde:

t - tempo,

u - presas, v - predadores,

a - taxa máxima de crescimento da população de presas,

u_1 - capacidade suporte de presas,

γ - taxa de predação,

H - número de meia saturação de presas.

Este modelo representa um sistema presa-predador um pouco mais rico e realista que o Lotka-Volterra (4.1.1). Diferente das equações Lotka-Volterra, o seu termo de crescimento de presas é logístico e não exponencial. Isto significa que existe uma população máxima de presas que o sítio pode comportar. Além disso, a interação entre presas e predadores se dá

por um termo de resposta funcional do tipo *Holling-II*, o que significa que quando o número de presas cresce para um valor superior ao de meio saturação H , o número de presas mortas por cada predador pára de crescer tendendo a um valor constante.

Note que o modelo (5.1) não contempla a migração de indivíduos. Para acrescentar isto à modelagem, será considerado que o movimento dos indivíduos ocorre de forma aleatória, o que corresponde a considerar que as densidades populacionais obedecem a equações de difusão. A rapidez com que a difusão ocorre está relacionada à difusividade, ou constante de difusão (D), que pode ser diferente para espécies diferentes. Devido às condições assumidas, o modelo (5.1) pode ser expandido para o seguinte modelo

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + au \left(1 - \frac{u}{u_1}\right) - \gamma \left(\frac{u}{u+H}\right) v \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= D_2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \frac{\kappa\gamma}{a} \left(\frac{u}{u+H}\right) v - \mu v\end{aligned}\quad (5.2)$$

O modelo acima foi estudado em Petrovskii (1999) e apresentado como um modelo mínimo para a formação de padrões em um sistema presa-predador de duas espécies. Como, em sistemas de duas espécies, é difícil o aparecimento de padrões irregulares, o modelo 5.2 foi escolhido para ser a base deste trabalho.

O sistema (5.2) representa a dinâmica entre presas e predadores em um sítio x no tempo t com movimento aleatório (difusão) de indivíduos entre os sítios. Note que o modelo base é um sistema contínuo não-linear de equações diferenciais **parciais**. Agora, as equações u e v são funções de x e t . O fato das equações serem derivadas parciais, dificulta tanto a resolução do sistema quanto a sua análise. Além disso, implica que devem ser especificadas condições de contorno para o sistema, além das condições iniciais.

5.3 Modelo Baseado em Indivíduos

Antecipando que em um próximo passo deste projeto gostaríamos de estudar se aspectos particulares dos indivíduos são alterados e, ao mesmo tempo, alteram a dinâmica do sistema, o modelo contínuo, além das dificuldades de solução e análise, possui uma grande inconveniência no que se refere à introdução destes aspectos. Para ser mais específico, a inconveniência pode ser expressa na seguinte pergunta: como guardar informações particulares de cada indivíduo em um modelo contínuo? O que as respostas para esta pergunta têm em comum é o aumento da complexidade do modelo e a perda de precisão nas estimativas. Um modelo discreto tradicional teria os mesmos problemas. Uma maneira de resolver esta questão é discretizar o modelo original e, a partir do modelo discreto, construir um modelo baseado em indivíduos (**MBI**).

A discretização do modelo (5.2), sem levar em conta o processo de difusão, resulta no seguinte modelo discreto

$$\begin{aligned}u_{t+1} &= u_t + \left[au_t \left(1 - \frac{u_t}{u_1}\right) \right] h - \left[\gamma \left(\frac{u_t}{u_t+H}\right) v_t \right] h \\ v_{t+1} &= v_t + \left[\frac{\kappa\gamma}{a} \left(\frac{u_t}{u_t+H}\right) v_t \right] h - [\mu v_t] h\end{aligned}\quad (5.3)$$

onde:

t - índice discreto de tempo; h - tamanho do intervalo de tempo.

O tempo agora é discreto e representado indiretamente pelo subscrito das variáveis u e v . O valor do subscrito destas variáveis indica quantos intervalos de tempo, h , se passaram desde o início da evolução temporal do sistema. Similarmente à discussão da Seção (5.1) sobre intervalos de tempo infinitesimais, quanto menor o valor de h , melhor será a aproximação do sistema discreto em relação ao contínuo sem difusão.

Se conhecemos o valor da população de presas e predadores em um dado instante, basta substituímos estes valores por u_t e v_t , respectivamente, para encontrar o valor das populações no instante seguinte, $t + 1$. O modelo discreto nos ensina basicamente como encontrar os valores das populações em um instante posterior, sendo que conhecemos os valores atuais. O tempo real entre os instantes pode ser medido multiplicando-se o número de turnos t por h_t .

O modelo discreto (5.3) abstrai basicamente dois aspectos que ocorrem com as populações de presas e predadores: crescimento populacional e morte. Vamos supor, para fins didáticos, que o modelo (5.3) contempla também a difusão de indivíduos. Desta forma, um indivíduo qualquer pertencente a este sistema está sujeito a três eventos: migração, reprodução e morte. Como sabemos então, se em um determinado instante, um **indivíduo** irá reproduzir? Morrer? Ou ainda, mover? O modelo discreto, como o contínuo, só pode dizer quantos indivíduos nascerão e quantos morrerão em um instante e sítio, o que não responde às perguntas levantadas. A verdade, como em uma situação real, é que não se sabe exatamente. No entanto, usando as informações que temos sobre o sítio e com base no modelo pré-estabelecido para ele, podemos estimar a probabilidade de ocorrência destes eventos. Sabendo a probabilidade com a qual ocorre o evento, um bom critério para decidir se ele de fato ocorrerá é comparar a sua probabilidade com um número aleatório "sorteado" entre zero e um. Se o número sorteado for menor que a probabilidade do evento, então este ocorre. Caso contrário, não ocorre.

Neste momento, já parece haver um entendimento básico de como poderia se construir um modelo discreto baseado em indivíduos (ou agentes). A partir de uma população inicial, fazendo testes de reprodução, morte ou migração para cada indivíduo podemos obter a configuração da população no próximo instante de tempo (ou turno). Repetindo este processo sucessivamente obtemos a dinâmica populacional. Observe que o processo para obtenção da dinâmica das populações é em si uma simulação composta por instruções bem definidas. Note também que devido à discussão no parágrafo anterior, o modelo em discussão é de natureza estocástica e não determinística.

Com base nas idéias discutidas anteriormente, e tomando algumas medidas para evitar distorções temporais na simulação, obtemos o seguinte algoritmo de simulação:

Algoritmo 5.3.1 Algoritmo Discreto Estocástico Geral de Simulação

Enquanto $numero_iteracoes \leq MAXIMO_ITERACOES$

Atualiza as populações iniciais do turno;

Atualiza as probabilidades de reprodução e morte em cada sítio;

Para cada “indivíduo” i

Se $aleatorio() \leq P_{reproduzir}(i)$

$i \rightarrow reproduz();$

fim Se

Se $aleatorio() \leq P_{morrer}(i)$

$i \rightarrow morre();$

Senão Se $aleatorio() \leq P_{mover}(i)$

$i \rightarrow move();$

fim Se

fim Para

$numero_iteracoes = numero_iteracoes + 1;$

fim Enquanto

Para que seja possível a construção de um programa para executar o algoritmo (5.3.1), ainda falta determinar como serão calculadas as probabilidades de morrer, reproduzir e mover dos indivíduos. Isso será feito usando como base os modelos contínuo (5.2) e discreto (5.3). Abaixo, é reescrito o modelo (5.3)

$$\begin{aligned}u_{t+1} &= u_t + \left[au_t \left(1 - \frac{u_t}{u_1} \right) \right] h - \left[\gamma \left(\frac{u_t}{u_t + H} \right) v_t \right] h \\v_{t+1} &= v_t + \left[\frac{\kappa\gamma}{a} \left(\frac{u_t}{u_t + H} \right) v_t \right] h - [\mu v_t] h\end{aligned}$$

A primeira equação do sistema se refere à população de presas. Considerando $h = 1$, pode-se reescrever os termos desta equação que se referem ao crescimento e morte de presas da seguinte forma:

$$u_t \left[a \left(1 - \frac{u_t}{u_1} \right) \right] - \text{Crescimento populacional} \quad (5.4)$$

$$u_t \left[\gamma \left(\frac{v_t}{u_t + H} \right) \right] - \text{Morte} \quad (5.5)$$

De (5.4), temos que cada presa contribui para o surgimento de mais presas com o termo $a \left(1 - \frac{u_t}{u_1} \right)$. Este termo pode assumir valores entre $-\infty$ e a (taxa máxima de crescimento da população de presas). Podemos definir a probabilidade de que uma presa gere uma outra ou "reproduza" como sendo o próprio termo $a \left(1 - \frac{u_t}{u_1} \right)$. Analogamente, podemos definir que a probabilidade de que uma presa morra é $\gamma \left(\frac{v_t}{u_t + H} \right)$.

Procedendo da mesma forma para a população de predadores, temos:

$$v_t \left[\frac{\kappa\gamma}{a} \left(\frac{u_t}{u_t + H} \right) \right] - \text{Crescimento populacional} \quad (5.6)$$

$$v_t \mu - \text{Morte} \quad (5.7)$$

De onde podemos definir a probabilidade de que um predador "reproduza" como $\frac{\kappa\gamma}{a} \left(\frac{u_t}{u_t + H} \right)$ e a probabilidade de que ele morra como μ .

As probabilidades de migração de uma presa ou predador podem ser representadas, respectivamente, pelas constantes δ_1 e δ_2 , as quais estão associadas indiretamente com as difusividades D_1 e D_2 do modelo contínuo. Visto que o ambiente é unidimensional, a probabilidade de um indivíduo mover para a esquerda ou a direita será dada por $\delta_x/2$, onde x depende do tipo de indivíduo (presa ou predador).

Dessa forma, definimos as probabilidades de ocorrência de todos os eventos aos quais presas e predadores estão sujeitos. Um resumo é feito nas tabelas a seguir.

