



KAYO NASCIMENTO RIBEIRO

**MODELOS MICROSCÓPICOS PARA O
ESTUDO DE COMPORTAMENTOS
MACROSCÓPICOS EM DINÂMICA DE
POPULAÇÕES**

LAVRAS - MG

2014

KAYO NASCIMENTO RIBEIRO

**MODELOS MICROSCÓPICOS PARA O ESTUDO DE
COMPORTAMENTOS MACROSCÓPICOS EM DINÂMICA DE
POPULAÇÕES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Física, área de concentração em Física da Matéria Condensada, para a obtenção do título de Mestre.

Orientador
Dr. Fabiano Lemes Ribeiro

**LAVRAS - MG
2014**

**Ficha Catalográfica Elaborada pela Coordenadoria de Produtos e Serviços
da Biblioteca Universitária da UFLA**

Ribeiro, Kayo Nascimento.

Modelos microscópicos para o estudo de comportamentos macroscópicos em dinâmica de populações / Kayo Nascimento Ribeiro.

– Lavras: UFLA, 2014.

65 p. : il.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Lavras, 2014.

Orientador: Fabiano Lemes Ribeiro.

Bibliografia.

1. Comportamento de massa. 2. Modelo computacional
3. Crescimento populacional. I. Universidade Federal de Lavras. II.
Título.

CDD - 003.85

KAYO NASCIMENTO RIBEIRO

**MODELOS MICROSCÓPICOS PARA O ESTUDO DE
COMPORTAMENTOS MACROSCÓPICOS EM DINÂMICA DE
POPULAÇÕES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Física, área de concentração em Física da Matéria Condensada, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 17 de julho de 2014.

Dra. Solange Gomes Faria Martins UFLA

Dr. Alexandre Souto Martinez USP

Dr. Fabiano Lemes Ribeiro

Orientador

LAVRAS - MG

2014

RESUMO

Neste trabalho, propomos estudar e entender a teoria de campo médio de crescimento de populações proposta por Mombach et al. (2002). Mostramos como as interações entre os indivíduos (ou agentes), que compõem uma população, dão origem a comportamentos coletivos - ou macroscópicos - emergentes. Na primeira parte, mostramos que o modelo em estudo tem uma grande área de aplicação, uma vez que, a partir dele, conseguimos recuperar os principais modelos fenomenológicos de crescimento de populações. Na segunda parte, propomos um novo modelo que segue os princípios básicos apresentados previamente, porém apresenta características próprias, como intensidade de interação, densidade populacional fixa, entre outras, que permitem sua aplicabilidade em situações nas quais encontramos condições de contorno. Este estudo se mostra importante para o entendimento de problemas relacionados ao crescimento de células cancerosas, controle de crescimento populacional, entre outros. Como resultado desse modelo conseguimos estudar a dinâmica de populações que estão confinadas em um ambiente que permite o crescimento em uma única dimensão, como é o caso de uma população de bactérias que se desenvolve em um tubo muito fino.

Palavras-chave: Comportamentos Coletivos. Modelos Computacionais. Controle de Crescimento Populacional.

ABSTRACT

In this work, we propose to study and understand the mean field theory for population growth proposed by Mombach et al. (2002). We show how the interactions between the individuals (or agents), which comprise a population, originate emergent collective or macroscopic behaviors. In the first part, we show that the studied model has a large area of application, since, it allows us to recover the main phenomenological population growth models. In the second part, we propose a new model, which follows the basic principles previously presented, however, presents its own characteristics, such as interaction intensity, fixed population density, among others, which allow its applicability in situations in which we find boundary conditions. This study is important for the understanding of problems related to the growth of cancerous cells, control of population growth, among others. As a result for this model, we were able to study the dynamics of populations confined to an environment which allows the growth in a single dimension, as is the case of a bacteria population which develops itself in a very thin tube.

Keywords: Collective Behaviors. Computational Models. Population Growth Control.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1	Representação gráfica da disposição dos sítios na rede.	27
Figura 2	Distância entre uma célula "i" e sua vizinha "j".	30
Figura 3	Elemento diferencial da distância de uma célula com sua vizinha mais próxima.	33
Figura 4	População de células dispostas em uma lâmina.	36
Figura 5	Representação de um elemento diferencial do número de elementos da população em função de um elemento diferencial de área em coordenadas polares.	38
Figura 6	Lâmina superficial circular com N células.	39
Figura 7	Densidade em função do tempo, para cada valor de densidade Q	47
Figura 8	Modelos que cada intensidade de interação γ recupera.	49
Figura 9	Ringue em uma dimensão.	50
Figura 10	Número de indivíduos em função do tempo, para $\gamma = 1/2$	59
Figura 11	Capacidade de suporte em função do γ	60

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	8
2	REFERENCIAL TEÓRICO	12
2.1	Modelos de crescimento populacional	12
2.2	Funções generalizadas e os modelos de Richards e Von Foerster	16
2.3	Taxa per capita de crescimento	19
2.4	Modelo microscópico	20
2.5	Nova abordagem do modelo de Mombach e outros	22
3	ANÁLISE DO MODELO DE MOMBACH E COLABORA- DORES PARA UMA DIMENSÃO E DUAS DIMENSÕES . .	26
3.1	O modelo de Mombach e colaboradores	26
3.2	Resultados para uma dimensão	28
3.3	Resultados para duas dimensões	35
3.4	Casos particulares do modelo em duas dimensões	41
4	MODELO TIPO RINGUE EM UMA DIMENSÃO	50
5	CONCLUSÃO	61
	REFERÊNCIAS	63
	APÊNDICE	65

1 INTRODUÇÃO

A vida é um dos fenômenos mais complexos que conhecemos no universo. Entender o comportamento de uma determinada população é entender um pouco mais sobre o funcionamento da vida (BOCCARA, 2004). O estudo sobre dinâmica de populações pode ser aplicado em várias áreas do conhecimento como economia, biologia, sistemas complexos e etc (MITCHELL, 2009). Estudar o crescimento dos organismos é uma tarefa complicada, porque cada grupo de indivíduos tem determinadas particularidades estruturais (BARBOSA, 2007; WEST; BROWN, 2005). Nos últimos anos, iniciou-se uma busca por padrões universais de crescimento, os quais poderiam ser observados para diferentes tipos de populações (VAIDYA; ALEXANDRO JÚNIOR, 1982). Existem cerca de 30 filos diferentes de animais multicelulares, uma maneira de tratar essa diversidade consiste em compreender os princípios e padrões comuns a todos os grupos e as particularidades de cada um deles (MURRAY, 2002). Princípios e padrões universais aparecem, uma vez que a vida requer basicamente a mesma constituição química e as mesmas reações químicas. Assim, para modelar a dinâmica de populações em contexto mais abrangente, propomos neste trabalho modelos que seguem uma dinâmica de crescimento populacional de uma forma generalizada. Eles possuem aplicabilidade em diferentes tipos de sistemas, pelo fato de utilizarmos propriedades comuns a várias populações (RIBEIRO, 2014; RICHARDS, 1959). Essas propriedades comuns fazem com que todos os organismos tenham que solucionar os mesmos problemas existenciais como a procura de alimento e de oxigênio (organismos aeróbicos), manutenção do equilíbrio eletrolítico, remoção de detritos metabólicos, perpetuação da espécie, etc. Esses fatores influenciam a vida dos organismos e estão relacionados ao ambiente no qual eles habitam, ao modo de vida, às limitações genéticas e ao tamanho do animal (BARBOSA, 2007;

CHESTER, 2011; WEST; BROWN, 2005).

Os modelos de crescimento começaram sendo estudados de forma mais simplificada. O modelo proposto por Malthus (1798) e Murray e Frenzen (1986) estuda populações com taxa de crescimento constante, resultando em um crescimento exponencial da população, o qual se aplica com perfeição para populações muito pequenas, em um curto intervalo de tempo (EDELSTEIN-KESHET, 2005; MURRAY; FRENZEN, 1986). Baseado neste modelo, foi construído um modelo mais realista por Verhulst, o qual apresenta um ambiente com recursos finitos. Esse modelo não geral fornece a curva de logística de crescimento, a qual se encaixa com perfeição para o crescimento de bactérias, verificado em experimentos laboratoriais (WEST; BROWN, 2004). Ainda baseado nos estudos de Malthus, foi proposto por Gompertz um modelo que descreve o crescimento da população humana. Esse modelo se difere do modelo apresentado por Malthus por apresentar uma taxa de crescimento exponencial em decomposição, resultando em uma curva de crescimento sigmóide assimétrica, a qual tem muitas aplicações para diversos tipos de populações.

Assim, tendo em vista criar um modelo mais próximo da realidade e aplicável a vários tipos de populações, torna-se importante o uso de modelos mais amplos para descrever o crescimento de várias populações e também o uso das funções generalizadas, como foi proposto de forma eficiente por Richards (1959). Nesse modelo, Richards (1959) faz uso de conceitos similares às funções generalizadas, embora não tivesse o conhecimento de tais funções. Surgem como casos particulares do modelo de Richards, os modelos de Verhulst e de Gompertz. Vários modelos que utilizam funções generalizadas estão sendo implementados como visto nas referências (CABELLA; MARTINEZ; RIBEIRO, 2011; MARTINEZ; GONZÁLEZ; ESPÍNDOLA, 2009). Tais modelos são a generalização

dos modelos de Malthus e Verhust com base na função logaritmo generalizado e na função exponencial generalizada (MARTINEZ; GONZÁLEZ; TERCARIOL, 2008).

Os modelos acima apresentados são considerados modelos fenomenológicos, pois só levam em conta o nível macroscópico, que são informações da população como um todo. Por exemplo o tamanho da população. As informações pertinentes a cada indivíduo a nível microscópico são desprezadas nestes modelos.

Nesta pesquisa, revisamos o modelo apresentado por Mombach et al. (2002) e apresentamos alguns casos particulares deste modelo. O modelo proposto por Mombach et al. (2002) é um modelo unificado para o crescimento de uma população de células, o qual propõe que o crescimento sigmoidal em sistemas celulares é um processo auto-organizado que ocorre devido às interações de longo alcance entre as células, as quais são mediadas por meio de parâmetros peculiares aos indivíduos da população. O modelo de Mombach et al. (2002) consiste em calcular a taxa de crescimento referente a cada indivíduo por meio da concorrência entre a taxa de proliferação e a de inibição que são modeladas por uma lei de potência da distância entre as células. Por meio do modelo proposto por Mombach et al. (2002) são recuperados os modelos logístico, Richards, Gompertz e exponencial, através da relação entre o comprimento de interação (neste trabalho definido por gama) e a dimensão fractal da estrutura celular.

Baseados no modelo apresentado por Mombach et al. (2002), mostramos neste trabalho como as interações individuais - ou microscópicas - entre os indivíduos (ou agentes) que compõem uma população dão origem a comportamentos coletivos - ou macroscópicos - emergentes dessas interações. Sendo assim, propomos modelos matemáticos/computacionais que descrevem detalhes particulares dos indivíduos e que levam à emergência de comportamentos coletivos.

Esta dissertação está organizada da seguinte forma. No capítulo 2 são apresentados os modelos tradicionais como os modelos de Malthus, Verhulst e Gompertz, assim como modelos mais recentes, como os modelos de Richards e de Mombach, os quais estão relacionados com o nosso trabalho.

O capítulo 3 é dedicado à análise do modelo proposto por Mombach, demonstrando alguns casos particulares e alguns resultados para uma e duas dimensões. No capítulo 4 é apresentado o modelo tipo ringue em 1 dimensão. Este modelo é formulado com condições periódicas de contorno, o que torna os cálculos mais simples e impõe a característica de uma linha de comprimento infinito na qual a população está inserida. As conclusões desses estudos são apresentadas no capítulo 5.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

Serão discutidos ao longo deste capítulo alguns dos principais modelos de crescimento populacional, os quais explicam relações pertinentes ao sistema. Tais relações serão a base para a descrição de alguns casos particulares e para a formulação de um modelo. Quando analisamos uma população, podemos verificar que as interações individuais entre seus componentes resultam em comportamentos macroscópicos não triviais.

