

SISTEMA PRESA-PREDADOR GENERALIZADO

Vinicius Machado Pereira dos Santos



UNICAMP

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE MATEMÁTICA, ESTATÍSTICA E CIÊNCIA DA COMPUTAÇÃO

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

CAMPINAS - SÃO PAULO
BRASIL

Sa59s

10699/BC

SISTEMA PRESA-PREDADOR GENERALIZADO

Este exemplar corresponde a redação final da tese devidamente corrigida e defendida pelo Sr. VINICIUS MACHADO PEREIRA DOS SANTOS e aprovada pe la Comissão Julgadora.

Campinas, 22 de maio de 1989

Prof.Dr. RODNEY CARLOS BASSANEZI

Orientador



Dissertação apresentada ao Instituto de Matemática, Estatística e Ciência da Computação, UNICAMP, como requisito parcial para obtenção do Título de Mestre em Matemática Aplicada, área: Análise Aplicada.

SISTEMA PRESA - PREDADOR
GENERALIZADO

VINICIUS MACHADO PEREIRA DOS SANTOS

Orientador:

Prof. Dr. Rodney Carlos Bassanezi

Dissertação apresentada para obtenção do grau
de Mestre em Matemática Aplicada

CAMPINAS

ABRIL/1989

Aos meus pais e a Pá.

Agradecimento

A todos que colaboraram para a realização deste trabalho, o meu sincero obrigado.

Em especial ao meu orientador *Professor Rodney C. Bassanezi* pelo apoio; Aos amigos da Pós - Graduação pela ajuda na caminhada; À CAPES e ao CNPq pelo apoio financeiro.

Vinicius M. P. dos Santos

ÍNDICE

INTRODUÇÃO.....	1
CAPÍTULO I- DINÂMICA DE UMA ESPÉCIE ISOLADA.....	6
I.1- INTRODUÇÃO.....	6
I.2- MODELO DE MALTHUS.....	6
I.3- O MODELO LOGÍSTICO.....	8
I.4- MODELO DE BLUMBERG.....	11
I.5- MODELO AUTÔNOMO GERAL.....	13
I.6- MODELO DE CLARK.....	18
I.7- UMA APLICAÇÃO DO MODELO LOGÍSTICO.....	22
CAPÍTULO II- SISTEMA PRESA - PREDADOR.....	27
II.1- INTRODUÇÃO.....	27
II.2- ESQUEMA BÁSICO DE UM SISTEMA PRESA - PREDADOR.....	28
II.2.1- FUNÇÃO RESPOSTA DO PREDADOR.....	28
II.2.2- RESPOSTA NUMÉRICA DO PREDADOR....	31
II.3- MODELO LOTKA - VOLTERRA.....	32
II.3.1- DEFINIÇÃO.....	32
II.3.2- ESTABILIDADE E EQUILÍBRIO DO MODELO LOTKA - VOLTERRA.....	34
II.4- MODELO DE SAMUELSON OU MODELO LOTKA - VOLTERRA COM RETORNO.....	38
II.5- CONTROLE BIOLÓGICO DA BROCA DA CANA.....	48

ÍNDICE

II.6- SISTEMA LOTKA - VOLTERRA PARA N ESPÉCIES.....	57
II.7- EXEMPLO DE SISTEMA LOTKA - VOLTERRA PARA N ESPÉCIES.....	61
CAPÍTULO III- SISTEMA PRESA PREDADOR INTERMEDIÁRIO..	69
III.1- INTRODUÇÃO.....	69
III.2- MODELO DE GAUSE GENERALIZADO.....	69
III.3- OS PONTOS DE EQUILÍBRIO.....	71
III.4- ESTABILIDADE DOS PONTOS DE EQUILÍBRIO... 74	
III.4.1- O MÉTODO DE ROSENZWEIG E MAC ARTHUR.....	78
III.4.2- O MÉTODO DE GAUSE, WITT E SMARAGODOVA.....	82
III.5- EXISTÊNCIA DE CICLOS LIMITES.....	85
CAPÍTULO IV- O MODELO DE KOLMOGOROV.....	94
IV.1- DEFINIÇÃO.....	94
IV.2- TEOREMA DE KOLMOGOROV.....	97
APÊNDICE.....	115
BIBLIOGRAFIA.....	122

INTRODUÇÃO

INTRODUÇÃO.

As ferramentas matemáticas conhecidas foram surgindo com a necessidade de se modelar certos fenômenos físicos. No século passado surgiu uma nova área de atuação da matemática, a *Biomatemática*, que é a aplicação de ferramentas matemáticas na biologia.