Tabela 5.1: Presas - Funções de Probabilidade do Modelo Discreto

$P_{reproduzir}(u)$	$=$	$a \left(1 - \frac{u}{u_1} \right)$
$P_{morrer}(u, v)$	$=$	$\gamma \frac{v}{u+H}$
P_{mover}	$=$	δ_1

Tabela 5.2: Predadores - Funções de Probabilidade do Modelo Discreto

$P_{reproduzir}(u)$	$=$	$\kappa\gamma \frac{u}{u+H}$
$P_{morrer}(u)$	$=$	μ
P_{mover}	$=$	δ_2

Note que à princípio, as funções expostas nas tabelas 5.1 e 5.2 não são por definição funções de probabilidade, uma vez que podem assumir valores não contidos no intervalo

[0, 1]. Neste caso, pode acontecer do modelo discreto baseado em indivíduos não ser estatisticamente equivalente ao modelo contínuo. Dependendo dos objetivos da transformação do modelo contínuo, isto pode ser um problema. No caso deste trabalho, a equivalência é desejável, porém não faz parte em si do objetivo do projeto.

Agora que as regras dinâmicas obedecidas pelas duas populações, em termos algorítmicos, foram estabelecidas, o próximo passo é a sua implementação computacional.

5.4 Notas de Implementação

A implementação do algoritmo 5.3.1 foi feita usando a linguagem de programação C++ e respeitando o paradigma **orientado à objetos**. Isto permitiu uma maneira fácil de construir um repositório de classes reusáveis que pudessem abstrair dados e comportamentos dos indivíduos, ambiente e da própria simulação. O programa construído recebe como entrada as propriedades do ambiente (número de sítios), configuração inicial das populações, parâmetros do modelo discreto (taxa máxima de crescimento de presas, mortalidade dos predadores, taxa de predação e etc.), condições de contorno do ambiente (cíclica ou de fluxo zero) e número de turnos de simulação. Como saída são gerados vários arquivos que permitem analisar a dinâmica espaço-temporal do sistema. O principal programa usado durante a análise de dados foi o **Grace**, um programa científico livre (licença geral pública GNU) excelente para gerar gráficos, aplicar transformações e fazer análise exploratória de dados, entre outras funcionalidades.

5.5 Escolha de um caso base

O modelo discreto construído possui duas variáveis (u e v) e cinco parâmetros ($a, \gamma, u_1, \kappa, H$). Em sistemas com mais de duas variáveis é comum o aparecimento de oscilações caóticas. Porém em sistemas de duas variáveis, o aparecimento de um regime caótico é bastante raro. Seguindo as recomendações encontradas no trabalho (Petrovskii, 1999), que apresenta um modelo mínimo para a formação de padrões em um sistema presa-predador, foi possível encontrar oscilações caóticas na dinâmica populacional de presas e predadores resultantes espontaneamente da interação entre os indivíduos. Para isso, foi preciso usar um conjunto adequado de parâmetros, configurar inicialmente em cada sítio a população de presas como sendo igual à do ponto crítico do modelo contínuo e ainda perturbar linearmente a população inicial de predadores em torno do ponto crítico. Além disso, teve-se que usar difusidades iguais para presas e predadores. Isso faz com que não apareça no sistema padrões irregulares do tipo *Turing* (Petrovskii, 1999). O conjunto de parâmetros utilizados para encontrar o regime caótico foi:

Tabela 5.3: Parâmetros do Caso Base

Número de sítios	1000
Pertubação Linear	1
Contorno	Fluxo Zero
μ	0.03
γ	0.5
κ	0.4
u_1	5000
H	2500

Com o intuito de estudar algumas propriedades do caos enunciadas em (Petrovskii, 1999) (e mesmo para ter um caso de referência para comparações), ao variar um parâmetro do sistema para explorar outros comportamentos, estaremos sempre usando os outros parâmetros como no conjunto de dados da Tabela 5.3. Por este motivo, o conjunto de dados da Tabela 5.3 caracteriza o caso base de simulação.

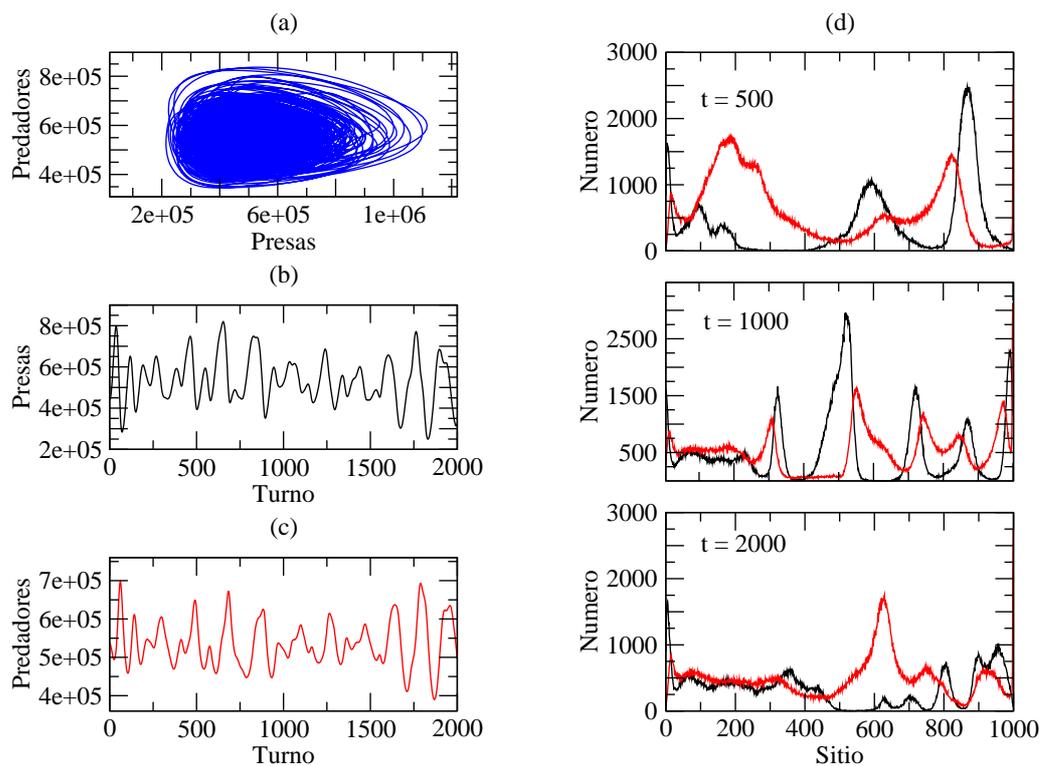


Figura 5.1: Sistema Presa-Predador com Difusão - CASO BASE. Padrões irregulares predominam no sistema. Legenda: linha preta para presas e vermelha para predadores. (a) Diagrama de Fase. (b) Dinâmica temporal das presas. (c) Dinâmica temporal dos predadores. (d) Distribuição espacial de presas e predadores em três turnos diferentes.

5.6 Variação da taxa de morte

A taxa de morte dos predadores (μ) é um parâmetro muito importante para o sistema, pois regula o tempo médio de vida de um predador. Nesta seção serão apresentados os casos mais representativos encontrados mediante a variação desta taxa. Além disso, será mostrado um quadro geral, caracterizando a dinâmica do sistema em função da mortalidade dos predadores.

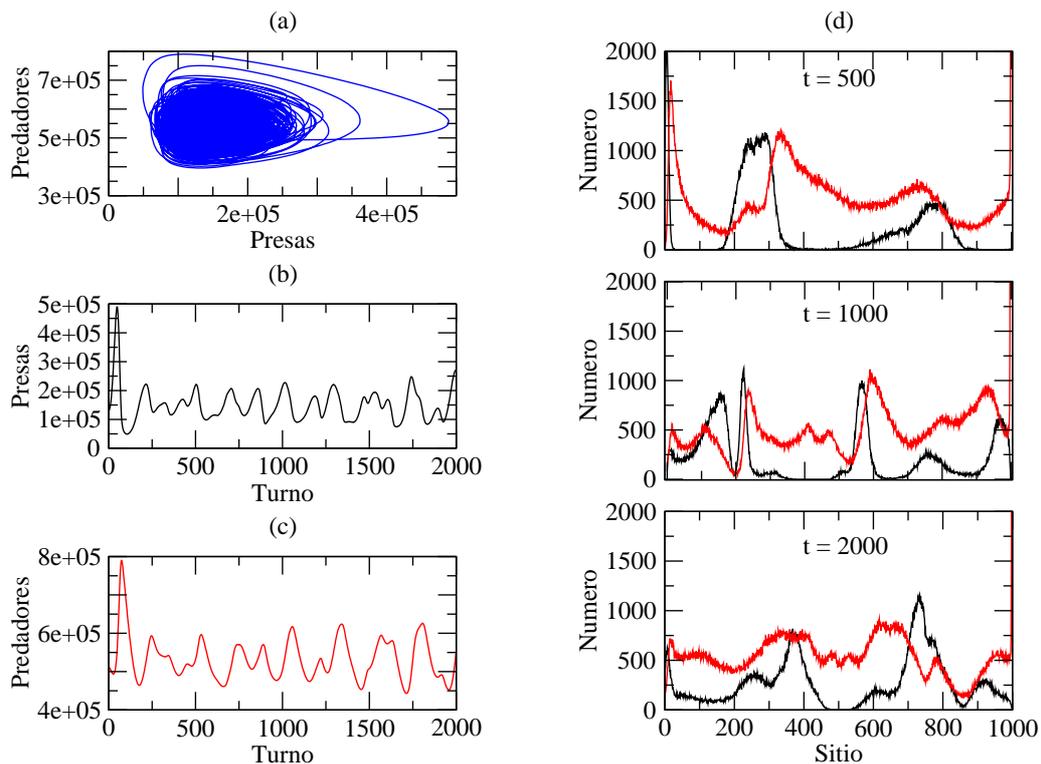


Figura 5.2: Diminuição da taxa de mortalidade $\mu = 0.01$. Padrões irregulares predominam no sistema. Linha preta para presas e vermelha para predadores. (a) Diagrama de Fase. (b) Dinâmica temporal das presas. (c) Dinâmica temporal dos predadores. (d) Distribuição espacial de presas e predadores em três turnos diferentes.

A Figura 5.3 representa um caso interessante, onde uma instabilidade espacial na população de presas, a medida em que se propaga, reduz drasticamente o número de predadores do domínio. O sistema acaba se estabilizando em um ponto fixo, no qual a situação das presas é bastante confortável.