Um sistema formado por muitos componentes que interagem entre si na ausência de um controlador central recebe o nome de Sistema Complexo (SC). Os agentes (indivíduos) interagem entre si podendo dar origem a comportamentos coletivos que diferem do comportamento individual de cada agente. Podemos citar como exemplo de um sistema complexo um formigueiro, que consiste de grandes populações de agentes conectados. Neste sistema, a dinâmica global emerge do resultado das ações de suas partes, em vez de ser imposta por um controlador central (BOCCARA, 2004). O comportamento macroscópico emerge exclusivamente das interações microscópicas. Enfim, sistema complexo é um campo interdisciplinar de pesquisa que procura explicar como um grande número de entidades relativamente simples organizam-se, sem o benefício de qualquer controlador central, em uma forma coletiva que cria padrões, usa a informação, e, em alguns casos, evolui e aprende. Em sistemas complexos, os indivíduos estão interligados e o campo de complexidade é em si um entrelaçamento de muitos campos diferentes (BAR-YAM, 1997).

2.1 Modelos de crescimento populacional

Modelos de crescimento têm se mostrado importantes na descrição e previsão de um grande número de processos em diversas áreas do conhecimento,

como física, química, demografia, economia, ecologia, epidemiologia, entre outras disciplinas. Esses modelos são construídos na tentativa de prever o tamanho $N(t)$ de uma população num dado momento t , a partir do tamanho inicial $N_0 \equiv N(t = 0)$ dessa população. Nos últimos anos, tem-se focado na tentativa de generalização desses modelos com o objetivo de unificar as variáveis empíricas relevantes (MARTINEZ; GONZÁLEZ; ESPÍNDOLA, 2009; MARTINEZ; GONZÁLEZ; TERCARIOL, 2008). Os parâmetros mais importantes presentes nesses modelos são a taxa de crescimento k e a capacidade de suporte $K = N(t \rightarrow \infty)$ (tamanho da população no equilíbrio). A tentativa de generalização de modelos tem inserido outras constantes e parâmetros aos modelos no sentido de torná-los mais completos e com melhores ajustes aos dados experimentais.

Um fato importante, o que merece questionamento, é que a maioria dos modelos presentes na literatura lida com parâmetros puramente macroscópicos, inseridos aos modelos com a intenção de ajustar aos dados experimentais. Dessa forma, esses modelos desprezam as relações microscópicas presentes nos indivíduos que constituem a população (MALTHUS, 1798). Por exemplo, o modelo de Gompertz, descrito com detalhes logo a seguir, foi construído puramente para se ajustar aos dados experimentais da população humana. É claro que esse tipo de abordagem é bastante útil pois:

- i) elimina uma grande quantidade de variáveis não relevantes que complicariam a descrição do sistema;
- ii) considera apenas algumas poucas grandezas relevantes e fáceis de serem medidas.

No entanto, uma abordagem microscópica e um conseqüente comportamento macroscópico emergente se mostram de grande valia para um entendimento

mais robusto de uma população.

Essencialmente, modelos de crescimento obedecem à descrição

$$\frac{d}{dt}N(t) = N(t)F(N), \quad (2.1)$$

segundo a qual a variação do tamanho da população num dado momento t depende diretamente do número atual de indivíduos $N(t)$, ponderado pelo fator $F(N)$, chamado de função de saturação induzida. Essa função é o que caracteriza o modelo. O crescimento populacional pode ser descrito por,

$$\frac{d}{dt}[\ln(N)] = F(N). \quad (2.2)$$

Como exemplos de modelos de crescimento podemos citar:

Modelo de Malthus

Thomas Robert Malthus é considerado o precursor da demografia com seus estudos sobre populações. Em seu modelo, Malthus previa que a população crescia como uma progressão geométrica e que os recursos para manter essa população crescia como uma progressão aritmética, $F(N) = k$. Esse modelo considera recursos ilimitados, o que proporciona um crescimento exponencial da população (MURRAY, 2002). A equação diferencial que representa o modelo de Malthus é dada por:

$$\frac{dN}{dt} = kN,$$

cujas soluções desse modelo é (MURRAY, 2002):

$$N(t) = N_0e^{kt}. \quad (2.3)$$

Modelo de Verhulst

Pierre François Verhulst iniciou os estudos na área de dinâmica po-pulacional inspirado nos trabalhos de Malthus. Verhulst tinha um grande conhecimento na área da matemática e estatística, que ele utilizou para fazer seu modelo. Tendo como base os dados estatísticos disponíveis na época, Verhulst completa o modelo de crescimento exponencial de Malthus com a introdução do fator de inibição do crescimento em seu modelo.

Este modelo possui um termo de saturação que representa a escassez de recursos do ambiente. Ele também é conhecido como modelo logístico, pois sua forma discreta conduz ao modelo do mapa logístico. A equação diferencial que representa o modelo de Verhulst é dada por:

$$\frac{dN}{dt} = kN \left(1 - \frac{N}{K} \right),$$

cuja solução desse modelo é dada por (MURRAY, 2002):

$$N(t) = \frac{K}{1 - \left(1 - \frac{K}{N_0} \right) e^{-kt}}. \quad (2.4)$$

O modelo de Malthus é um caso particular do modelo de Verhulst, o qual é recuperado quando a quantidade de recursos do ambiente é infinita; ou seja, quando $K \rightarrow \infty$.

Modelo de Gompertz

Benjamin Gompertz foi o primeiro a demonstrar matematicamente que a mortalidade cresce geometricamente. Também inspirado nos trabalhos de Malthus, Gompertz desenvolveu seu próprio modelo que levava em consideração a taxa de mortalidade, com base nos cálculos de anuidades e seguros contra morte.

Os trabalhos de Gompertz foram reformulados por Makeham, o qual apresentou à comunidade científica a “Lei de Gompertz-Makeham”(MURRAY; FRENZEN, 1986).

Este modelo foi proposto inicialmente para descrever taxas de mortalidades em populações humanas, embora também descreva a dinâmica populacional de outros sistemas biológicos. A equação diferencial que representa o modelo de Gompertz é dada por:

$$\frac{dN}{dt} = -kn \ln \left(\frac{N}{K} \right),$$

cuja solução desse modelo é dada por (MURRAY; FRENZEN, 1986):

$$N(t) = K e^{\ln \left(\frac{N_0}{K} \right) e^{-kt}}. \quad (2.5)$$

2.2 Funções generalizadas e os modelos de Richards e Von Foerster

Nos últimos anos, o grupo de Modelagem Computacional de Sistemas Complexos da FFCLRP-USP, estabeleceu uma linha de investigação de modelos unificados a partir das chamadas funções generalizadas ou \tilde{q} -funções (ARRUDA et al., 2008; MARTINEZ; GONZÁLEZ; TERCARIOL, 2008). Dentre essas funções, podemos citar a generalização da função logaritmo, ou função \tilde{q} -logaritmo; e a função exponencial generalizada, ou função \tilde{q} -exponencial. Essas funções têm se mostrado importantes pois permitem um fácil manuseio algébrico de expressões, bem como recuperar casos particulares (CABELLA; MARTINEZ; RIBEIRO, 2011).

A função \tilde{q} -logaritmo é definida como,

$$\ln_{\tilde{q}}(x) = \int_1^x \frac{dt}{t^{1-\tilde{q}}} = \lim_{\tilde{q}' \rightarrow \tilde{q}} \frac{x^{\tilde{q}'} - 1}{\tilde{q}'}, \quad (2.6)$$

que nada mais é que uma generalização, através da introdução do parâmetro \tilde{q} , da

função logaritmo natural. Esta função, definida como o valor da área abaixo da curva da hipérbole não simétrica $F_{\tilde{q}}(t) = 1/t^{1-\tilde{q}}$ no intervalo $t \in [1, x]$, recupera a função logaritmo no limite $\tilde{q} \rightarrow 0$:

$$\lim_{\tilde{q} \rightarrow 0} \ln_{\tilde{q}}(x) = \ln(x). \quad (2.7)$$

A função inversa da \tilde{q} -logaritmo é a \tilde{q} -exponencial,

$$e_{\tilde{q}}(x) = \begin{cases} \lim_{\tilde{q}' \rightarrow \tilde{q}} (1 + \tilde{q}' x)^{\frac{1}{\tilde{q}'}} , & \text{se } \tilde{q}x > -1; \\ 0, & \text{de outra forma.} \end{cases} \quad (2.8)$$

Para $\tilde{q} = 0$, recupera-se a função exponencial: $e_0(x) = e^x$.

A generalização de modelos de crescimento por meio de um parâmetro de controle foi primeiramente proposta por Richards (1959). O modelo de Richards mostra que os modelos de Gompertz e Verhulst podem ser generalizados a partir de modelos simples,

$$F(N) = K \frac{1 - \left(\frac{n}{K}\right)^{\tilde{q}}}{\tilde{q}}, \quad (2.9)$$

onde \tilde{q} é um parâmetro do modelo. Esse modelo, proposto originalmente por Richards (1959), representa um passo importante na construção de modelos unificados. Richard usou \tilde{q} sem conhecer as equações generalizadas e seu modelo tem como casos particulares:

- i) o modelo de Verhulst, quando $\tilde{q} = 1$;
- ii) o modelo de Gompertz, quando $\tilde{q} \rightarrow 0$ (MONTROLL; BADGER, 1974; MONTROLL; WEST, 1979).

O estudo dessas funções generalizadas tem sido motivado principalmente pelo fato que o modelo de Richards pode ser reescrito em termos da função \tilde{q} -logaritmo. O modelo de Richards (2.9) pode ser reescrito em termos da função \tilde{q} -logaritmo introduzida em (2.6) pela forma

$$F(N) = -K \ln_{\tilde{q}} \left(\frac{n}{q} \right). \quad (2.10)$$

A reescrita do Modelo de Richards em termos das \tilde{q} -funções possibilita uma melhor descrição desse modelo. Por exemplo, a solução analítica pode ser escrita de uma forma bastante compacta e facilmente manipulável, dada por

$$N(t) = \frac{K}{e_{\tilde{q}} \left(\ln_{\tilde{q}} \left(\frac{K}{n_0} \right) e^{-kt} \right)}. \quad (2.11)$$

A solução desse modelo com funções generalizadas foi estudada e publicada em Cabella, Martinez e Ribeiro (2011).

Modelo de Von Foerster

Para o modelo proposto por Malthus, uma determinada população dobra o tamanho com um intervalo de tempo constante, por exemplo, se uma determinada população estava com $N(0) = 2000$ indivíduos e com $N(3) = 4000$ indivíduos a cada intervalo de $\Delta t = 3$ a população dobra. No entanto, no modelo proposto por Von Foerster, esse intervalo de tempo diminui com o passar do tempo. Isso ocorre até o intervalo de tempo que uma população leva para dobrar o tamanho tender a zero, assim, a população aumenta infinitamente em tempo finito.

$$F(N) = rN^{1-\tilde{q}}, \quad (2.12)$$

sendo r a taxa de crescimento.

Esse modelo se encaixa muito bem à população humana. A solução desse modelo pode ser obtida por Murray (2002):

$$N(t) = N_0 e_{\tilde{q}}(r_{\tilde{q}} t). \quad (2.13)$$

2.3 Taxa per capita de crescimento

Todos os modelos de crescimento populacional podem ser escritos na forma:

$$\frac{dN}{dt} = NF(N), \quad (2.14)$$

onde a função $F(N)$ é chamada taxa per capita de crescimento.