A aplicação de ferramentas matemáticas na biologia é a utilização das ferramentas, já desenvolvidas na modelagem de fenômenos físicos, na modelagem de fenômenos biológicos. Esta modelagem fez surgir discussões entre biólogos e matemáticos. Como as ferramentas são devidas aos fenômenos físicos, para serem aplicadas na biologia deve ocorrer certa adaptação do fenômeno biológico, ou seja devem ser deixados de lado alguns fatores para se obter equações matemáticas tratáveis.

Uma área da biologia onde há muitos trabalhos matemáticos é a ecologia. Para se ter uma idéia da complexidade e diversidade dos fenômenos ecológicos, vamos dar a classificação para o tipo de interação entre duas espécies A e B. A classificação se baseia nos efeitos resultantes dessa interação:

i) Neutralismo, em que nenhuma das espécies é afetada pela interação.

INTRODUÇÃO

ii) Competição, em que cada espécie afeta negativamente a outra na luta por espaço físico, comida, ou outros meios de subsistência.

iii) Mutualismo, ou Simbiose, em que a interação é benéfica e necessária para ambas as espécies. Neste caso A e B são associados ou simbiotas. Um exemplo dessa situação é a das bactérias que fixam o nitrogênio nas leguminosas, um outro exemplo é o das bactérias que digerem a madeira, e os cupins que albergam estas bactérias no intestino.

iv) Protocooperação, em que a interação é benéfica, mas não necessária para as espécies. Um exemplo dessa situação é a dos caranguejos que hospedam celenterados em seus dorsos os quais servem de camuflagem para o caranguejo, e por outro lado os celenterados são transportados e obtêm partículas de alimento quando o caranguejo captura outros animais.

v) Comensalismo, em que a espécie A (comensal ou hóspede) necessita da espécie B (hospedeira), mas não se afetam pela interação. Um exemplo dessa interação é o das árvores de uma floresta tropical e as orquídeas que habitam seus galhos.

vi) Amensalismo, em que a espécie A (amensal) é

INTRODUÇÃO

afetada negativamente pela espécie B (inibidor ou antibiótico), e esta não se afeta. O cogumelo *Penicillium* secreta uma substância, chamada de penicilina, que é inibidora do crescimento de certas bactérias. Ao que se sabe a bactéria não reage contra o fungo. Metabólitos como a penicilina estão sendo produzidos e são chamados de antibióticos. Tem sido observado que em alguns casos a bactéria reage produzindo uma substância nociva ao fungo, e nesse caso teremos uma situação de competição.

vii) Parasitismo, e

viii) Predação, em que a espécie A (presa) é afetada negativamente pela espécie B (predador), a qual necessita dessa interação. Sob o ponto de vista ecológico esses dois tipos de interação não são considerados danosos, e, em verdade, ele pode ser necessário para a estabilidade do ecossistema. Como exemplo temos o relato de Odum; em 1907 havia uma população de 4.000 veados e uma respeitável população de predadores (pumas e lobos) cohabitando uma região do Grand Canyon, no Arizona. Entre 1907 e 1923 fez-se um esforço deliberado para se remover os predadores. Em 1923 a população de veados subiu a 100.000, o que estava além da capacidade de sustento oferecida pela vegetação. Logo, quase toda a vegetação foi devorada, e em dois anos a população de veados caiu para 10.000, continuando a decrescer. Os

INTRODUÇÃO

danos causados à vegetação foram graves, e levaria bastante tempo para sua recuperação. Calcula-se que num sistema presa predador, a população de veados não passaria de 30.000.

Neste trabalho nós estudaremos particularmente alguns sistemas presa predador, de duas espécies. A hipótese básica é que no estudo de duas populações pode-se esperar que o ecossistema consista somente nas duas espécies e dos meios necessários para sua subsistência.

No primeiro capítulo estudaremos o comportamento de uma única espécie isolada, iniciando com o modelo mais simples que é o modelo de *Malthus*, até um modelo geral de dinâmica de uma espécie.

No capítulo 2 teremos o primeiro modelo de sistemas presa predador, que é o modelo precursor deste sistemas, o modelo *Lotka - Volterra*. Neste capítulo há ainda modificações deste modelo.

Nos outros dois capítulos temos uma generalização do modelo presa predador, nos quais aparecem a ocorrência de ciclos limites, ou seja soluções periódicas estáveis para o sistema presa predador. Sendo o último modelo apresentado o modelo de *Kolmogorov* que é o modelo geral de sistema presa predador.

Deve - se resaltar que os gráficos de plano de fase foram feitos usando o "Programa Traçador de Diagrama de Fase"

INTRODUÇÃO

desenvolvido por *Munoz, G. M.* [25] e pelo programa *PHASER* de *Koçak, H.* [20].

I-DINÂMICA DE UMA ESPÉCIE ISOLADA.