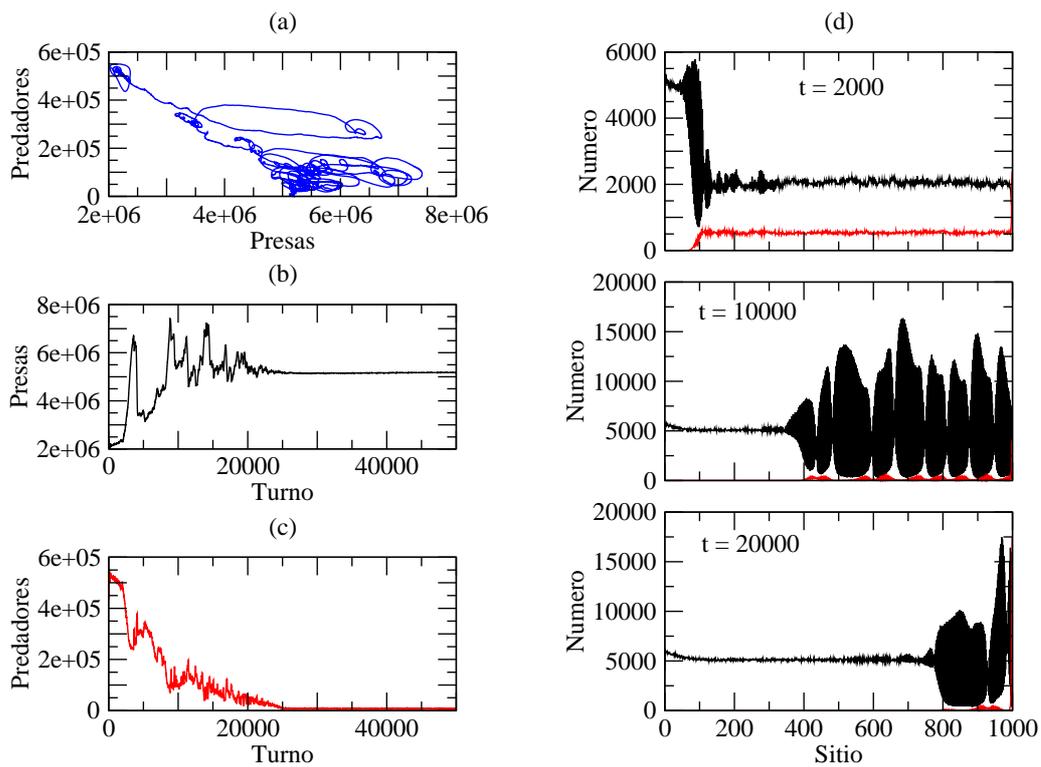


Figura 5.3: Aumento da taxa de mortalidade $\mu = 0.09$. Sistema converge para um nó estável após aproximadamente 25 mil turnos. Linha preta para presas e vermelha para predadores. (a) Diagrama de Fase. (b) Dinâmica temporal das presas. (c) Dinâmica temporal dos predadores. (d) Distribuição espacial de presas e predadores em três turnos diferentes.

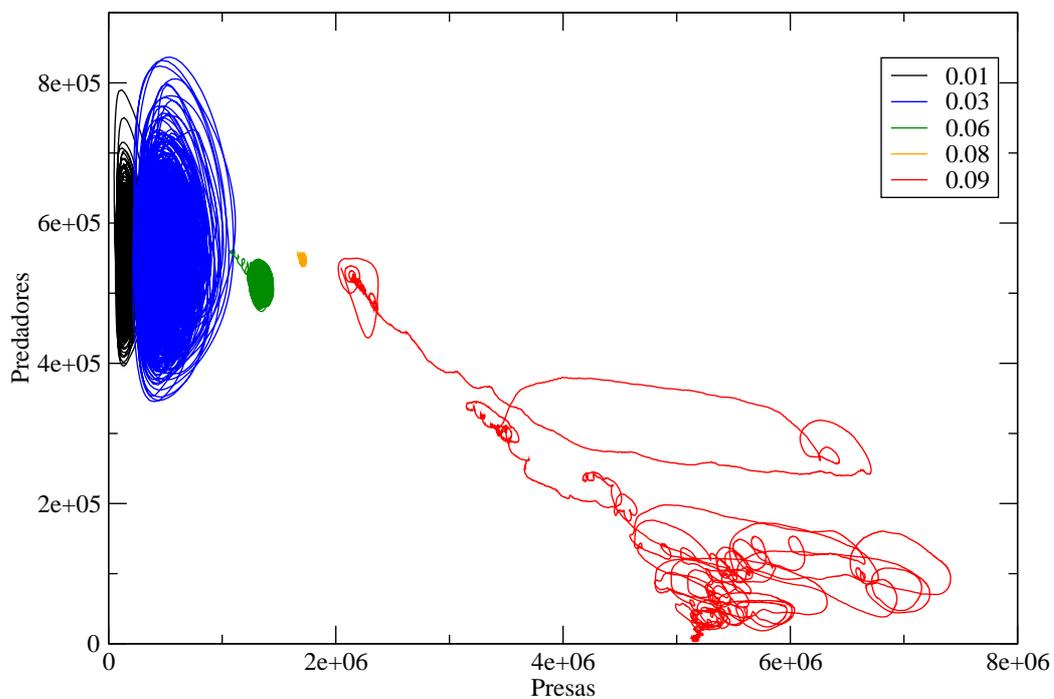


Figura 5.4: Dinâmica do modelo em função da taxa de mortalidade dos predadores (μ).

5.7 Variação da taxa de predação

A taxa de predação é o principal parâmetro dos termos de interação entre presas e predadores. A seguir, é apresentado um quadro geral da dinâmica do sistema em função da taxa de predação.

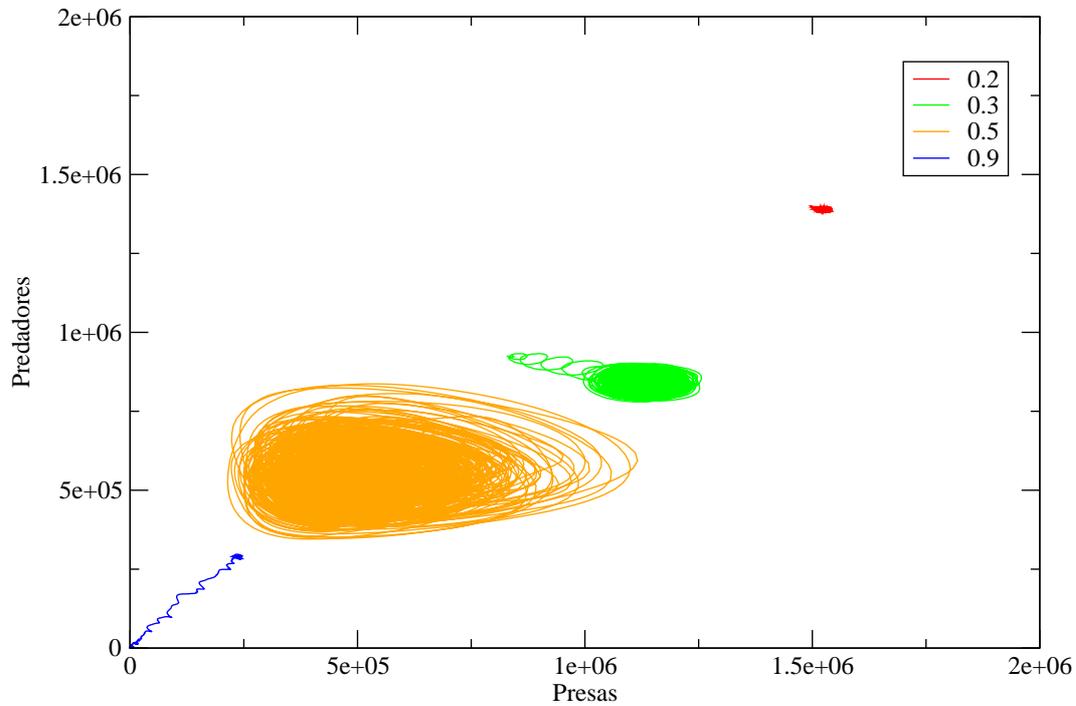


Figura 5.5: Dinâmica do modelo em função da taxa de predação dos predadores (γ).

5.8 Variação do tamanho do domínio

Quanto ao tamanho do domínio, casos significativamente diferentes do caso base foram encontrados ao se reduzir bastante o número de sítios do ambiente. Diminuindo-se suficientemente o domínio, os padrões irregulares observados no caso base deixam de existir. O sistema converge para um nó estável, sendo que a distribuição espacial é heterogênea.

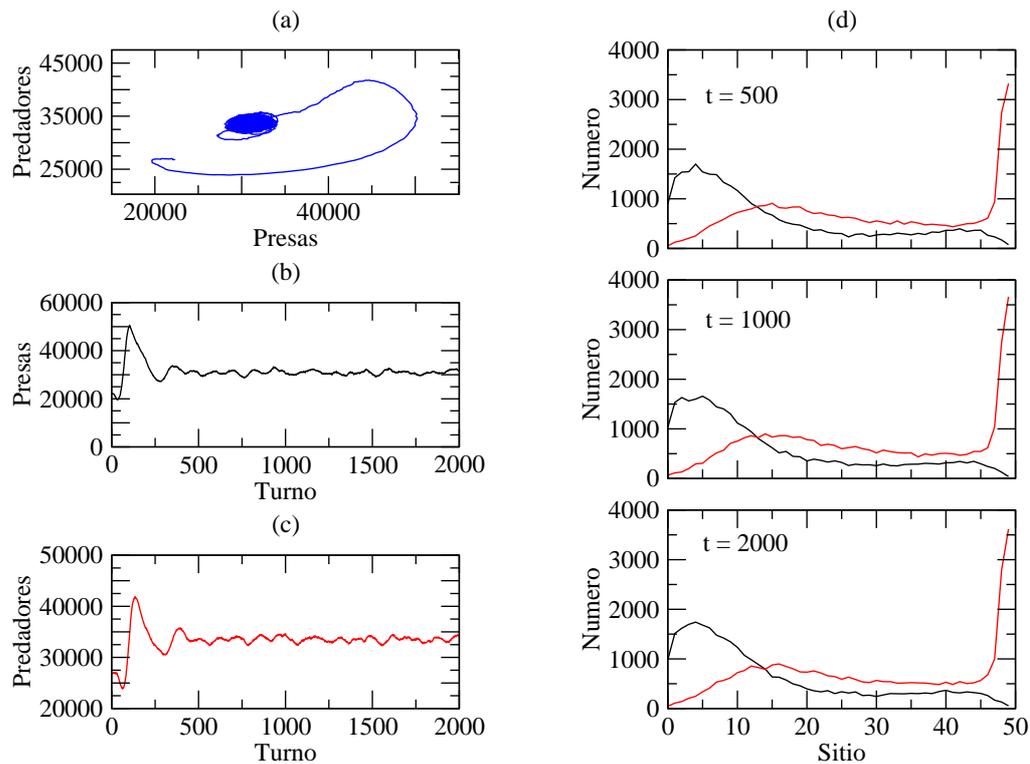


Figura 5.6: Diminuição do domínio de 1000 para 50 sítios. Linha preta para presas e vermelha para predadores. (a) Diagrama de Fase. (b) Dinâmica temporal das presas. (c) Dinâmica temporal dos predadores. (d) Distribuição espacial de presas e predadores em três turnos diferentes.