Podemos reescrever a equação $F(N)$ na forma de logaritmo generalizado, por:

$$F(N) = -k \ln_{\tilde{q}} \left(\frac{N}{K} \right). \quad (2.15)$$

Dessa forma, podemos recuperar diversos modelos de crescimento populacional, variando os parâmetros K e \tilde{q} .

i) Para $\tilde{q} = 1$, temos:

$$\begin{aligned} F(N) &= -k \left[\frac{(N/K)^{\tilde{q}} - 1}{\tilde{q}} \right], \\ F(N) &= -k \left[\frac{N}{K} - 1 \right], \\ F(N) &= k \left(1 - \frac{N}{K} \right), \end{aligned}$$

Recupera-se o modelo de Verhulst.

ii) Para $\tilde{q} = 1$ e $K \rightarrow \infty$

$$F(N) = k \left(1 - \frac{N}{K} \right) = r.$$

Recupera-se o modelo de Malthus.

iii) Para $\tilde{q} \rightarrow 0$

$$F(N) = -k \ln \left(\frac{N}{K} \right).$$

Recupera-se o modelo de Gompertz.

2.4 Modelo microscópico

Para definirmos a complexidade de um sistema, precisamos considerar as informações necessárias para descrever seu macroestado do sistema. Para se obter uma grande quantidade de informações do macroestado de um sistema, deve haver correlações com seu microestado (BAR-YAM, 1997). Um exemplo é quando um conjunto de átomos (microscópicos) que movimentam nos fornecem informações em macroescala, como a temperatura (SETHNA, 2006).

Um outro exemplo de modelos microscópicos que são usados para obter informações macroscópicas é o da economia, no qual os indivíduos, empresas e mercado no nível microscópico dão informações sobre a economia como um todo, no nível macroscópico (MITCHELL, 2009).

Em dinâmica de populações o modelo microscópico descreve como as interações microscópicas entre os indivíduos afetam a dinâmica total da população. O primeiro passo para descrever esse modelo foi obtido a partir de um modelo microscópico para o crescimento de células apresentado por Mombach et al. (2002). Nesse modelo, foi possível observar consequências macroscópicas das interações dos microcomponentes e ainda conseguir uma interpretação física para o parâmetro \tilde{q} .

Modelo de Mombach

Esse modelo descreve analiticamente um sistema onde se considera que a taxa de replicação de uma célula é regulada por uma competição entre continuar a se autorreplicar e as interações inibitórias das células vizinhas, que são modeladas por um termo dependente da distância.

A taxa de replicação das células obedece:

$$[\text{Taxa de Replicação}] = [\text{estímulo em autorreplicar-se}] - [\text{inibição das células vizinhas}].$$

Baseado nessa idéia pode-se dizer que a atualização no tempo da população celular (N) deve obedecer a regra

$$N(t + \Delta t) = N(t) + N(t) \sum_{i=1}^{N(t)} R_i, \quad (2.16)$$

sendo

$$R_i = G_i - J \sum_{j \neq i} \frac{1}{|\vec{r}_i - \vec{r}_j|^\gamma}, \quad (2.17)$$

a taxa de replicação da i -ésima célula, e G_i o estímulo da célula i em autorreplicar-se. O segundo termo do lado direito de (2.17) nos dá a inibição sofrida por i decorrente da presença das demais células. A intensidade da inibição é dependente da distância $|\vec{r}_i - \vec{r}_j|$ entre o par ij , com J modulado pelo fator γ .

Tomando o limite $\Delta t \rightarrow 0$ em (2.16) chega-se ao modelo microscópico,

$$\frac{d}{dt} N(t) = \sum_{i=1}^N \left[G_i - J \sum_{j \neq i} \frac{1}{|\vec{r}_i - \vec{r}_j|^\gamma} \right]. \quad (2.18)$$

Mombach et al, usando premissas de que a população celular possui uma estrutura caracterizada pela dimensão fractal D_f , mostraram que o modelo micros-

cópico (2.18) pode ser reescrito em termos apenas de variáveis macroscópicas. A definição de dimensão fractal está apresentada no apêndice (A).

Seguindo as manipulações algébricas desenvolvidas em Mombach et al. (2002), conclui-se que o modelo (2.18) pode ser reescrito na forma:

$$\frac{d}{dt} \ln N = \langle G \rangle + \frac{\omega J}{D_f \left(1 - \frac{\gamma}{D_f}\right)} - \left(\frac{\omega}{D_f}\right)^{\frac{\gamma}{D_f}} \frac{J}{\left(1 - \frac{\gamma}{D_f}\right)} N^{1 - \frac{\gamma}{D_f}}, \quad (2.19)$$

onde $\langle G \rangle = \sum_i^N G_i/N$ é o valor médio do estímulo das células em autorreproduzir-se, e ω é uma constante relacionada à geometria. O resultado acima se mostra importante no sentido de que ele apresenta apenas grandezas macroscópicas, embora tenha sido obtido unicamente por premissas microscópicas. Em outras palavras, o comportamento global emerge das interações locais entre as células que constituem a população.

Para completar, Mombach et al. (2002) identificaram o resultado (2.19) com o modelo de Richards. Dessa forma, pode-se trabalhar a dinâmica populacional celular em termos do modelo definido pela equação (2.10) e conseqüentemente pelo formalismo das \tilde{q} -funções.

2.5 Nova abordagem do modelo de Mombach e outros

Uma manipulação algébrica conveniente para o modelo de Mombach pode ser obtida através do formalismo desenvolvido pelo grupo de Ribeirão Preto (CABELLA; MARTINEZ; RIBEIRO, 2011; MARTINEZ; GONZÁLEZ; ESPÍN-DOLA, 2009; MARTINEZ; GONZÁLEZ; TERCARIOL, 2008) que permite lidar com a dinâmica populacional por meio das \tilde{q} -funções. Nesse sentido, podemos reescrever o resultado (2.19) em termos do modelo de Richards,

$$\frac{d}{dt} \ln N = -k \ln_{\tilde{q}} \left(\frac{N}{K} \right). \quad (2.20)$$

Embora as equações (2.19) e (2.20) representem exatamente o mesmo modelo, a segunda apresenta-se mais compacta, o que facilita a interpretação das grandezas envolvidas. Como exemplo disso, o parâmetro \tilde{q} ganha uma interpretação física relacionada ao alcance das interações entre as células (dado pelo parâmetro γ) e à dimensão fractal, da seguinte forma:

$$\tilde{q} = 1 - \frac{\gamma}{D_f}. \quad (2.21)$$

Continuando a comparação entre (2.19) e (2.20), juntamente com (2.6), a taxa de crescimento k assume a forma:

$$k = \tilde{q} \langle G \rangle + \frac{\omega J}{D_f}, \quad (2.22)$$

e o tamanho da população no equilíbrio será dado por:

$$K = \left(\frac{\tilde{q} \langle G \rangle + \frac{\omega J}{D_f}}{\left(\frac{\omega}{D_f} \right)^{\frac{\tilde{q}}{D_f}} J} \right)^{\frac{1}{\tilde{q}}}. \quad (2.23)$$

Casos Limites

Como vimos na seção anterior, o modelo de Richards é um modelo generalizado que tem como casos particulares o modelo de Gompertz e o modelo de Verhulst.

i) $\gamma = 0 \Leftrightarrow \tilde{q} = 1$

Quando a dinâmica acontece com um fator de interação $\gamma = 0$, o que

significa que todas as células interagem da mesma forma, não importando quão distantes duas células estejam entre si, temos uma dinâmica dada pelo modelo de Verhulst. De acordo com (2.21), temos nesse caso $\tilde{q} = 1$. Dessa forma, o modelo de Verhulst pode ser interpretado como uma aproximação de campo médio para a dinâmica populacional.

Para esse caso limite, a partir de (2.6), o modelo (2.20) ganha a forma,

$$\frac{d}{dt} \ln N = k \left(\frac{N}{K} - 1 \right). \quad (2.24)$$

Além disso, as equações (2.22) e (2.23) temos,

$$k = \langle G \rangle + \frac{\omega J}{D_f},$$

e

$$K = \frac{\langle G \rangle}{J} + \frac{\omega}{D_f}, \quad (2.25)$$

respectivamente.

ii) $\gamma = D_f \Leftrightarrow \tilde{q} = 0$

O modelo de Gompertz emerge quando o parâmetro de interação escala com a dimensão fractal da população. Nesse caso $\gamma \rightarrow D_f$ quando $\tilde{q} \rightarrow 0$. Tomando o limite $q \rightarrow 0$ em (2.20), (2.22) e (2.23), e por meio das propriedades das \tilde{q} -funções, chega-se à seguinte equação:

$$\frac{d}{dt} \ln N = -k \ln N \left(\frac{N}{K} \right), \quad (2.26)$$

que é o modelo de Gompertz com a taxa de crescimento dada por:

$$k = \frac{\omega J}{D_f}, \quad (2.27)$$

e capacidade de suporte,

$$K = \frac{\omega}{D_f} e^{\frac{D_f(G)}{J\omega}}. \quad (2.28)$$

Assim, podemos verificar que a capacidade de suporte de uma população depende de parâmetros tais como, o valor médio do estímulo em autorreplicar-se, a dimensão fractal, a densidade populacional (ω) e o fator de inibição. Com isso, qualquer alteração feita em um destes parâmetros acarretará em um novo valor de equilíbrio para a população.

3 ANÁLISE DO MODELO DE MOMBACH E COLABORADORES PARA UMA DIMENSÃO E DUAS DIMENSÕES

Neste capítulo será feito um estudo de caso do modelo de Mombach et al. (2002), obtendo resultados para uma e duas dimensões. A partir destes resultados, mostraremos algumas particularidades do modelo, as quais descreverão como será a evolução temporal de uma população de acordo com os parâmetros utilizados.

O modelo de Mombach et al. (2002) foi importante pois relacionou as variáveis macroscópicas de modelos de dinâmica populacional com variáveis microscópicas relacionadas à interação celular. Esse modelo, no entanto, foi realizado a partir de um estudo mais sólido, principalmente no que diz respeito à estrutura fractal que o modelo exige para a dinâmica. Mombach et al. (2002) mostraram que a estrutura (fractal) - na qual os indivíduos estão inseridos - afeta o crescimento da população. No entanto eles não responderam de que forma o crescimento populacional afeta essa estrutura. A estrutura não está pronta a priori, ela é um produto da própria dinâmica populacional, e isso ainda não foi bem explorado.

Para responder a essas questões implementamos a equação (2.17) num modelo baseado em agentes. Essa implementação possibilitará simular e observar como uma regra local afeta a dinâmica do sistema como um todo. Esse tipo de abordagem está sendo feita pela primeira vez, pois no artigo do Mombach et al. (2002) não fizeram esse estudo de caso.

3.1 O modelo de Mombach e colaboradores

Considere que os indivíduos estejam dispostos em uma rede circular de tamanho πR_{max}^2 . Cada sítio dessa rede pode ou não estar ocupado por um indivíduo. Vamos representar o i -ésimo sítio dessa rede pela variável $\sigma_i = 0, 1$,

onde $i = 1, \dots, R_{max}$. Se $\sigma_i(t) = 1$, o sítio está ocupado, e se $\sigma_i(t) = 0$, o sítio está desocupado (vazio). O tamanho da população no instante t pode ser facilmente computado por:

$$N(t) = \sum_{i=1}^{R_{max}} \sigma_i(t). \quad (3.1)$$

A figura 1 representa uma rede com sítios que serão preenchidos caso $\sigma_i = 1$ ou que ficarão vagos, caso $\sigma_i = 0$.