5.9 Variação das condições de contorno

Variando as condições de contorno, um mesmo sistema pode apresentar características bastante diferentes. Para ilustrar isso, será mostrado o resultado de uma simulação que tem os mesmos parâmetros do caso da Figura 5.6, porém possui condições de contorno cíclicas ao invés de condições de fluxo zero.

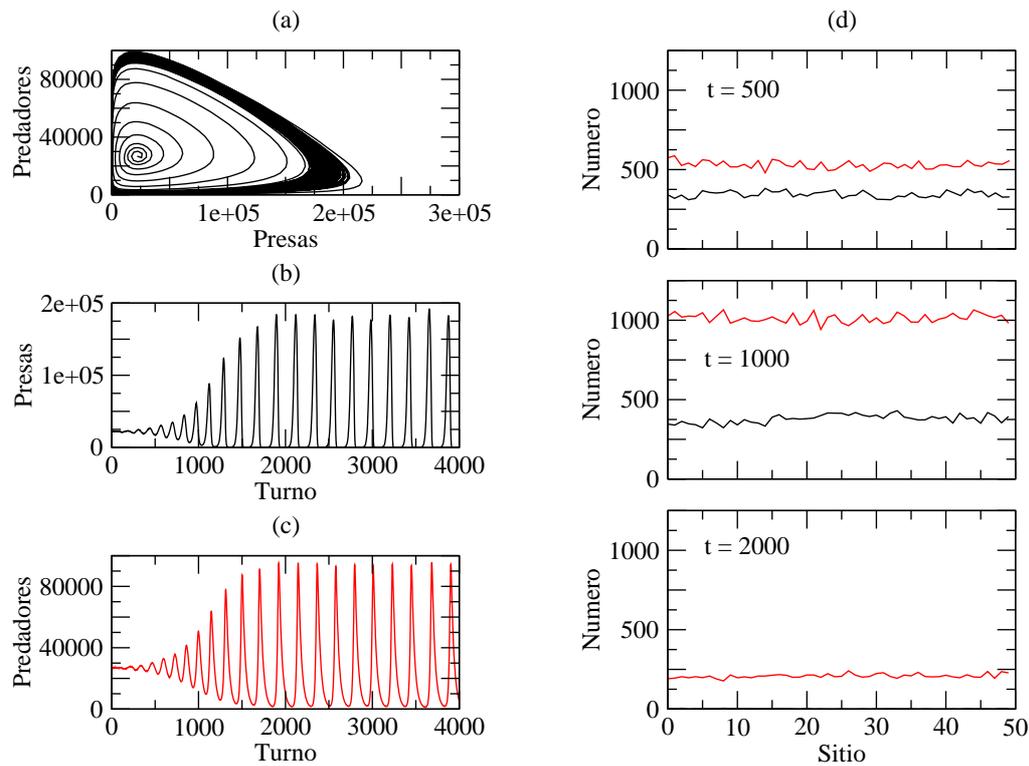


Figura 5.7: 50 sítios e condições de contorno cíclicas. Linha preta para presas e vermelha para predadores. (a) Diagrama de Fase. (b) Dinâmica temporal das presas. (c) Dinâmica temporal dos predadores. (d) Distribuição espacial de presas e predadores em três turnos diferentes.

Capítulo 6

Evolução Biológica

De forma geral, evolução é um processo qualquer de mudança ao longo do tempo. No contexto de ciência natural, evolução é a mudança nas características de organismos vivos ao longo das gerações, incluindo o surgimento de novas espécies. Desde o desenvolvimento da genética moderna na primeira metade do século 20, a evolução tem sido definida mais especificamente como a mudança na frequência de alelos de uma população de uma geração para a próxima.

Teorias sobre como se dá a evolução das espécies vem sendo formuladas desde a antiguidade, porém as abordagens desprovidas de influência de crenças religiosas ou místicas só começaram a surgir no século 19. Nesta seção serão apresentados as principais teorias evolucionárias modernas. Uma história que se passa nos séculos 19 e 20.

6.1 Lamarkismo

O Lamarkismo foi desenvolvido pelo naturalista francês Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, o Cavaleiro de Lamarck, no início do século 19 e prega que as características adquiridas por um organismo durante seu tempo de vida podem ser passadas para os seus descendentes. Esta foi a primeira teoria evolucionária a tratar a evolução como consequência da ação de leis naturais e não de intervenção miraculosa ou divina.

Lamarck baseou a sua teoria em duas observações:

1. Uso e desuso - indivíduos perdem características que não precisam (ou usam) e desenvolvem características que são úteis.
2. Herança de características adquiridas - indivíduos herdam as características de seus ancestrais.

Exemplos de Lamarkismo incluiriam:

- Girafas esticando seus pescoços para alcançar árvores mais altas, fortalecendo e gradualmente aumentando o tamanho dos seus pescoços. A prole dessas girafas teriam pescoços ligeiramente maiores.
- Pessoas expostas repetidamente aos fortes raios do sol adquirem uma coloração de pele mais escura. Passando para seus descendentes esta modificação, ao longo de muitas gerações, a cor da pele da população seria sensivelmente mais escura do que a das primeiras gerações.

Este conceito de herança de modificações, embora não completamente desacreditado, tem a seu favor tão pouca evidência que raros biólogos atuais o admitem como um fator importante na evolução.

6.2 A Teoria da Evolução de Darwin

Em 1859, o naturalista britânico Charles Darwin publicou o livro "A Origem das Espécies", onde defende um novo mecanismo de evolução. Mediante observação cuidadosa de várias espécies, Darwin convenceu-se de que os indivíduos de qualquer população diferem ligeiramente um do outro em muitas características, incluindo aquelas que contribuem para a adaptação. Fez, conseqüentemente a dedução lógica de que os fatores que controlam o número de indivíduos em uma espécie agem mais fortemente nos que estão relativamente mal-adaptados e favorecem aqueles que estão melhor adaptados ao seu ambiente. Uma vez que estes indivíduos favorecidos deixarão um maior número de descendentes do que seus similares menos bem adaptados, este processo de **seleção natural**, prolongado por várias gerações, deveria implicar adaptações constantes mais perfeitas e complexas, produzindo desta forma evolução progressiva.

Segundo a teoria de Darwin, todas as espécies estão ligadas por um ancestral comum, na origem da vida, e a seleção natural é o principal mecanismo de evolução. Por envolver a origem da vida humana também, o impacto social da Teoria da Evolução foi grande, pois ela contrariava as explicações criacionistas (presentes na Bíblia e no Alcorão, por exemplo) para a criação da vida e do homem.

Darwin possuía um rico conjunto de dados de campo que mostrava que a suas idéias tinha fundamento. No entanto, sua teoria apresentava um ponto bastante frágil. Ele desconhecia tudo a respeito das causas da variação hereditária, e suas opiniões a respeito não eram nem lógicas e nem coerentes. Na época, considerava-se as substâncias hereditárias como de natureza fluida e o caráter intermediário de híbridos entre raças ou criações como resultante da mistura, em seus corpos, de fluidos dos ascendentes. Com essa concepção de hereditariedade, não era possível explicar a variabilidade hereditária sugerida por Darwin.

6.3 O impacto do Mendelismo e a Teoria Sintética

A idéia de que a hereditariedade é determinada não por fluidos mas por partículas genéticas já tinha sido comprovada nas experiências de Gregor Mendel. Porém, este trabalho não era conhecido. Só por volta de 1900, com a redescoberta das leis de hereditariedade de Gregor Mendel foi retomada de forma correta os estudos sobre hereditariedade e variação hereditária. A identificação com a seleção natural de Darwin não se deu imediatamente. Somente nas décadas de 1920 e 1930, os princípios mendelianos de hereditariedade foram corretamente aplicados a populações e utilizados para explicar a variabilidade genética na natureza. A moderna teoria sintética dos processos evolutivos é o resultado deste estudo.

6.4 Fontes de Variabilidade Genética

As diferenças que existem entre os indivíduos de uma população de organismos com fertilização cruzada é impressionante. Entre as árvores de uma floresta, entre o gado de uma pastagem ou ainda um grupo de pessoas em uma sala, não existem dois indivíduos idênticos.

A variabilidade fenotípica em populações tem três componentes:

1. modificação ambiental (nutrição, doenças e outros fatores ambientais)
2. recombinação genética
3. mutação

(1) e (2) contribuem para a maior parte da variação encontrada em qualquer população natural. A modificação ambiental é maior em organismos sujeitos a violentas flutuações em seus ambientes, sendo que na maioria das vezes as diferenças resultantes são estritamente fenotípicas. Modificações genéticas por adaptação ao ambiente estão restritas a algumas plantas e microrganismos nos quais não ocorre separação das células germinativas de células e tecidos do corpo em um estágio inicial do desenvolvimento embrionário. Já em animais superiores, esta separação ocorre, inviabilizando que mudanças em células somáticas afetem células germinativas. É importante salientar que mesmo em organismos que sofrem variação genética por adaptação ao ambiente, esta variação é bastante pequena e não significativa para a evolução da espécie.

Entende-se por mutação todos os tipos de alterações nos genes, cromossomos, ou outras partículas hereditárias que tem efeito permanente no genótipo. Mutações podem ocorrer de forma espontânea ou induzida, através do uso de radiação ou substâncias químicas que possuem efeitos específicos no ácido desoxirribonucléico (DNA). Geralmente ocorrem com

baixíssima frequência e por isso só são relevantes para a variabilidade genética de uma espécie considerando um longo período de tempo (muitas gerações). As mutações poderiam ter uma influência direta na taxa e na direção da evolução exclusivamente se ocorressem em um panorama genético essencialmente homogêneo, isto é, em uma população de indivíduos geneticamente semelhantes e homocigotos para os genes mais importantes referentes à adaptação.

Em cada espécie, todas as características inerentes à espécie dependem cada uma de um conjunto de genes e suas relações. Dependendo das possíveis combinações de um conjunto de genes e do relacionamento destes, os indivíduos da espécie apresentam variações na característica em questão. O processo pelo qual a combinação de genes da prole se torna diferente da combinação dos ascendentes é denominado recombinação genética e este processo é o grande fornecedor de variabilidade genética para a seleção natural.

6.5 Tipos de Seleção Natural

Sob condições estáveis, indivíduos *intermediários* (isto é, com genótipo mais frequente) de uma população tipicamente deixam mais descendentes que os *extremos* (genótipo menos frequente). É dito que eles são melhor adaptados. A adaptabilidade de um indivíduo é medida pela proporção do seu genótipo no conjunto de genótipos da população. Este tipo de seleção, no qual um fenótipo médio prevalece continuamente, denomina-se *seleção estabilizadora*. Em um ambiente estável, a recombinação genética aumenta a variância da população a cada geração, ao passo que a seleção estabilizadora a reduz para aproximadamente o mesmo valor da geração anterior.

Entretanto, em um ambiente dinâmico, indivíduos intermediários podem não ser os mais bem adaptados da população. Em tal situação, ocorre *seleção direcional* e a média populacional tende a um novo fenótipo que é melhor adaptado ao novo ambiente. No final, a menos que o ambiente continue a mudar, um equilíbrio é alcançado no qual a população está reajustada ao novo ambiente. A partir desse instante, a *seleção estabilizadora* entra em ação.

Um terceiro tipo de seleção, *seleção disruptiva*, ocorre quando um ou mais fenótipos com grande adaptabilidade estão separados por fenótipos intermediários de menor adaptabilidade. Isso usualmente acontece em ambientes claramente heterogêneos com um número discreto de regiões diferentes.

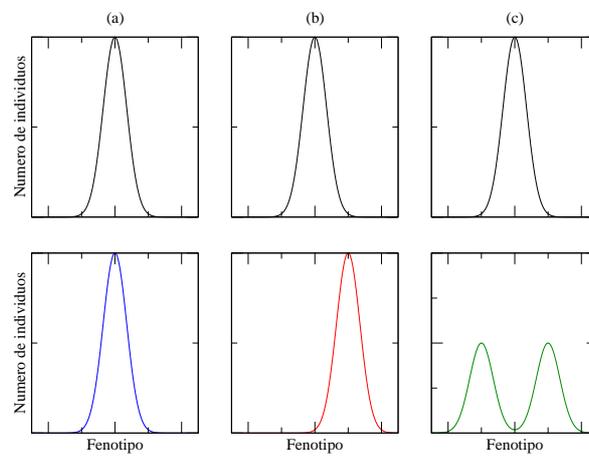


Figura 6.1: Tipos de seleção natural. A primeira linha mostra, em um tempo inicial, o histograma dos indivíduos de uma população em relação a um fenótipo. A segunda linha mostra a situação em um tempo posterior. (a) Seleção estabilizadora (b) Seleção direcional. (d) Seleção disruptiva.

Capítulo 7

Introduzindo Variabilidade Hereditária

Na Seção 5, foi apresentado e construído um modelo discreto estocástico baseado em autômato celular para simular a interação entre presas e predadores em um ambiente unidimensional com mais de um sítio. Imagine que agora, além de poder migrar entre os sítios, um indivíduo quando reproduzir poderá gerar "filhos" um pouco mais rápidos ou lentos do que ele próprio. Será que a introdução desta variabilidade nos indivíduos provocará alterações na dinâmica original do sistema? Um outro aspecto interessante a ser questionado é se a variação nas mobilidades trará vantagem adaptativa para algum grupo de indivíduos dentro das populações. Caso haja pressão seletiva, existe alguma explicação para o seu surgimento?

Nesta seção, será introduzido no modelo uma variação hereditária aleatória na mobilidade dos indivíduos. Depois, alterações em relação ao sistema original e ocorrência de seleção natural serão investigados.

7.1 Novo Modelo

A introdução da variação hereditária pôde ser feita de forma transparente em relação às outras características do modelo. Isso foi possível graças a modelagem dos indivíduos em uma estrutura de dados *classe*. Para alterar o modelo original de forma a obter-se o novo, bastou alterar internamente o método *reproduzir* da classe *Individuo*. Assim, quando o algoritmo de simulação é executado e o método *reproduzir* de um objeto *Individuo* é chamado, então é gerado um novo objeto *Individuo* com mobilidade aleatoriamente maior ou menor que a do objeto "pai".

A mobilidade de um indivíduo filho é calculada da seguinte forma:

$$\delta_{filho} = \delta_{pai} + \text{aleat} * \delta_{MAX}$$

onde:

aleat - número aleatório entre -1 e 1 ;

δ_{MAX} - variação máxima na mobilidade de "pai" para "filho".

Um estudo sobre o efeito de diferentes valores da constante δ_{MAX} é realizado na Seção 7.7.

7.2 Caso base do novo modelo

No novo modelo só foram introduzidos dois parâmetros, a mobilidade do indivíduo (δ) e a variação máxima da mobilidade (δ_{MAX}). Sendo assim, o caso base do novo modelo acrescenta ao caso base anterior o parâmetro $\delta_{MAX} = 0.01$ e a mobilidade inicial (δ_{t_0}) de 0.3 para presas e predadores.

Tabela 7.1: Parâmetros do Caso Base do Modelo com Varibilidade Hereditária

Número de sítios	1000
Pertubação Linear	1
Contorno	Fluxo Zero
μ	0.03
γ	0.5
κ	0.4
u_1	5000
H	2500
δ_{MAX}	0.01
δ_{t_0}	0.3

A Figura 7.1 mostra o comportamento do novo caso base. Ele é parecido com a caso base anterior, porém possui padrões irregulares mais ricos.

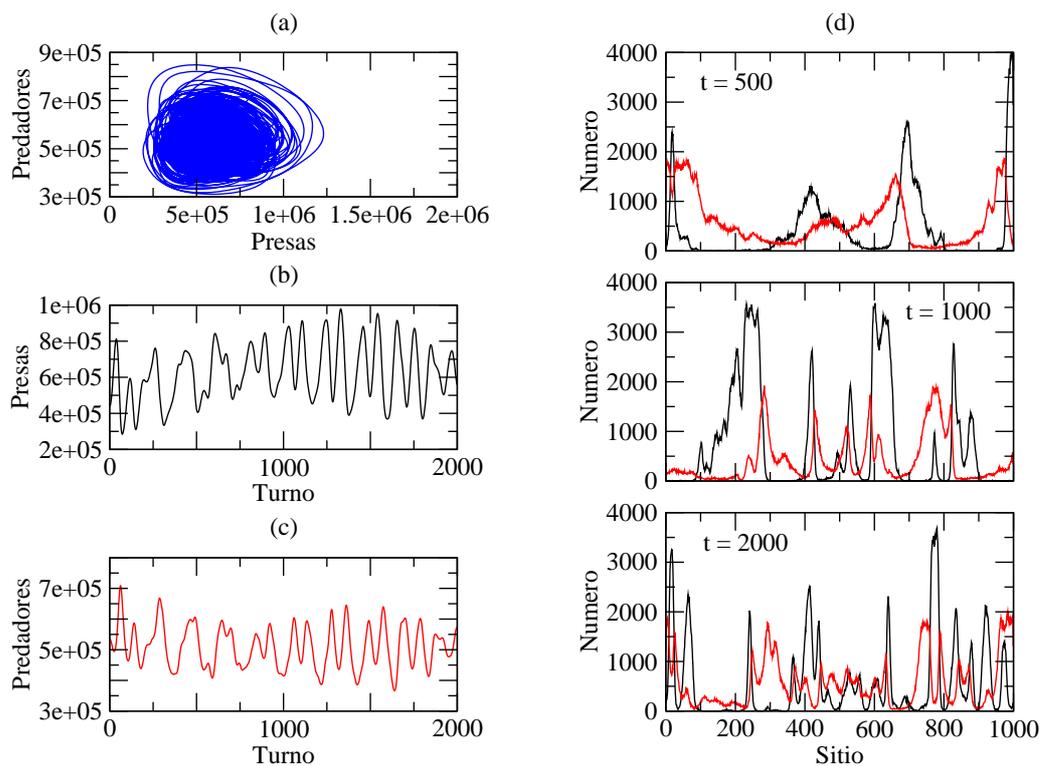


Figura 7.1: Sistema Presa-Predador com Difusão e Variabilidade Hereditária - CASO BASE. Padrões irregulares predominam no sistema. Legenda: linha preta para presas e vermelha para predadores. (a) Diagrama de Fase. (b) Dinâmica temporal das presas. (c) Dinâmica temporal dos predadores. (d) Distribuição espacial de presas e predadores em três turnos diferentes.

Quanto à mobilidade dos indivíduos, foi observado no novo caso base uma pressão seletiva no sentido de favorecer indivíduos com maior mobilidade. Devido às características do modelo, esta vantagem adaptativa conferida a indivíduos mais rápidos é completamente espontânea. No modelo, a probabilidade com que um indivíduo morre ou reproduz não depende explicitamente da sua mobilidade. As probabilidades referidas dependem de onde o indivíduo está, ou seja, a sua posição. A relação entre mobilidade e posição é indireta. Quanto maior a mobilidade de um indivíduo, maior será a sua difusão no meio. Sendo assim, se temos um grupo de indivíduos com alta mobilidade, este grupo deverá estar espalhado pelo ambiente de maneira mais uniforme que grupos com mobilidades menores. Dessa forma, grupos de indivíduos com maior mobilidade teriam mais chances de sobreviver a instabilidades locais do ambiente e, ao mesmo tempo, de estar em regiões do ambiente favoráveis à reprodução.