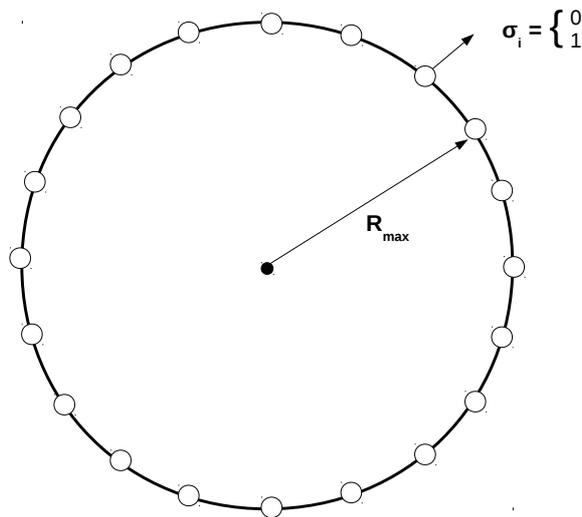


Figura 1 Representação gráfica da disposição dos sítios na rede.

A cada instante t , todos os indivíduos são atualizados de forma a determinar o número de filhos que cada um deles irá gerar. Caso exista um indivíduo no sítio i , ou seja $\sigma_i(t) = 1$, o número de filhos desse indivíduo será:

$$R_i = G_i - J \sum_{j \neq i} \frac{1}{|\vec{r}_i - \vec{r}_j|^\gamma}, \quad (3.2)$$

sendo, R_i é a taxa de replicação de uma célula i , de acordo com a equação (2.17). Caso $R_i < 0$, o que significa que a inibição proveniente dos vizinhos é maior que a capacidade intrínseca desse indivíduo em se reproduzir, então esse indivíduo morre: $\sigma_i(t+1) = 0$. Caso $R_i > 0$, então R_i novos indivíduos serão introduzidos na rede. A localização desses novos indivíduos é feita de duas formas:

- 1^a) introduzindo-os aleatoriamente na rede; ou
- 2^a) introduzindo-os na vizinhança do sítio.

Um aspecto importante é que a capacidade de autorreplicação G_i dos indivíduos localizados no i -ésimo pode ser:

- 1^o) idêntico para todos os indivíduos da população; ou
- 2^o) gerado a partir de uma distribuição.

O valor dos parâmetros que vão estabelecer o número de descendentes ($\{G_i\}_i$, γ e J) somado à forma como os novos sítios serão espalhados pela rede determinam a estrutura fractal com que a população vai se dispor pela rede. Será bastante conveniente a investigação da forma como o valor da dimensão fractal da estrutura se relaciona com as diferentes escolhas das regras de interação local.

3.2 Resultados para uma dimensão

O modelo apresentado por Mombach et al. (2002) é um modelo genérico, pois pode ser utilizado para qualquer dimensão fractal, sendo assim, aplicamos o modelo de Mombach para uma dimensão encontrando características novas e algumas particularidades.

Levando em conta a proliferação celular como resultado das interações de curto e de longo alcance entre as células, verificamos uma competição entre

as interações inibitórias e a autoproliferação, o que define a estabilização de uma população celular.

Partimos dos pressupostos:

- i) A estrutura celular é um fractal caracterizado por um R_{max} (a máxima distância entre o centro de massa, e as partículas da estrutura) e uma dimensão fractal D_F incorporada em um espaço euclidiano de dimensão D .
- ii) A interação entre as células é de longa distância.
- iii) A replicação resulta da competição entre a taxa de proliferação e a de inibição.

$$[\text{Taxa de Replicação}] = [\text{autorreplicação estimulada}] - [\text{inibição do campo}] \quad (3.3)$$

$$|\vec{r}| = |\vec{r}_i - \vec{r}_j|,$$

sendo $\vec{r}_i = x_i \hat{r}$ e $\vec{r}_j = x_j \hat{r}$.

A taxa de replicação de uma célula específica é dada por:

$$[\text{Taxa de Replicação}] = [\text{Autoestímulo}] - [\text{Inibição proveniente das cél. vizinhas}]. \quad (3.4)$$

Vamos considerar que a inibição proveniente das células vizinhas decaia com a distância, de acordo com um expoente de decaimento γ .

Vamos então considerar a partir da equação (3.4) que a taxa de replicação

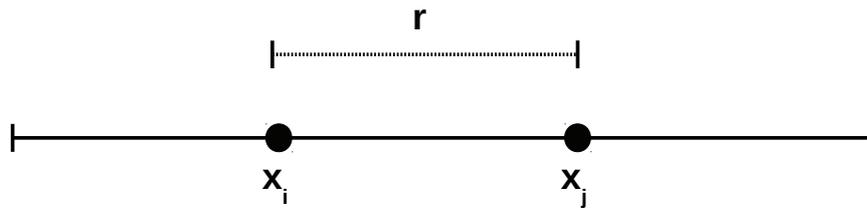


Figura 2 Distância entre uma célula "i" e sua vizinha "j".

R_i , da célula i é dada por (2.17):

$$R_i = G_i - J \sum_{j \neq i} \frac{1}{|\vec{r}_i - \vec{r}_j|^\gamma}.$$

Como a dinâmica populacional desse sistema é governado pela equação (2.16):

$$N(t + \Delta t) = N(t) + \Delta t \sum_{i=1}^N R_i,$$

que pode ser reescrita como:

$$\frac{\Delta N(t)}{\Delta t} = \frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t} = \sum_{i=1}^N R_i,$$

o limite será dado por:

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta N(t)}{\Delta t},$$

então, temos que:

$$\frac{dN(t)}{dt} = \sum_{i=1}^N R_i,$$

sendo R_i dado por:

$$R_i = G_i - J \sum_j \frac{(1 - \delta_{ij})}{|\vec{r}_j - \vec{r}_i|^\gamma}, \quad (3.5)$$

onde G_i é a taxa de replicação intrínseca da célula i .

Podemos observar que o segundo termo da equação (3.5) calcula a parte responsável pela inibição, sendo γ o intervalo de interação.

Assim temos:

$$\frac{dN}{dt} = \sum_{i=1}^N \left[G_i - J \sum_{j,i} \frac{(1 - \delta_{ij})}{|\vec{r}_j - \vec{r}_i|^\gamma} \right].$$

Como $\langle G \rangle = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N G_i$, temos:

$$\frac{dN}{dt} = N \langle G \rangle + J \sum_{j,i} \left[\frac{(1 - \delta_{ij})}{|\vec{r}_j - \vec{r}_i|^\gamma} \right]. \quad (3.6)$$

Usando a propriedade do delta de Kronecker que diz:

$$\delta_{ij} = \begin{cases} 1, & \text{se } i = j \\ 0, & \text{se } i \neq j \end{cases}$$

e considerando

$$I_i = \sum_{j=1}^N \frac{(1 - \delta_{ij})}{|\vec{r}_i - \vec{r}_j|^\gamma} = \sum_{j=1}^N (1 - \delta_{ij}) |\vec{r}_i - \vec{r}_j|^{-\gamma}, \quad (3.7)$$

obtemos

$$I_i = \sum_{j=1}^n (1 - \delta_{ij}) \int dr |r|^{-\gamma} \delta(r - (x_i - x_j)),$$

sabendo que

$$\int \delta(x - a) dx = 1.$$

Podemos reescrever essa equação da seguinte forma:

$$I_i = \int dr |r|^{-\gamma} \left[\sum_{j=1}^N \delta(r - (x_i - x_j)) \right] - \int dr |r|^{-\gamma} \left[\sum_{j=1}^N \delta_{ij} \delta(r - (x_i - x_j)) \right],$$

colocando a integral em evidência e escrevendo um único somatório, temos:

$$I_i = \int dr |r|^{-\gamma} \left[\left(\sum_{j=1}^N \delta(r - (x_i - x_j)) \right) - \delta(r) \right],$$

podemos reescrever a integral da seguinte forma:

$$I_i = \int \frac{dr}{|r|^\gamma} \sum_{j \neq i} \delta[r - (x_i - x_j)]. \quad (3.8)$$

Sendo, $\lambda(r) dr = dr \sum_{j \neq i} \delta(r - (x_i - x_j))$, onde $dN = \lambda(r) dr$ é o número de células entre r e $r + dr$.

Assim podemos reescrever I_i , em termos de uma integral definida de 1 a R_{max} , onde 1 é uma unidade da distância entre as células:

$$I_i = \int_1^{R_{max}} \frac{\lambda(r) dr}{|r|^\gamma}, \quad (3.9)$$

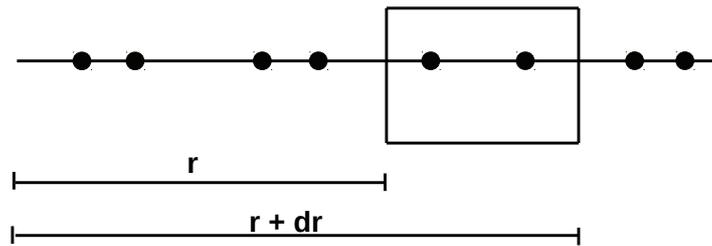


Figura 3 Elemento diferencial da distância de uma célula com sua vizinha mais próxima.

mas sabemos que:

$$\lambda(r) = \frac{dN}{dr} = \frac{N}{R_{max}}.$$

Assim como $\int dN = N$, temos:

$$I_i = \frac{N}{R_{max}} \int_1^{R_{max}} \frac{dr}{|r|^\gamma}.$$

Podemos também escrever I_i em termos da função logaritmo generalizado, o que nos fornece mais um parâmetro para análise:

$$I_i = \frac{N}{R_{max}} \int_1^{R_{max}} |r|^{-\gamma} dr,$$

temos:

$$I_i = \frac{N}{R_{max}} \left. |r|^{-\gamma+1} \right|_1^{R_{max}},$$

resolvendo esse intervalo, temos:

$$I_i = \frac{N}{R_{max}} \left[\frac{R_{max}^{1-\gamma} - 1}{(1-\gamma)} \right].$$

Utilizando a propriedade da logaritmo generalizado, que diz:

$$\ln_q(x) = \frac{x^q - 1}{q}.$$

Podemos reescrever a função I_i , adotando $q \equiv 1 - \gamma$:

$$I_i = \frac{N}{R_{max}} \ln_q(R_{max}), \quad (3.10)$$

onde I_i só depende de n , logo $I_i = I_N$, isso é importante, pois o termo deixa de ser dependente de i e agora passa a depender do número de células, assim temos:

$$\frac{dN}{dt} = \sum_{i=1}^N \left[G_i - \frac{JN}{R_{max}} \ln_q(R_{max}) \right]. \quad (3.11)$$

Assim para $\gamma = 1$, temos:

$$I_i = \frac{N}{R_{max}} \ln(r) \Big|_1^{R_{max}},$$

o que pode ser escrito como:

$$I_i = \frac{N}{R_{max}} \ln(R_{max}).$$

Adotando $\lambda = \omega = \frac{N}{R_{max}}$, como valor constante.

Lembrando que:

$$\langle G \rangle = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N G_i,$$

ou

$$\sum_{i=1}^N G_i = N \langle G \rangle,$$

temos:

$$\frac{dN}{dt} = N \langle G \rangle - NJ\omega \ln_q(R_{max}),$$

colocando N em evidência, temos:

$$\frac{dN}{dt} = N \left[\langle G \rangle - J\omega \ln_q(R_{max}) \right]. \quad (3.12)$$

Assim verificamos que a variação do número de indivíduos com o decorrer do tempo em uma dimensão está relacionada com o número de indivíduos no instante anterior, com parâmetros como $\langle G \rangle$ e J , e com o R_{max} .

A equação (3.12) depende apenas dos parâmetros macroscópicos do sistema, mesmo sendo deduzido a partir do indivíduo, ou seja, do nível microscópico. Este resultado encontrado em uma dimensão representa um avanço no conhecimento de padrões de crescimento, uma vez que não foi construído para se encaixar a dados macroscópicos, surge naturalmente a partir da própria interação entre os indivíduos.

3.3 Resultados para duas dimensões

Aplicando o modelo proposto por Mombach et al. (2002) em duas dimensões, encontramos algumas características novas e particularidades, a partir das quais recuperamos alguns modelos importantes. Considere uma população de

células dispostas em uma lâmina circular de espessura desprezível, como mostra a figura 4.