Apesar de já haver uma compreensão básica de por que ocorre a seleção natural no modelo, devemos investigar os outros casos pra entender melhor as suas particularidades e como ela ocorre.

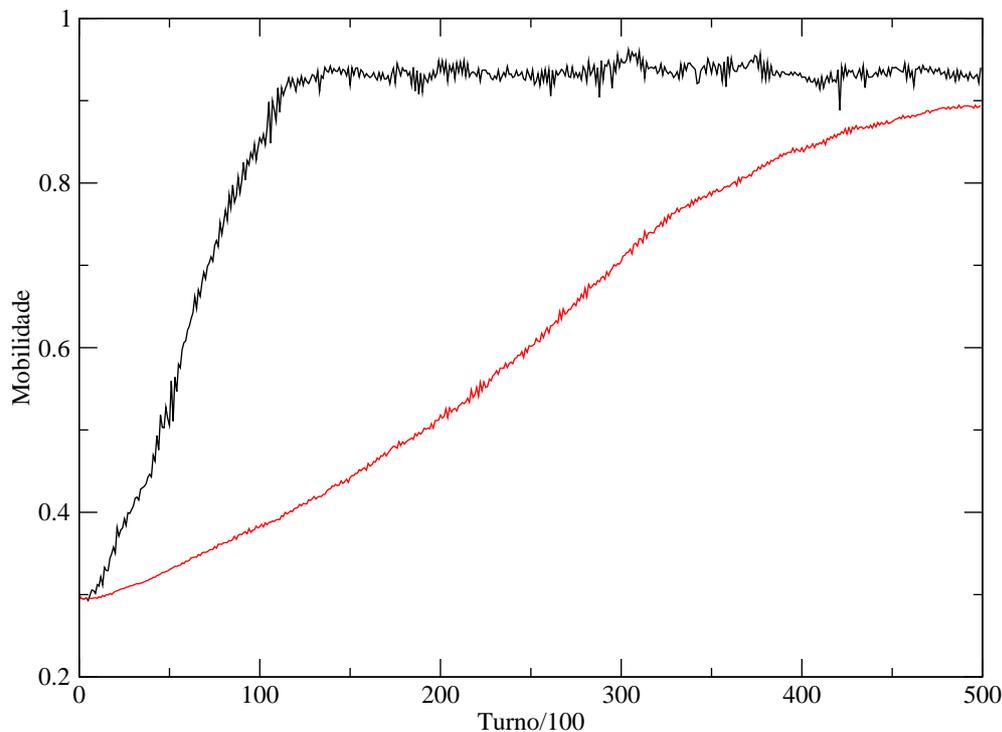


Figura 7.2: Evolução da média de mobilidade das populações no caso base. Linha preta para presas e vermelha para predadores.

7.3 Variação da taxa de morte

Quanto à taxa de morte, comparando a dinâmica dos sistemas sem variabilidade e com variabilidade hereditária de mobilidade, pode-se observar diferenças em poucos casos. Um destes casos ocorre quando $\mu = 0.09$. Para esta configuração, a formação e propagação de uma instabilidade na fase transiente do sistema, como observado na Figura 5.3, não ocorre mais. Com a introdução da variabilidade, o sistema se estabiliza mais cedo e em um ponto que favorece a população de predadores em relação à situação anterior.

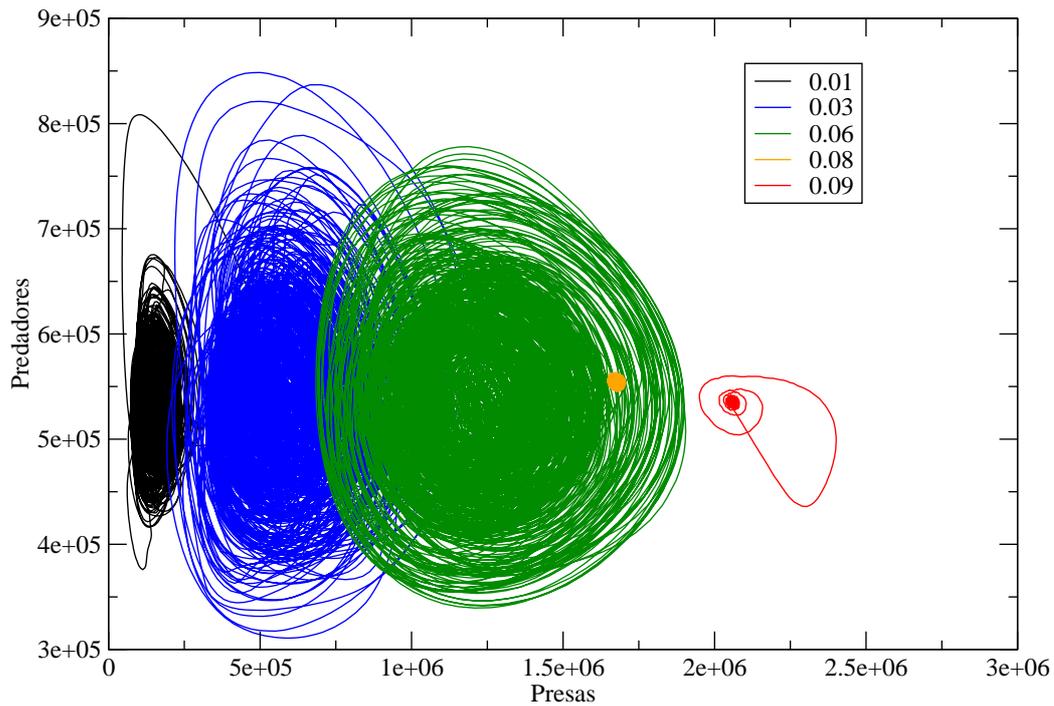


Figura 7.3: Dinâmica do sistema em função da taxa de Mortalidade de predadores (μ).

Em relação à mobilidade média das populações, pode-se observar uma pressão seletiva completamente espontânea no sentido de favorecer os indivíduos com maior mobilidade de ambas as populações. Aumentando-se a taxa de morte dos predadores, esta pressão vai diminuindo até praticamente deixar de existir, como evidenciado na Figura 7.4.

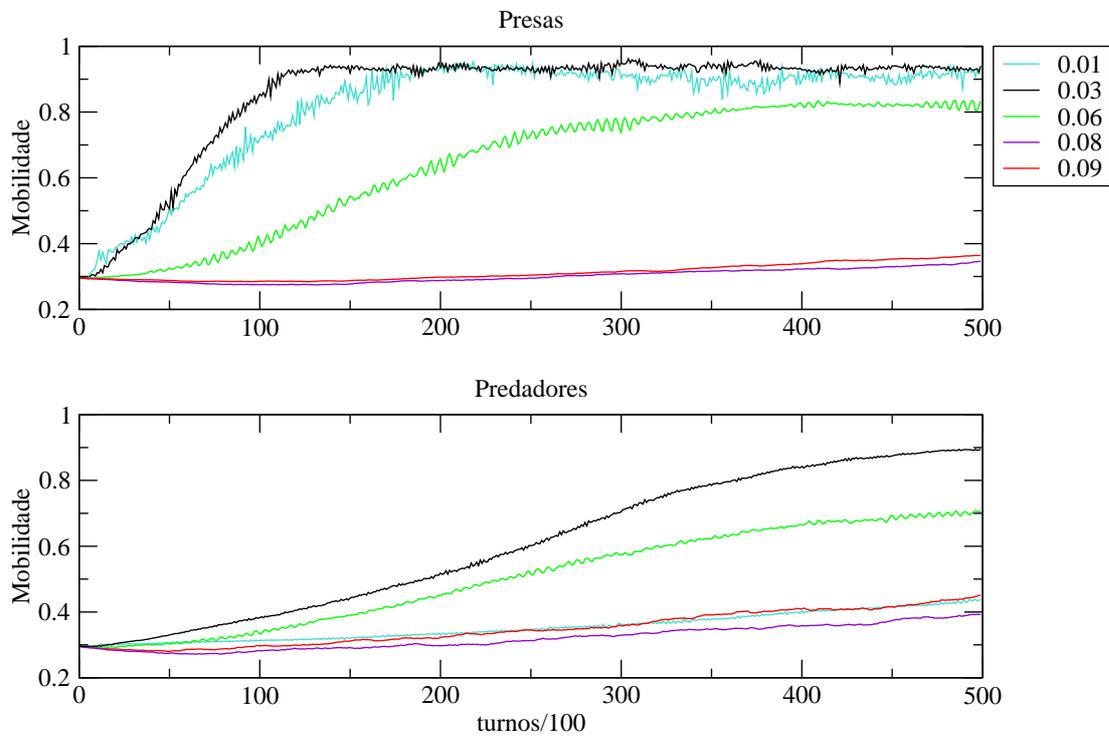


Figura 7.4: Evolução da média de mobilidade das populações em função da taxa de Mortalidade (μ).

7.4 Variação da taxa de predação

A taxa de predação está positivamente correlacionada com o valor médio de mobilidade das populações. A população de presas responde mais rapidamente ao aumento da taxa do que a população de predadores. Além disso, a mobilidade das presas está restrita a duas fases predominantes, uma de baixa mobilidade e uma de alta. Para valores de γ um pouco maiores que 0.2, a mobilidade das presas tende a um valor alto e constante. Para valores de γ abaixo de 0.2, praticamente não existe pressão seletiva no sentido de aumentar a mobilidade das presas.

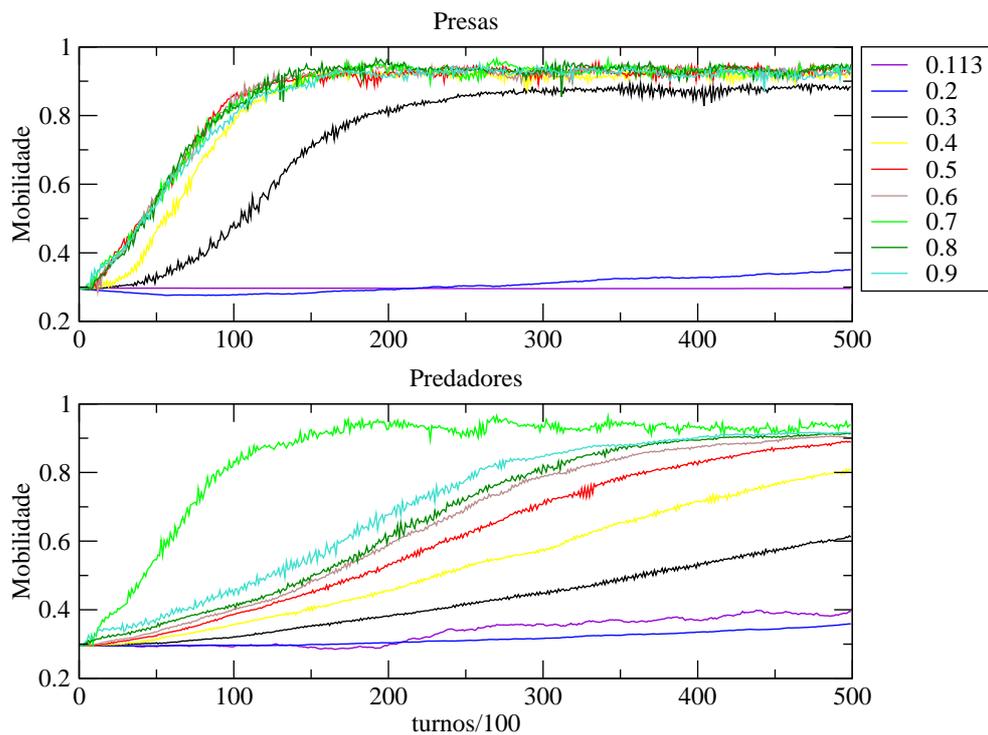


Figura 7.5: Evolução da média de mobilidade das populações em função da taxa de Predação (γ).

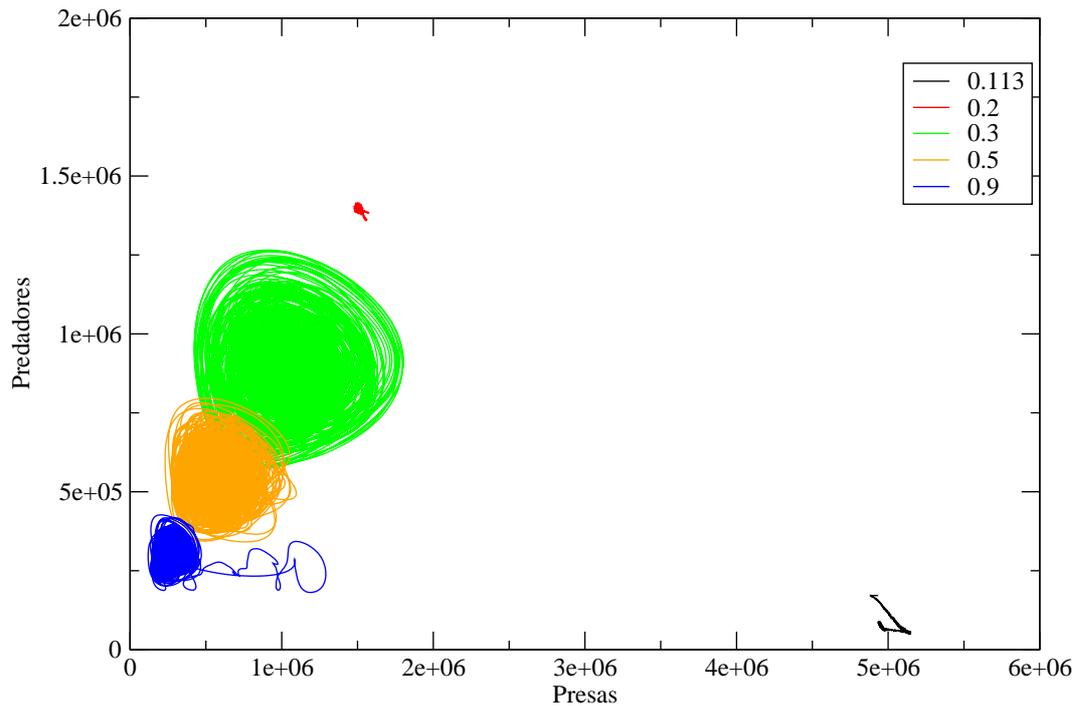


Figura 7.6: Dinâmica do novo modelo em função da taxa de predação dos predadores (γ).

7.5 Variação do tamanho do domínio

Na Figura 7.7, são comparados dois casos que possuem com única diferença, o número de sítios do ambiente. A dinâmica temporal e espacial dos casos são equivalentes aos apresentados nas figuras 5.6 (50 sítios) e 5.1 (1000 sítios). A dinâmica espacial destes casos apresenta padrões irregulares estáveis e instáveis, respectivamente.

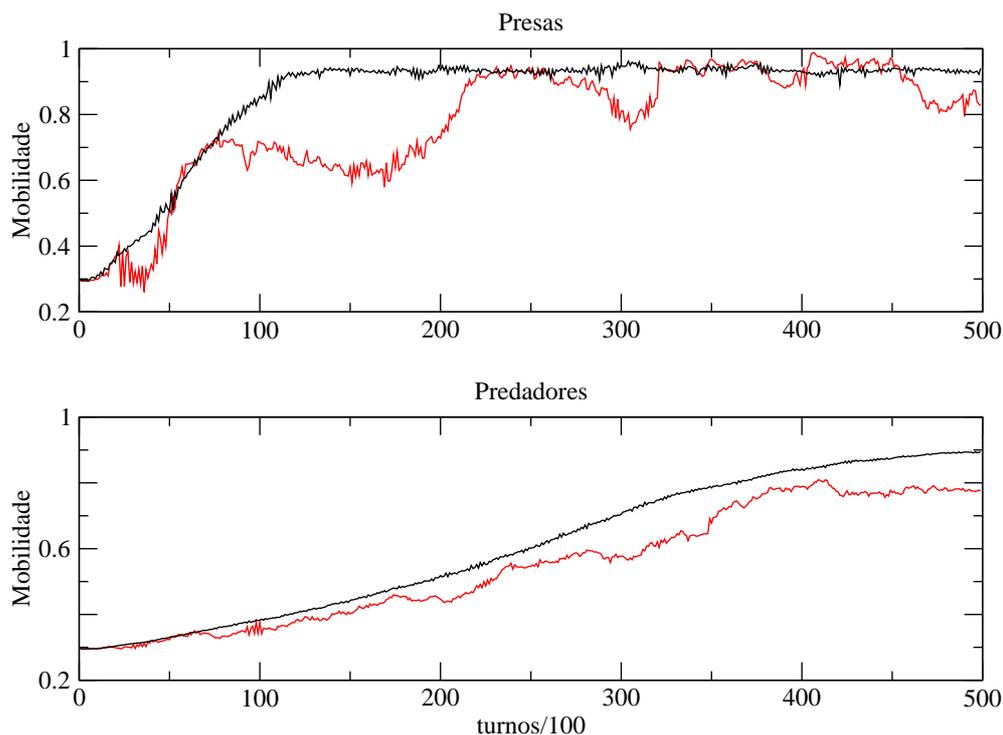


Figura 7.7: Evolução da média de mobilidade das populações em função do tamanho do domínio. Vermelho, 50 sítios. Preto, 1000 sítios.

7.6 Vantagem Inicial de Mobilidade

Oferecer vantagem inicial de mobilidade, na grande maioria dos casos, não trouxe mudanças significativas para a dinâmica espaço-temporal assintótica do sistema. A Figura 7.8 ilustra duas simulações com o mesmo conjunto de parâmetros, exceto a mobilidade inicial de presas e predadores. Usando os parâmetros do caso base do novo modelo (Tabela 7.1), obtemos que a mobilidade final alcançada pelas populações nunca excede a mobilidade final alcançada no próprio caso base (em torno de 0.9). Isto indica a existência de um valor máximo para a mobilidade de ambas as populações.

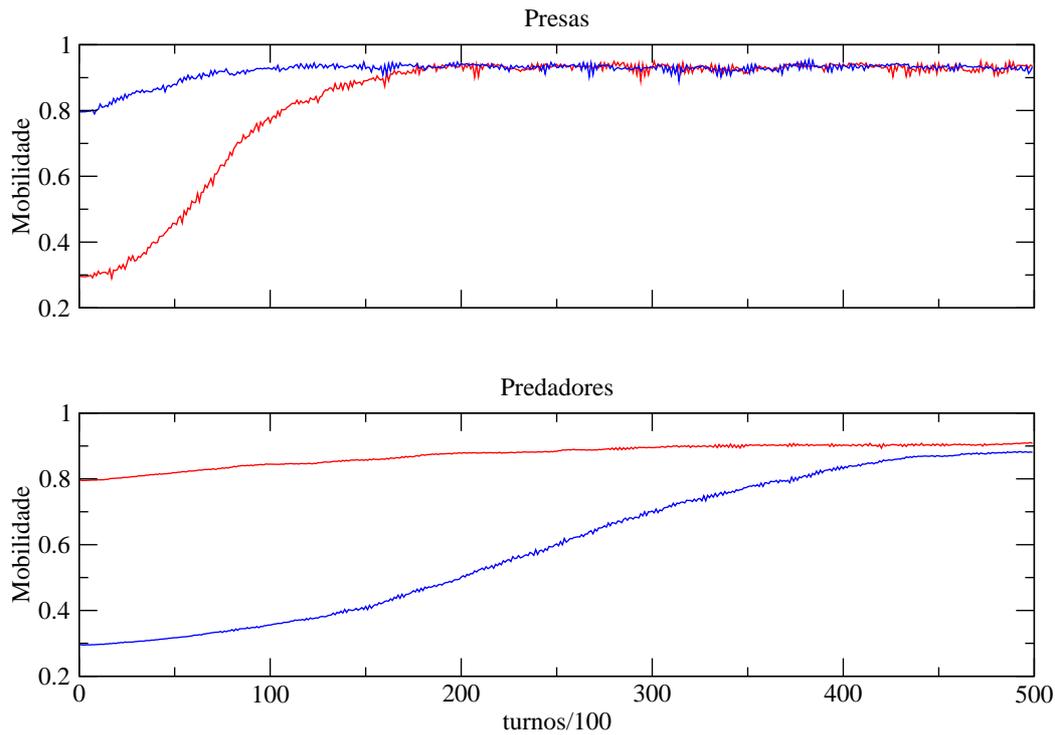


Figura 7.8: Evolução da média de mobilidade das populações com vantagem inicial. Linha azul indica o caso em que as presas tiveram vantagem inicial e, linha vermelha, os predadores.