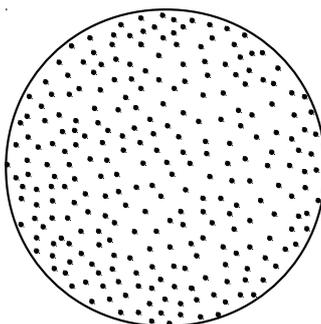


Figura 4 População de células dispostas em uma lâmina.

Utilizando a equação (3.7), que pode ser utilizada tanto para $D = 1$ como para $D = 2$, podemos reescrevê-la na forma:

$$I_i = \sum_{j=1}^N (1 - \delta_{ij}) |\vec{r}_i - \vec{r}_j|^{-\gamma}. \quad (3.13)$$

Introduzindo uma variável $\vec{r} \rightarrow \vec{r}_i - \vec{r}_j$, na equação (3.13) a partir da “Delta de Dirac” e lembrando que a função Delta de Dirac $\delta(\vec{r})$ em duas dimensões obedece a propriedade:

$$F(\vec{r}_0) = \int \int_{-\infty}^{\infty} dx dy \delta(\vec{r} - \vec{r}_0) F(\vec{r}),$$

onde

$$\begin{aligned}\vec{r} &= x\vec{i} + y\vec{j}, \\ \vec{r}_0 &= r_{0x}\vec{i} + r_{0y}\vec{j},\end{aligned}$$

Podemos reescrever a equação (3.13):

$$I_i = \sum_{j=1}^N (1 - \delta_{ij}) \int \int dxdy \delta[\vec{r} - (\vec{r}_i - \vec{r}_j)] |\vec{r}|^{-\gamma}.$$

Sendo, $|\vec{r}| \equiv r = \sqrt{x^2 + y^2}$ e $\vec{r}_i = x_i\hat{i} + y_i\hat{j}$, temos:

$$I_i = \int \int \frac{dxdy}{r^\gamma} \left[\sum_{j=1}^N \delta(\vec{r} - (\vec{r}_i - \vec{r}_j)) - \sum_{j=1}^N \delta_{ij} \delta(\vec{r}_i - \vec{r}_j) \right],$$

resolvendo o último somatório, temos:

$$I_i = \int \int \frac{dxdy}{r^\gamma} \left[\sum_{j=i}^N \delta(\vec{r} - (\vec{r}_i - \vec{r}_j)) + \delta(\vec{r}) - \delta(\vec{r}) \right],$$

o que pode ser escrito como:

$$I_i = \int \int \frac{dxdy}{r^\gamma} \left[\sum_{j=i}^N \delta(\vec{r} - (\vec{r}_i - \vec{r}_j)) \right]. \quad (3.14)$$

Sendo $\sigma(\vec{r})dA$ o número de células dentro de um elemento de área dA , onde $dxdy$ se adotarmos coordenadas cartesianas e $\sigma(\vec{r})$ a densidade superficial de células na posição \vec{r} . Levando em conta também que $\sum_{j \neq i} \delta(\vec{r} - (\vec{r}_i - \vec{r}_j))$ possui termos não nulos cujas células estão a uma distância r da célula'

Logo: $dxdy \sum_{j \neq i} \delta(\vec{r} - (\vec{r}_i - \vec{r}_j))$ não é nulo apenas na região de área dA , e portanto, nulo para todas as outras células não pertencentes a esta região.

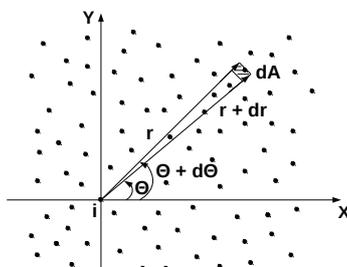


Figura 5 Representação de um elemento diferencial do número de elementos da população em função de um elemento diferencial de área em coordenadas polares.

Esta região rachurada, de área dA fica a uma distância r da célula i . Dessa forma, $dA \sum_{j \neq i} \delta(\vec{r} - (\vec{r}_i - \vec{r}_j))$, representa o número de células que se encontra dentro de um elemento de área dA que fica a uma distância r da célula i , logo:

$$dA \sum_{j \neq i} \delta(\vec{r} - (\vec{r}_i - \vec{r}_j)) = \sigma dA, \quad (3.15)$$

onde: $\sigma = \sigma(r)$

$$\sigma = \frac{dN}{dA} = \frac{\text{número total de células}}{\text{Área total}},$$

ou $dN = \sigma dA$: onde dN é o número de células dentro do elemento de área dA ,

ou:

$$\sigma = \frac{N}{\pi R_{max}^2} \implies R_{max}^2 = \frac{N}{\pi \sigma}.$$

Para isso consideramos uma distribuição uniforme de células na película superficial circular com raio R_{max} , como mostrado na figura 6.

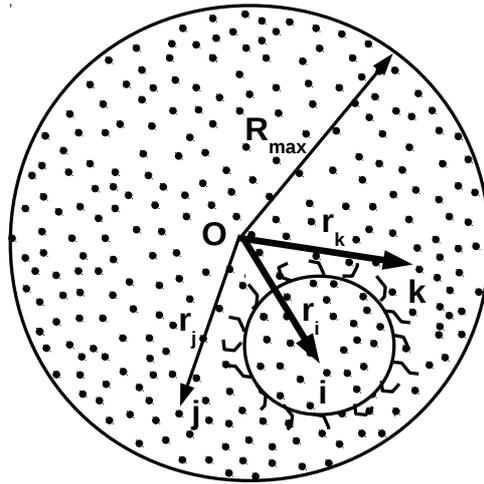


Figura 6 Lâmina superficial circular com N células.

Como estamos lidando com uma lâmina circular, é mais conveniente trabalharmos com coordenadas polares:

$$dA = dx dy = r d\theta dr.$$

Dessa forma, a intensidade inibitória sofrida pela célula, será:

$$I_i = \int_{r=r_0}^{R_{max}} \int_{\theta=0}^{2\pi} \frac{r d\theta dr}{r^\gamma} \sigma,$$

integrando em relação a θ , obtemos:

$$I_i = 2\pi\sigma \int_{r=r_0}^{R_{max}} r^{1-\gamma} dr.$$

Integrando em relação a r , obtemos:

$$I_i = 2\pi\sigma \frac{r^{2-\gamma}}{(2-\gamma)} \Big|_{r_0}^{R_{max}},$$

onde: $r_0 = 1$ é o raio de uma célula.

Lembrando que a densidade populacional é constante e pode ser expressa por:

$$\sigma = \frac{N}{\pi R_{max}^2} \Rightarrow R_{max}^2 = \frac{N}{\pi\sigma},$$

onde $R_{max} \equiv R_{max}(N)$, temos:

$$I_i = \frac{2\pi\sigma}{2} \frac{1}{\left(1 - \frac{\gamma}{2}\right)} \left[(R_{max}^2)^{1-\gamma/2} - 1 \right].$$

Utilizando logaritmo generalizado, $\ln_q(x) = x^q - 1/q$, chegamos:

$$\begin{aligned} I_i &= \pi\sigma \ln_q(R_{max}^2), \\ I_i &= \pi\sigma \ln_q\left(\frac{N}{\pi\sigma}\right), \end{aligned} \quad (3.16)$$

onde $I_i = I(N)$, pois não depende de “ i ”, só de “ N ”.

Utilizando a E.D.O.:

$$\frac{dN}{dt} = \sum_{i=1}^N [G_i - JI_i], \quad (3.17)$$

considerando:

$$\begin{aligned} \langle G \rangle &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N G_i, \\ \sum_{i=1}^N G_i &= N \langle G \rangle, \end{aligned}$$

que nos fornece a soma da taxa intrínseca de crescimento de todos os indivíduos da população. Temos:

$$\frac{dN}{dt} = N\langle G \rangle - J \sum_{i=1}^N I(N),$$

o que pode ser escrito como:

$$\frac{dN}{dt} = N \left[\langle G \rangle - JI(N) \right],$$

substituindo $I(N)$ pelo resultado encontrado em (3.16), temos:

$$\frac{1}{\pi\sigma} \frac{dN}{dt} = \frac{N}{\pi\sigma} \left[\langle G \rangle - J\pi\sigma \ln_q \left(\frac{N}{\pi\sigma} \right) \right],$$

introduzindo $n = N/\pi\sigma$, temos:

$$\frac{dn}{dt} = n \left[\langle G \rangle - J\pi\sigma \ln_q(n) \right]. \quad (3.18)$$

Assim encontramos a equação diferencial que mostra como a variação do número de indivíduos ocorre com o passar do tempo, o que é muito importante para o estudo da dinâmica da população.

3.4 Casos particulares do modelo em duas dimensões

Para o modelo em duas dimensões recuperamos o modelo de Verhulst quando *gama* assume o valor zero, sendo assim, o termo de interação entre as células “*i*” e “*j*” será:

$$J \frac{1}{|\vec{r}_i - \vec{r}_j|^\gamma} = J.$$

Ou seja, independe de “*i*” ou de “*j*” e portanto, não depende da distância. Neste caso temos então uma situação de campo médio, no qual todas as células

interagem com a mesma intensidade.

$$\begin{aligned} q &= 1 - \frac{\gamma}{2}, \\ \gamma &= 0 \Rightarrow q = 1. \end{aligned}$$

Logo:

$$\ln_q(n) = \ln_1(n) = n - 1.$$

Assim temos:

$$\frac{dn}{dt} = n \left[\langle G \rangle - J\pi\sigma(n - 1) \right],$$

que pode ser escrito como:

$$\frac{dn}{dt} = n \left[\langle G \rangle + J\pi\sigma(1 - n) \right]. \quad (3.19)$$

Podemos observar que a equação (3.19) é o modelo de Verhulst (crescimento logístico) com solução:

$$N(t) = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0) e^{-\langle G \rangle + \pi\sigma J t}}, \quad (3.20)$$

onde, $N_0 \equiv N(t = 0)$ que é a população inicial.

Já a capacidade de suporte do ambiente K é dada por:

$$K = N(t \rightarrow \infty) = \frac{\langle G \rangle}{J} + \pi\sigma. \quad (3.21)$$

Logo, podemos generalizar que;

$$\gamma = 0 \Rightarrow \text{campo médio} \Rightarrow \text{crescimento logístico.}$$

Para o modelo em duas dimensões recuperamos o modelo de Gompertz quando *gama* é igual a dois, sendo assim, a intensidade da inibição decai com o inverso do quadrado da distância (aproximadamente $1/r^2$), neste caso temos:

$$q = 1 - \frac{\gamma}{2} \Rightarrow q = 0,$$

assim:

$$\ln_{q=0}(x) = \ln(x).$$

Logo:

$$\frac{dn}{dt} = n[\langle G \rangle - J\pi\sigma \ln n], \quad (3.22)$$

com solução:

$$N(t) = N_0 K e^{-\ln N_0 (1 - e^{-\pi\sigma J t})}, \quad (3.23)$$

sendo que: $e^{-\ln N_0} = (N_0)^{-1} = 1/N_0$.

Podemos escrever a capacidade de suporte do ambiente K , da seguinte forma:

$$K = \pi\sigma e^{\langle G \rangle / J\pi\sigma}. \quad (3.24)$$

Agora para $\gamma > 2$, temos:

$$\gamma = 2(1 + Q),$$

sendo $Q = J\pi\sigma / \langle G \rangle$, que será demonstrado mais a frente. Temos $Q > 0$, assim:

$$\frac{dn}{dt} = n[\langle G \rangle - J\pi\sigma \ln_q(n)],$$

sendo $q = 1 - \gamma/2$, podemos reescrever a equação acima, da seguinte forma:

$$\begin{aligned}\frac{dn}{dt} &= n \left[\langle G \rangle - J\pi\sigma \left(\frac{n^{1-\gamma/2} - 1}{1 - \gamma/2} \right) \right], \\ \frac{1}{n} \frac{dn}{dt} &= \langle G \rangle - J\pi\sigma \left(\frac{n^{-Q} - 1}{-Q} \right),\end{aligned}$$

observe que:

$$1 - \frac{\gamma}{2} = 1 - \frac{2}{2}(1 + Q) = 1 - 1 - Q = -Q.$$

Assim:

$$\begin{aligned}R(n) &= \frac{1}{n} \frac{dn}{dt} = \langle G \rangle + \frac{J\pi\sigma}{Q} (n^{-Q} - 1), \\ R(n) &= \frac{J}{Q} \pi\sigma n^{-Q} + \langle G \rangle - \frac{J\pi\sigma}{Q}.\end{aligned}\tag{3.25}$$

Com isso encontramos a taxa de crescimento em função da densidade “ n ”, o que nos mostra como a dinâmica da população evolui com a variação do número de indivíduos em uma determinada área.

Para encontramos uma expressão para a densidade populacional em função do tempo $n(t)$, podemos escrever:

$$\frac{dn}{dt} = nR(n),\tag{3.26}$$

$$R(n) = \mathbb{C}_1 n^{-Q} + \mathbb{C}_2,\tag{3.27}$$

onde $\mathbb{C}_1 = (J/Q)\pi\sigma$ e $\mathbb{C}_2 = \langle G \rangle - (J\pi\sigma/Q)$, com solução:

$$n(t) = \left[\left(e^{Q \ln n_0} + \frac{\mathbb{C}_1}{\mathbb{C}_2} \right) e^{\mathbb{C}_2 Q t} - \frac{\mathbb{C}_1}{\mathbb{C}_2} \right]^{1/Q}.\tag{3.28}$$

Note que se $\mathbb{C}_2 < 0$, então:

$$n(t \rightarrow \infty) \rightarrow n^* \equiv \left(-\frac{\mathbb{C}_1}{\mathbb{C}_2} \right)^{1/Q}.$$

Logo:

$$n^* = \left(-\frac{(J/Q)\pi\sigma}{\langle G \rangle - (J\pi\sigma/Q)} \right)^{1/Q}, \quad (3.29)$$

assim, encontramos uma expressão que determina a densidade da população para o tempo tendendo ao infinito. Como, $\gamma = 2(1 + Q)$, temos:

$$\frac{\gamma}{2} = 1 + Q \Rightarrow Q = \frac{\gamma}{2} - 1,$$

se $\mathbb{C}_2 < 0$, temos:

$$\langle G \rangle - \frac{J\pi\sigma}{\left(\frac{\gamma}{2} - 1\right)} < 0,$$

a partir dessa desigualdade, podemos encontrar o maior valor que o parâmetro γ pode assumir, assim, isolando γ , temos:

$$\gamma < \frac{2J\pi\sigma}{\langle G \rangle} + 2. \quad (3.30)$$

A equação (3.30) representa a condição para que $(t \rightarrow \infty) \rightarrow n^*$ finito.

Agora sendo $\mathbb{C}_2 > 0$, temos:

$$\begin{aligned} n(t) &= \left[\left(e^{Q \ln n_0} + \frac{\mathbb{C}_1}{\mathbb{C}_2} \right) e^{\mathbb{C}_2 Q t} - \frac{\mathbb{C}_1}{\mathbb{C}_2} \right]^{1/Q}, \\ n(t \rightarrow \infty) &\sim e^{[\langle G \rangle - (J\pi\sigma/Q)]t}, \end{aligned}$$

ou

$$n(t \rightarrow \infty) \sim e^{[\langle G \rangle - (J\pi\sigma/((\gamma/2)-1))]t}. \quad (3.31)$$

A equação (3.31) representa um crescimento exponencial que acontece quando $\mathbb{C}_2 > 0$ ou $\gamma > 2 + (2J\pi\sigma/\langle G \rangle)$.

A quantidade $\gamma^* \equiv 2 + (2J\pi\sigma/\langle G \rangle)$ é uma quantidade interessante, pois representa o valor de *gama* para o qual a população apresenta características específicas.

Se $\gamma = \gamma^* = 2 + (2J\pi\sigma/\langle G \rangle)$, e fazendo $\mathbb{C}_2 = 0$, temos:

$$R(n) = \mathbb{C}_1 n^{-Q} + \mathbb{C}_2,$$

$$R(n) = \mathbb{C}_1 n^{-Q},$$

logo:

$$\frac{dn}{dt} = \mathbb{C}_1 n^{1-Q}, \quad (3.32)$$

onde:

$$\begin{aligned} \mathbb{C}_1 &= \frac{J}{Q} \pi \sigma, \\ \gamma &= 2(1+Q) = \gamma^*, \\ 2+2Q &= 2 + \frac{2J\pi\sigma}{\langle G \rangle}. \end{aligned}$$

Logo:

$$Q = \frac{J\pi\sigma}{\langle G \rangle}, \quad (3.33)$$

temos então:

$$\begin{aligned} \mathbb{C}_1 &= \frac{J\pi\sigma}{J\pi\sigma} \langle G \rangle \Rightarrow \mathbb{C}_1 = \langle G \rangle, \\ \frac{dn}{dt} &= \langle G \rangle \rho^{1-Q}. \end{aligned} \quad (3.34)$$

A equação diferencial (3.34) tem solução:

$$n(t) = n_0 e_Q \left(\frac{\langle G \rangle}{n_0} t \right). \quad (3.35)$$

Na figura 7 podemos observar como a densidade populacional varia com o decorrer do tempo para diferentes valores de Q .

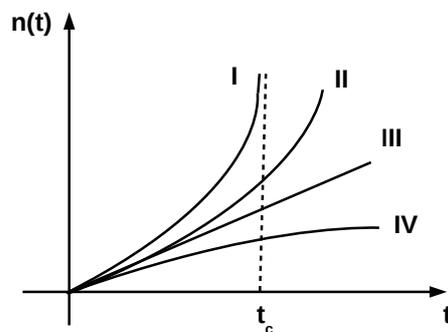


Figura 7 Densidade em função do tempo, para cada valor de densidade Q .

As curvas da figura representam:

I $\rightarrow Q < 0$ (super exponencial)

II $\rightarrow Q = 0$ (exponencial)

III $\rightarrow Q = 1$ (linear)

IV $\rightarrow Q < 1$,

onde t_c é o tempo crítico dado por:

$$t_c = -\frac{n_0^Q}{Q\langle G \rangle}.$$

Como $J > 0$ e assumindo $\langle G \rangle > 0$ então $Q > 0$, o que indica que nunca teremos um comportamento hiper-exponencial gerando apenas ini-bição.

É importante comentar que quando $Q > 0$, a população passa a comportar de forma cooperativa, assim ao invés de um indivíduo da população competir com os outros, ele vai cooperar, ajudando a aumentar a taxa de crescimento referente a seus vizinhos, como mostra Ribeiro (2014).

Em relação aos casos particulares resumimos que:

- i) $\gamma = 0 \Rightarrow$ Verhulst
- ii) $0 < \gamma < 2 \Rightarrow$ Convergência para K
- iii) $\gamma = 2 \Rightarrow$ Gompertz
- iv) $2 < \gamma < 2 + nJ/\langle G \rangle \Rightarrow$ Convergência para K
- v) $\gamma = 2 + nJ/\langle G \rangle \Rightarrow$ Crescimento tipo lei de potência
- vi) $\gamma > 2 + nJ/\langle G \rangle \Rightarrow$ Crescimento exponencial

A figura 8 mostra essas particularidades em um eixo de valores crescentes de γ .

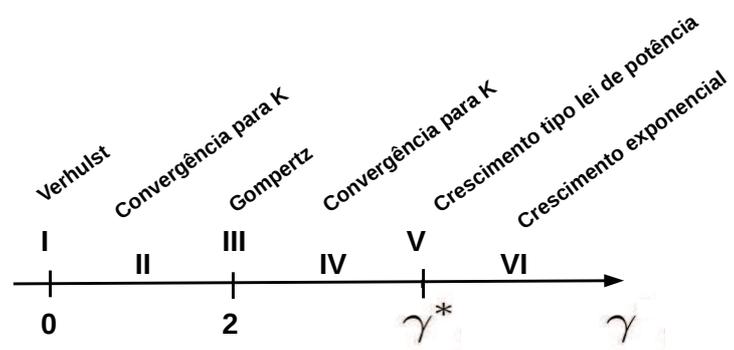


Figura 8 Modelos que cada intensidade de interação γ recupera.

Os resultados obtidos mostram como a população evolui de acordo com a mudança dos parâmetros do sistema, o modelo estudado recupera modelos importantes como Malthus, Verhulst, Gompertz, Richards e outros quando alteramos parâmetros como γ e $n(t)$.

4 MODELO TIPO RINGUE EM UMA DIMENSÃO

Neste capítulo, vamos propor um modelo a fim de obter uma comparação entre o modelo teórico e a simulação computacional. Para a formulação deste modelo, seguimos as ideias de Mombach et al. (2002) e Ribeiro (2014), assim consideramos que a taxa de replicação, depende do autoestímulo e de um termo inibitório que depende da influência das outras células.

Imaginemos uma população disposta em uma única dimensão, como se todos os indivíduos desta população estivessem em uma mesma linha, considerando que a distância entre um indivíduo e o seu vizinho mais próximo é sempre fixa, aqui denominada ξ e que as pontas desta linha estão interligadas, ou seja, o mesmo ponto que a população tem início, ela tem fim, conforme a figura 9.

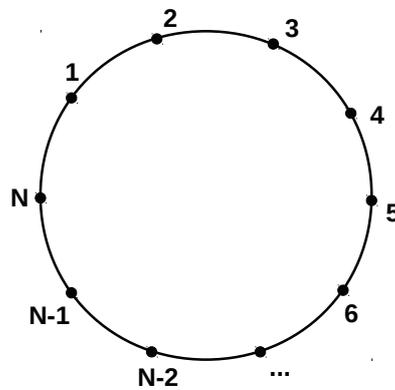


Figura 9 Ringue em uma dimensão.

Sendo assim, a população fica disposta em uma espécie de ringue em uma dimensão. Com essa abordagem, um indivíduo interage da mesma forma com o

seu primeiro vizinho e com o seu último vizinho (visão no sentido horário). Um exemplo prático desse modelo é visto em um tumor, se considerarmos uma linha que contorna este tumor e analisarmos isoladamente os indivíduos que estão nesta linha, teremos a situação proposta pelo modelo.

Adotando condições periódicas de contorno, onde R_{max} é a distância máxima entre dois indivíduos, temos:

$$R_{max} = \frac{L}{2},$$

sendo L o comprimento do ringue. Considerando a densidade populacional λ constante, temos também que:

$$\lambda = \frac{N-1}{L} = \frac{1}{\xi}, \quad \text{logo} \quad \xi = \frac{L}{N-1}.$$

Sendo a inibição de um indivíduo em relação a outro dada por, $I_i(r) = 1/r^\gamma$, podemos encontrar uma solução para este modelo utilizando a somatória de todas as inibições, assim temos:

$$I_i = 2\frac{1}{\xi^\gamma} + 2\frac{1}{(2\xi)^\gamma} + 2\frac{1}{(3\xi)^\gamma} + \dots,$$

o que pode ser escrito na forma:

$$I_i = 2 \sum_{k=1}^{N-\frac{1}{2}} \frac{1}{(k\xi)^\gamma}.$$

Fazendo $x = k\xi$, $\Delta x = \xi\Delta k$, $\Delta k = 1$ e $\Delta k/\xi = 1$, temos:

$$I_i = \frac{2}{\xi} \sum_{x=\xi}^{\xi(N-\frac{1}{2})} x^{-\gamma} \Delta x. \quad (4.1)$$

No limite $\xi \ll L \Rightarrow \Delta x \rightarrow dx$, teremos:

$$\lim_{\Delta x \rightarrow 0} \sum_{x=\xi}^{\xi \frac{(N-1)}{2}} x^{-\gamma} \Delta x = \int_0^{\xi \frac{(N-1)}{2}} x^{-\gamma} dx. \quad (4.2)$$

Aplicando a relação (4.2) na equação (4.1), teremos a inibição sofrida por cada indivíduo escrita por:

$$I_i = \frac{2}{\xi} \int_0^{\xi \frac{(N-1)}{2}} x^{-\gamma} dx.$$

Resolvendo a integral obtemos:

$$I_i = \frac{(2\lambda)^\gamma}{(1-\gamma)} (N-1)^{1-\gamma}. \quad (4.3)$$

Para $\gamma = 0$, temos $I_i = N - 1$, ou seja, todos os indivíduos interagem da mesma forma.