7.7 Variação Máxima de Mobilidade

Aumentando o valor máximo de variação na mobilidade hereditária, pode-se perceber que o tempo para que a média de mobilidade das populações estabilize diminui. O aumento de δ_{MAX} tem o efeito de aumentar a largura da base de distribuição de fenótipos das populações, o que pode fazer com que a média de mobilidade diminua.

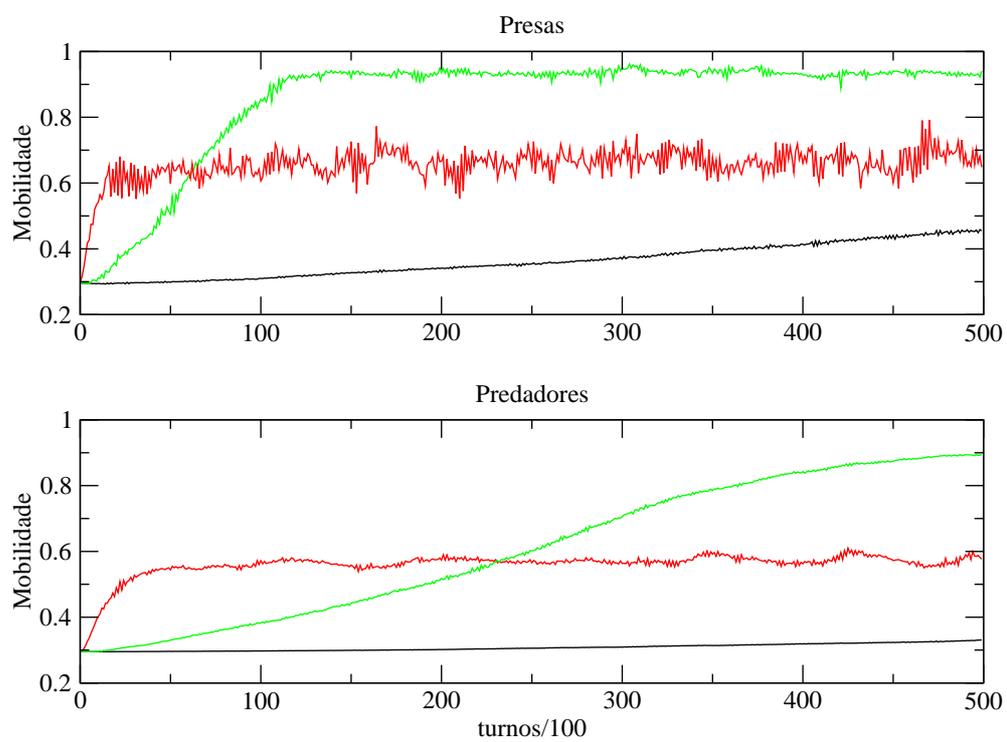


Figura 7.9: Evolução da média de mobilidade das populações em função da variação máxima de mobilidade (δ_{MAX}). Linha preta $\delta_{MAX} = 0.001$; linha verde $\delta_{MAX} = 0.01$ e linha vermelha $\delta_{MAX} = 0.1$.

Capítulo 8

Conclusões

No início deste trabalho, estudamos o processo de modelagem de sistemas dinâmicos, mais especificamente, sistemas presa-predador. Deu-se destaque a teoria de equações diferenciais e, como consequência, conceitos importantes para o entendimento de qualquer sistema dinâmico, como pontos críticos, trajetórias e estabilidade, foram abordados. A teoria de equações diferenciais também permitiu classificar os modelos presa-predador apresentados e, dessa forma, analisar a dificuldade de resolvê-los. Aprendemos que equações não-lineares, sobretudo quando parciais, são bem mais difíceis de solucionar e, na maioria das vezes, não existem métodos analíticos de solução. Estudamos também que se um sistema de equações não-lineares ordinárias de primeira ordem for quase-linear, então o seu comportamento próximo aos pontos críticos, na maioria dos casos, poderá ser previsto através da análise do sistema linear correspondente.

No passo seguinte, discutimos e definimos um modelo presa-predador estruturado espacialmente com difusão. Foi estabelecido também que as condições iniciais e de contorno do sistema, para o caso base, seriam escolhidas de forma a se configurar as condições mínimas necessárias para obtenção de um regime caótico, segundo especificado em (Petrovskii, 1999). Devido à intenção de, em um próximo passo do projeto, introduzirmos características próprias de cada indivíduo no modelo, optou-se pela implementação de um modelo discreto baseado em indivíduos.

Foi observada a formação de padrões tanto na dinâmica temporal quanto na dinâmica espacial do modelo com difusão. Os parâmetros variados foram, principalmente, as taxas de morte dos predadores e de predação. Padrões regulares foram encontrados em alguns extremos do intervalo de variação dos parâmetros referidos e também com a diminuição do tamanho do domínio. Houve casos em que o sistema convergiu para um nó estável com distribuição espacial heterogênea e invariável, Figura 5.6. As condições de contorno, como mostrado na Seção 5.7, também se mostraram importantes para a dinâmica espaço-temporal do sistema.

Para finalizar a modelagem, a mobilidade passou a ser uma característica própria de cada indivíduo. Além disso, foi introduzida uma variabilidade hereditária aleatória quanto à mobilidade na "reprodução". Um indivíduo "filho" passou a ser ligeiramente mais lento ou mais rápido que o seu "pai".

Com a introdução da variabilidade hereditária, o novo sistema, em geral, apresentou padrões irregulares mais complexos que os observados. Além disso, se mostrou mais estável, em relação ao modelo anterior, nos extremos dos intervalos de variação dos parâmetros. Ilustrando isto, para os mesmos parâmetros em que o modelo, apenas com difusão, apresentou

extinção das espécies (Figura 5.5, $\gamma = 0.9$), ou demoradas fases transientes (Figura 5.3), o novo modelo apresentou coexistência das espécies (Figura 7.6, $\gamma = 0.9$) e fases transientes curtas (Figura 7.3, $\mu = 0.9$), respectivamente.

A inserção da variabilidade hereditária possibilitou estudar a ocorrência de pressões seletivas no sistema. Apenas em poucos casos não foi observada pressão seletiva significativa. Na grande maioria dos casos, constatou-se seleção natural do tipo direcional, no sentido de favorecer indivíduos com maior mobilidade. Isso ocorre, como explicado na Seção 7.2, porque grupos de indivíduos com alta mobilidade tendem a se espalhar de maneira mais uniforme pelo domínio, o que os torna mais aptos a sobreviverem a perturbações locais do ambiente e, ao mesmo tempo, a estarem presentes nas regiões do domínio mais propícias à reprodução. Através desta linha de pensamento, é intuitivo chegar à conclusão de que o único pré-requisito necessário para a ocorrência de pressão seletiva, neste modelo, é a distribuição espacial irregular ou heterogênea das populações. Esta é uma conclusão importante. Ela permite entender porque ocorre seleção natural, mesmo em casos onde a dinâmica temporal é um nó estável. Neste casos, observa-se que a distribuição espacial de cada população, apesar de assintoticamente invariável, é irregular. Desta forma, para ocorrer pressão seletiva, não é preciso que as séries temporais das populações sejam irregulares, mas somente que haja formação de padrões na distribuição espacial das populações.

Analizando como ocorre a evolução das médias de mobilidade das populações, foi observada a existência de um limite máximo para a mobilidade média das espécies em torno de ($\delta = 0.9$). Este é um aspecto interessante, visto que, apesar da mobilidade real máxima que pode ser atingida no modelo ser 1, o modelo não limita a mobilidade dos indivíduos a 1. Isto pode indicar que existe uma média de mobilidade que otimiza a sobrevivência e reprodução das populações e que, além disso, esta média não é trivialmente a média máxima possível no modelo. Esta questão precisa ser melhor investigada.

Variando-se a taxa de predação (γ) de forma crescente, conforme descrito na Seção 7.4, foi observada uma transição de fase na evolução média de mobilidades das presas. Na fase inicial, não há praticamente pressão seletiva. Para valores de γ um pouco acima de 0.2, a mobilidade das presas passa a ser pressionada para um valor alto e constante.

Quanto à modelagem computacional do problema, um projeto orientado à objetos se mostrou perfeito para abstrair as características do ambiente, indivíduos e simulação, elementos básicos para a implementação do modelo baseado em indivíduos (**MBI**) da Seção 5.3. Além disso, por ser um tipo de projeto baseado em componentes, foi possível expandir sua complexidade sem afetar muito os componentes já implementados.

Como sugestão para futuros trabalhos, poderia-se expandir a dimensão espacial do modelo para duas ou três dimensões, o que possibilitaria o estudo de uma enorme variedade de formação de padrões e comportamentos evolutivos. Apenas fazendo uma ressalva, para que o desempenho das simulações de duas e três dimensões seja satisfatório, provavelmente teria que ser implementado um algoritmo paralelo para o problema.

Referências Bibliográficas

- KREBS, C. J. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance, Harper & Row, Publishers, 1972.
- PETROVSKII, S. V. A Minimal Model of Pattern Formation in a Prey-Predator System, *Mathematical and Computer Modeling* 29, pp. 49-63, 1999.
- BOYCE, W. E.; DIPRIMA, R. C. Equações Diferenciais Elementares e Problemas de Valores de Contorno, Livros Técnicos e Científicos Editora S.A., 2002.
- STEWART, J. Cálculo Vol. II, Pioneira Thomson Learning, 2001.
- MONTEIRO, L. H. A. Sistemas Dinâmicos, Livraria da Física, 2002.
- ADDISON, P. S. Fractals and Chaos: an illustrated course, IOP Publishing Ltd, 1997.
- STEBBINS, G. L. Processos de Evolução Orgânica, Polígono e Universidade de São Paulo, 1970.
- PIANKA, E. R. Evolutionary Ecology, HarperCollins College Publishers, 1994.