A inibição total de todos os indivíduos da população é dada por:

$$I_{Tot} = \sum_{i=1}^N I_i.$$

Da equação (4.1), a inibição total pode ser obtida pela seguinte equação:

$$I_{Tot} = \frac{(2\lambda)^\gamma}{(1-\gamma)} N(N-1)^{1-\gamma}. \quad (4.4)$$

A equação diferencial ordinária que rege o modelo é obtida por:

$$\frac{dN}{dt} = N \langle k \rangle - J I_{Tot}.$$

Da equação (4.4); obtemos a seguinte expressão para dN/dt :

$$\frac{dN}{dt} = N\langle k \rangle - J \frac{(2\lambda)^\gamma}{(1-\gamma)} N(N-1)^{1-\gamma}.$$

Considerando, $[\langle k \rangle(1-\gamma)/(J(2\lambda)^\gamma)] = \mathbb{C}$, temos $1/\mathbb{C} = [1/\mathbb{C}^{1/(1-\gamma)}]^{1-\gamma}$. Logo:

$$\frac{dN}{dt} = N\langle k \rangle \left[1 - \left(\frac{N-1}{\mathbb{C}^{1/(1-\gamma)}} \right)^{1-\gamma} \right]. \quad (4.5)$$

Introduzindo, $K-1 = \mathbb{C}^{1/(1-\gamma)}$, temos:

$$K = \left[\frac{\langle k \rangle(1-\gamma)}{J(2\lambda)^\gamma} \right]^{\frac{1}{1-\gamma}} + 1,$$

o que pode ser aplicado na equação (4.5), da seguinte forma:

$$\frac{dN}{dt} = N\langle k \rangle \left[1 - \left(\frac{N-1}{K-1} \right)^{1-\gamma} \right]. \quad (4.6)$$

A solução dessa equação diferencial é obtida em termos de $a \equiv -J(2\lambda)^\gamma/(1-\gamma)$, $b \equiv -\langle k \rangle$ e $\beta = 2 - \gamma$, assim podemos escrever essa solução por:

$$N(t) = \left[\frac{a}{b} + \left(N_0^{1-\beta} - \frac{a}{b} \right) e^{b(\beta-1)t} \right]^{\frac{1}{1-\beta}}. \quad (4.7)$$

Para $\gamma < 1$ a população $N(t)$ converge para:

$$K = \left[\frac{\langle k \rangle(1-\gamma)}{J(2\lambda)^\gamma} \right]^{\frac{1}{1-\gamma}}. \quad (4.8)$$

Assim temos:

$$N(t) = \left[K^{\gamma-1} + (N_0^{\gamma-1} - K^{\gamma-1}) e^{-\langle k \rangle(1-\gamma)t} \right]^{\frac{1}{\gamma-1}}. \quad (4.9)$$

Uma segunda maneira de encontrarmos a E.D.O. do modelo tipo ringue 1D é pela aproximação por integral que pode ser obtida da seguinte forma:

$$\frac{dN}{dt} = \sum_{i=1}^N [k_i - JI_i],$$

sendo

$$I_i = \sum_{j=1}^N (1 - \delta_{ij}) |x_i - x_j|^{-\gamma},$$

fazendo $|x_i - x_j|^{-\gamma} = \int dr |r|^{-\gamma} \delta[r - (x_i - x_j)]$; obtemos:

$$I_i = \int dr |r|^{-\gamma} \sum_{j \neq i} \delta[r - (x_i - x_j)]. \quad (4.10)$$

Para $\gamma = 0$, temos $I_i = N - 1$, ou seja, todos os indivíduos interagem da mesma forma.

Note que $dr \sum_{j \neq i} \delta[r - (x_i - x_j)]$ nada mais é que o número de células entre r e $r + dr$ (a origem de r) é a posição do i -ésimo indivíduo, ou seja, $r = 0$ é equivalente a $x = x_i$.

No ringue temos sempre dois vizinhos com a mesma distância “ r ”, então podemos escrever:

$$2 \cdot \lambda(r) dr = dr \sum_{j \neq i} \delta[r - (x_i - x_j)],$$

sendo $\lambda(r)$ é a densidade de vizinhos de “ i ” numa posição r .

Se admitirmos que os indivíduos estão distribuídos de forma uniforme ao longo da linha de 1D, teremos:

$$\lambda(r) = \lambda = \frac{N}{L} = \text{constante.}$$

Logo:

$$I_i = 2\lambda \int_0^{R_{max}} \frac{dr}{|r|^\gamma},$$

sendo $R_{max} = L/2 = (N-1)\xi/2$ ou se $\xi = 1/2$ temos $R_{max} = (N-1)/2\lambda$.

Assim, temos:

$$I_i = 2\lambda \left. \frac{|r|^{1-\gamma}}{1-\gamma} \right|_0^{R_{max}} = 2\lambda \frac{R_{max}^{1-\gamma}}{1-\gamma}.$$

Substituindo R_{max} , obtemos:

$$I_i = \frac{2\lambda}{(1-\gamma)} \frac{(N-1)^{1-\gamma}}{2^{1-\gamma} 2^{1-\gamma}},$$

o que pode ser escrito na forma:

$$I_i = \frac{(2\lambda)^\gamma}{(1-\gamma)} (N-1)^{1-\gamma}. \quad (4.11)$$

Voltando a E.D.O. original temos:

$$\frac{dN}{dt} = \sum_{i=1}^N k_i - J \sum_{i=1}^N I_i,$$

sendo, $\langle k \rangle = (1/N) \sum_{i=1}^N k_i$, assim:

$$\frac{dN}{dt} = N \langle k \rangle \left[1 - \frac{J(2\lambda)^\gamma}{\langle k \rangle (1-\gamma)} (N-1)^{1-\gamma} \right]. \quad (4.12)$$

Para o caso $\gamma = 0$ teremos:

$$\frac{dN}{dt} = N \langle k \rangle \left[1 - \frac{J}{\langle k \rangle} (N-1) \right],$$

o que pode ser escrito na forma:

$$\frac{dN}{dt} = (\langle k \rangle + J)N \left[1 - \frac{N}{(\langle k \rangle / J) - 1} \right], \quad (4.13)$$

que é a E.D.O. do modelo de Verhulst.

Voltando ao caso geral, temos:

$$\frac{\langle k \rangle (1 - \gamma)}{J(2\lambda)^\gamma} = \mathbb{C} \quad \text{e} \quad \frac{1}{\mathbb{C}} \left(\frac{1}{\mathbb{C}^{1-\gamma}} \right)^{1-\gamma},$$

logo:

$$\frac{dN}{dt} = N \langle k \rangle \left[1 - \left(\frac{N-1}{\mathbb{C}^{1-\gamma}} \right)^{1-\gamma} \right].$$

Introduzindo, $K - 1 = \mathbb{C}^{1/(1-\gamma)}$, temos:

$$K = \left[\frac{\langle k \rangle (1 - \gamma)}{J(2\lambda)^\gamma} \right]^{\frac{1}{1-\gamma}} + 1, \quad (4.14)$$

assim temos:

$$\frac{dN}{dt} = N \langle k \rangle \left[1 - \left(\frac{N-1}{K-1} \right)^{1-\gamma} \right]. \quad (4.15)$$

Uma terceira e última maneira de encontrarmos a E.D.O. do modelo tipo ringue 1D é via constante de Euler-Generalizada, assim temos:

$$I_i = 2 \sum_{k=1}^n \frac{1}{(k\xi)^\gamma}, \quad \text{onde} \quad n \approx \frac{N}{2},$$

$$I_i = \frac{2}{\xi^\gamma} \sum_{k=1}^n \frac{1}{k^\gamma}.$$

A constante de Euler-Generalizada para $0 < \gamma < 1$ é dada por:

$$\mathbb{C}_\gamma = \lim_{n \rightarrow \infty} \left[\sum_{k=1}^n \frac{1}{k^\gamma} - \int_1^n \frac{1}{x^\gamma} dx \right], \quad (4.16)$$

sendo

$$\mathbb{C}_\gamma = \frac{(\gamma - 1)\mathcal{G}(\gamma) - 1}{\gamma - 1}, \quad (4.17)$$

e $\mathcal{G}(\gamma)$ a função Zeta de Riemann. Desta forma, podemos escrever:

$$\begin{aligned} \sum_{k=1}^n \frac{1}{k^\gamma} &= \int_1^n \frac{1}{x^\gamma} dx + \mathbb{C}_\gamma, \\ \int_1^n x^{-\gamma} dx &= \left. \frac{x^{1-\gamma}}{(1-\gamma)} \right|_1^n, \end{aligned}$$

resolvendo o intervalo, temos:

$$\int_1^n x^{-\gamma} dx = \frac{1}{(1-\gamma)} [n^{1-\gamma} - 1].$$

Assim temos:

$$I_i = \frac{2}{\xi^\gamma(1-\gamma)} [n^{1-\gamma} - 1 + (1-\gamma)\mathbb{C}_\gamma]. \quad (4.18)$$

Como a inibição total é dada por:

$$I_{Tot} = NI_i,$$

substituindo I_i pela equação (4.18), temos:

$$I_{Tot} = \frac{2N}{\xi^\gamma(1-\gamma)} \frac{N^{1-\gamma}}{2^{1-\gamma}} + \frac{2N}{\xi^\gamma(1-\gamma)} [(1-\gamma)\mathbb{C}_\gamma - 1],$$

o que pode ser escrito da seguinte forma:

$$I_{Tot} = \left(\frac{2}{\xi}\right)^\gamma \frac{1}{(1-\gamma)} N^{2-\gamma} + \frac{2}{\xi^\gamma(1-\gamma)} (1-\gamma) \mathcal{G}_\gamma N. \quad (4.19)$$

Assim a E.D.O. assume a seguinte forma:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= \langle k \rangle N - J I_{Tot}, \\ \frac{dN}{dt} &= \left[\langle k \rangle - \frac{2J}{\xi^\gamma} \mathcal{G}(\gamma) \right] N - J \left(\frac{2}{\xi}\right)^\gamma \frac{1}{(1-\gamma)} N^{2-\gamma}, \end{aligned}$$

considerando, $a \equiv -J(2/\xi)^\gamma(1/(1-\gamma))$, $b = -[\langle k \rangle - (2J/\xi^\gamma)\mathcal{G}(\gamma)]$ e $\beta = 2-\gamma$, temos:

$$\frac{dN}{dt} = aN^\beta - bN, \quad (4.20)$$

cuja solução é dada por:

$$N(t) = \left[\frac{a}{b} + \left(N_0^{1-\beta} - \frac{a}{b} \right) e^{b(\beta-1)t} \right]^{\frac{1}{1-\beta}}. \quad (4.21)$$

A partir desta solução podemos recuperar Malthus quando $\gamma > 1$, e, portanto a população apresenta crescimento exponencial com taxa de crescimento $K - 2JC_2(\gamma)/\xi^\gamma$.

Obtemos por três formas diferentes a solução do modelo tipo ringue e as equações diferenciais ordinárias que regem o modelo. O gráfico apresentado na figura 10 mostra a evolução temporal da população $N(t)$ quando $\gamma = 0,5$.

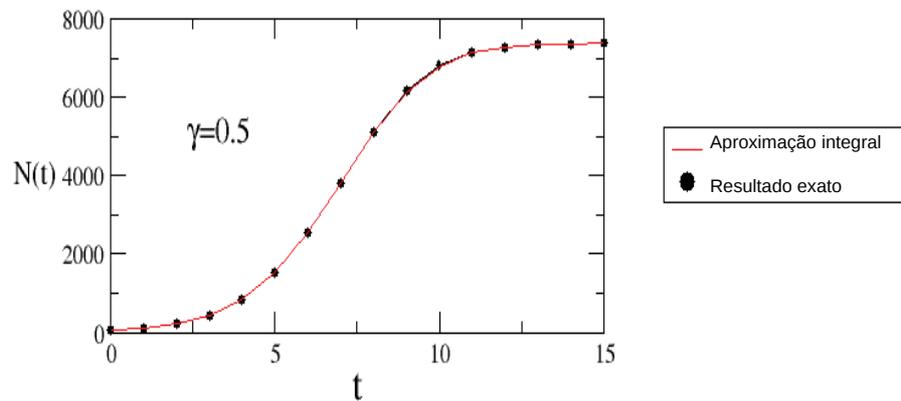


Figura 10 Número de indivíduos em função do tempo, para $\gamma = 1/2$.

Analisando o gráfico da figura 10, podemos perceber que a população aumenta com o decorrer do tempo, até atingir um ponto de equilíbrio (carga de suporte). A curva $N(t) \times t$ foi obtida por duas formas distintas, uma pela aproximação por integral e a outra por resultado exato. Os pontos se ajustam muito bem à curva obtida por aproximação.

O gráfico apresentado na figura 11 mostra a capacidade de suporte de uma população utilizando resultado exato do modelo e aproximação por integral.

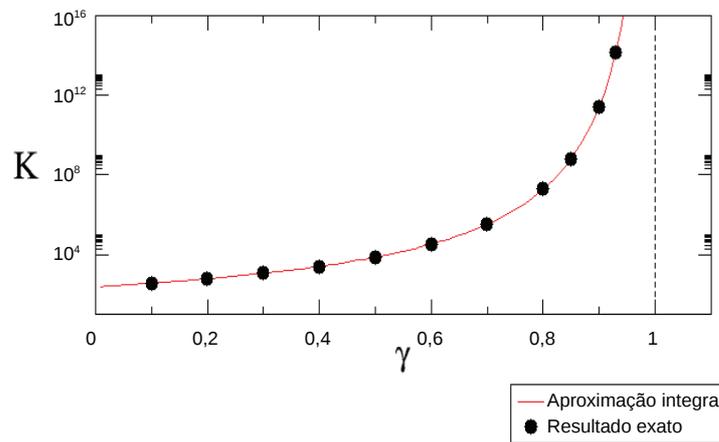


Figura 11 Capacidade de suporte em função do γ .

Analisando o gráfico apresentado na figura 11 concluímos que a solução exata e a aproximação por integral nos fornece a mesma curva com a mesma capacidade de suporte. Podemos verificar que a capacidade de suporte aumenta com o aumento do γ , divergindo em $\gamma = 1$. Assim quanto maior o valor de γ mais indivíduos serão acrescentados no ringue uma vez que $K \rightarrow \infty$ quando $\gamma \rightarrow 1$.

O modelo proposto pode ser aplicado em situações em que a população cresce em uma única dimensão. Um exemplo é uma população de bactérias que se desenvolve em um tubo muito fino, acrescentando os novos indivíduos em um mesmo eixo, que seria o eixo de simetria do tubo. Uma aplicação mais prática deste modelo é o estudo de uma população de bactérias que se desenvolve nos vasos sanguíneos. Enfim, para sistemas que obedecem a características semelhantes às observadas nesses exemplos, temos o ringue em 1 D como um modelo eficiente para descrever a dinâmica da população.

5 CONCLUSÃO

Nesta dissertação fizemos o estudo do modelo proposto por Mombach et al. (2002) que foi o primeiro modelo de crescimento celular que unifica algumas das funções empíricas utilizadas para modelar o crescimento biológico, cuja utilização pode ser verificada em diversas áreas da ciência (ONOFRIO, 2008). As diferentes classes de soluções são determinadas pela relação entre expoente de decaimento espacial da interação e a dimensão fractal.

A partir desses estudos fizemos a análise do modelo apresentado por Mombach et al. (2002), e, a partir dessa análise, estudamos alguns casos particulares em uma e duas dimensões. Nesse estudo conseguimos recuperar modelos de crescimento conhecidos apresentados na literatura, tais como os modelos de Malthus, de Verhulst, de Gompertz, de Richards e de lei de potência.

Por meio dos estudos feitos nesta pesquisa ficou evidente que o comportamento de uma população é algo complexo e que envolve muitos parâmetros. Muitas vezes estes parâmetros não são mensuráveis, o que torna o trabalho ainda mais difícil. No entanto apresentamos nessa dissertação um modelo que explica alguns comportamentos macroscópicos a partir de análises microscópicas. Tal modelo utiliza parâmetros que têm significados físicos e que podem ser medidos em sistemas reais. A partir desse modelo conseguimos estudar a dinâmica de populações que estão confinadas em um ambiente que permite o crescimento em uma única dimensão, como é o caso de uma população de bactérias que se desenvolve em um tubo muito fino. Como perspectivas futuras poderão ser reformulados modelos tipo ringue para mais de uma dimensão e ainda poderá ser feito o estudo do modelo de Mombach et al. (2002) em três dimensões.

Em conclusão, o modelo proposto aqui incorpora muitos tipos de padrões macroscópicos, que tem como base a competição entre a taxa de autorreplicação

e a inibição gerada pelas células vizinhas no nível individual. Deste modo, o modelo apresentado é eficaz no estudo de qualquer tipo de população que cresce em uma dimensão e que seus respectivos resultados coincidem com os resultados de modelos já consagrados como o de Malthus, Verhulst e Gompertz.

REFERÊNCIAS

- ARRUDA, T. J. et al. Arithmetical and geometrical means of generalized logarithmic and exponential functions: generalized sum and product operators. **Physics Letters A**, Amsterdam, v. 372, n. 15, p. 2578-2582, Apr. 2008.
- BARBOSA, L. A. **Leis de escala alométricas para as taxas metabólicas interespecíficas e para cadeias alimentares**. 2007. 126 p. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2007.
- BAR-YAM, Y. **Dynamics of complex systems**. Massachusetts: Addison-Wesley, 1997. 850 p.
- BOCCARA, N. **Modeling complex systems**. New York: Springer-Verlag, 2004. 397 p.
- CABELLA, B. C. T.; MARTINEZ, A. S.; RIBEIRO, F. Data collapse, scaling functions, and analytical solutions of generalized growth models. **Physical Review E, Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics**, New York, v. 83, p. 619021-619027, June 2011.
- CHESTER, M. A law of nature? **Open Journal of Ecology**, Dover, v. 1, n. 3, p. 77-84, 2011.
- EDELSTEIN-KESHET, L. **Mathematical models in biology: classics in applied mathematics**. Philadelphia: Society for Industrial and Applied Mathematics, 2005. 589 p.
- MALTHUS, T. R. **An essay on the principle of population as it affects the future improvement of society**. London: J. Johnson, 1798. 179 p.
- MANDELBROT, B. B. **The fractal geometry of nature**. New York: W. H. Freeman, 1982. 471 p.
- MARTINEZ, A. S.; GONZÁLEZ, R. S.; ESPÍNDOLA, A. Generalized exponential function and discrete growth models. **Physica A**, London, v. 388, n. 14, p. 2922-2930, Mar. 2009.
- MARTINEZ, A. S.; GONZALEZ, R. S.; TERCARIOL, C. A. S. Continuous growth models in terms of generalized logarithm and exponential functions. **Physica A**, London, v. 387, n. 23, p. 5679-5687, Dec. 2008.

MITCHELL, M. **Complexity: a guided tour**. Oxford: Oxford University, 2009. 349 p.

MOMBACH, J. et al. A mean-field theory of cellular growth. **Europhysics Letters**, Bristol, v. 59, n. 6, p. 923-928, 2002.

MONTRROLL, E. W.; BADGER, L. W. **Introduction to quantitative aspects of social phenomena**. New York: Gordon and Breach, 1974. 360 p.

MONTRROLL, E. W.; WEST, B. J. On an enriched collection of stochastic processes. **Fluctuation Phenomena**, Amsterdam, v. 205, p. 61, 1979.

MURRAY, J. D. **Mathematical biology: an introduction**. 3rd ed. New York: Springer Verlag, 2002. 551 p.

MURRAY, J. D.; FRENZEN, C. L. A cell justification for Gompertz' equation. **SIAM Journal of Applied Mathematics**, Philadelphia, v. 46, p. 614-629, 1986.

ONOFRIO, A. d'. Fractal growth of tumors and other cellular populations. **Chaos, Solitons & Fractals**, New York, v. 41, p. 875-880, Apr. 2008.

RIBEIRO, F. A non-phenomenological model to explain population growth behaviors. **Bulletin of Mathematical Biology**, Berlin, 2014. In press.

RICHARDS, F. J. A flexible growth function for empirical use. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 10, p. 290-300, 1959.

SETHNA, J. P. **Statistical mechanics: entropy, order parameters and complexity**. Oxford: Oxford University, 2006. 349 p.

VAIDYA, V. G.; ALEXANDRO JÚNIOR, F. J. Evaluation of some mathematical models for tumor growth. **International Journal of Biomedical Computing**, Berlin, v. 13, p. 19-36, 1982.

WEST, G. B.; BROWN, J. H. Life's universal scaling laws. **Physics Today**, New York, v. 57, n. 9, p. 36-42, Sept. 2004.

WEST, G. B.; BROWN, J. H. The origin of allometric scaling laws in biology from genomes to ecosystems: towards a quantitative unifying theory of biological structure and organization. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v. 208, n. 9, p. 1575-1592, May 2005.

APÊNDICE

A) Objetos Fractais

A geometria fractal foi desenvolvida por Mandelbrot (1982) para descrever objetos com formas que não podem ser descritos pela geometria Euclidiana. Este é o caso, por exemplo, de objetos ramificados ou rugosos.

Uma grandeza que caracteriza esses objetos é a dimensão D_f .

Antes de definirmos com mais precisão essa grandeza, vamos revisar algumas idéias da geometria Euclidiana.

Considere um objeto circular ou esférico com massa m e raio r . Caso o raio desse objeto seja dobrado, i.e. raio vai de r para $2r$, a massa desse objeto aumenta por um fator:

- i) 2^2 se o objeto é um círculo (espaço de 2 dimensões euclidianas);
- ii) 2^3 se o objeto é uma esfera (espaço de 3 dimensões euclidianas). Podemos então expressar a dependência da massa com o seu tamanho, pela forma:

$$m(r) = r^{D_f}; \quad (5.1)$$

onde D_f é a dimensão do objeto. Dessa forma, a relação (5.1) nos dá uma forma prática de se determinar a dimensão do objeto.

Considere agora que d é a dimensão no espaço euclidiano no qual o objeto está embutido. Nesse caso, a densidade do objeto pode ser escrita como:

$$\rho = \frac{m}{r^d}. \quad (5.2)$$

Mas pela relação (5.1) temos,

$$\rho \sim r^{D_f-d}, \quad (5.3)$$

o que significa que se $D_f < d$ então a densidade do objeto não é a mesma para todo r , mas obedece a uma lei de potência.

A dependência de escala da densidade do objeto é uma característica de objetos ramificados e rugosos, das quais possuem uma dimensão D_f fracionária e por isso são chamados de fractais.