I.1- INTRODUÇÃO.

Neste capítulo introduziremos alguns modelos determinísticos de crescimento populacional de uma espécie isolada. Começaremos pelo mais simples, *Modelo de Malthus*. Talvez mais importante que seu impacto sócio-econômico, tenha sido seu efeito sobre *Charles Darwin*, que sentiu na pressão populacional a causa de uma inevitável seleção natural.

O segundo Modelo é o de *Verhulst - Pearl* ou *Modelo Logístico*. Neste modelo se leva em conta a capacidade do meio ambiente de suportar até um limite máximo de indivíduos da mesma população.

Usando a mesma idéia do *Modelo Logístico*, temos o terceiro modelo descrito pela mesma curva (sigmóide), mas com outro ponto de inflexão (*Modelo de Blumberg*).

Como os modelos resesentemente usados pelos ecologistas têm as mesmas propriedades do modelo *Logístico*, este é considerado um protótipo de um modelo mais geral.

O último modelo a ser visto neste capítulo é o *Modelo de Clark* que utiliza uma equação diferencial ordinária de segunda ordem que, com certas condições, nos dá como resposta, que a população tem ciclos de crescimento e decrescimento.

I.2- MODELO DE MALTHUS.

Malthus propôs em 1798 que uma população sem restrições cresce geometricamente, [13] e [31]:

Seja $x(t)$ o número de indivíduos que compreende a população (ou biomassa, ou densidade) no tempo t , assumimos que esta é uma "espécie isolada", isto é, que não sofre interferência de outras espécies, e que as taxas de nascimento e de morte são proporcionais ao número de indivíduos da população: "A variação relativa da população é proporcional à própria população".

$$\frac{dx(t)}{dt} = (a - b)x(t) \quad (1.1)$$

onde $a > 0$ é o coeficiente de crescimento da população devido aos nascimentos (taxa de natalidade), e $b > 0$ é o coeficiente de variação da população devido as mortes (taxa de mortalidades). Para simplificar tomaremos $\alpha = a - b$, e chamaremos α de coeficiente de crescimento da população (1.1) será dada por:

$$\frac{dx(t)}{dt} = \alpha x(t) \quad (1.2)$$

para $t = 0$, $x(0) = x_0$ (população inicial) e integrando a equação (1.2) teremos a equação do crescimento *Malthusiano*.

$$x(t) = x_0 e^{\alpha t} \quad (1.3)$$

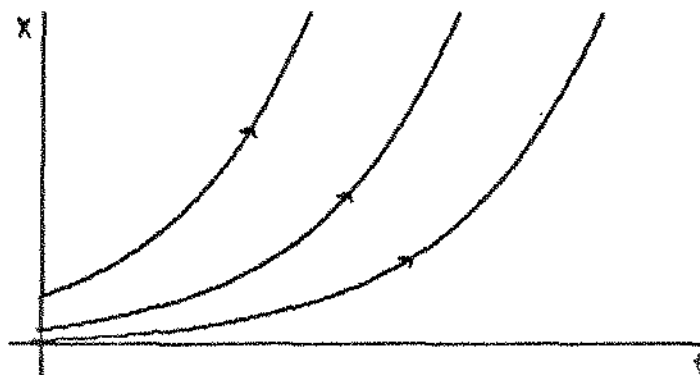


Fig. (1.1) Crescimento Malthusiano.

A equação (1.3) nos dá como gráfico a figura (1.1), e com t crescendo temos:

i) Se $\alpha > 0$, $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = +\infty$ (nasce mais do que morre), a população cresce indefinidamente.

ii) Se $\alpha < 0$, $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$ (morre mais do que nasce), a população tende à extinção.

iii) Se $\alpha = 0$, $x(t) = x_0$, $\forall t$ (a quantidade de mortes é igual a de nascimentos), a população permanece constante.

1.3- O MODELO LOGÍSTICO.

Para $\alpha > 0$ na equação (1.2), temos que a população crescerá com o tempo crescendo. É razoável supor que uma população em algum meio deva crescer com um limite máximo devido,

por exemplo, ao espaço físico, à alimentação, à luz solar, etc... Em 1838 Verhulst, e mais tarde em 1930 Pearl, [14] e [30], propuseram que o coeficiente de crescimento deveria decrescer proporcionalmente à população, ou seja, o valor constante α da equação (1.2) deve ser variável, passando para $(\alpha - \beta x(t))$. Então teremos:

$$\frac{dx(t)}{dt} = (\alpha - \beta x(t))x(t) \quad (1.4)$$

onde $\alpha > 0$ e $\beta > 0$. Agora o termo $\alpha - \beta x(t)$ é o nosso coeficiente de crescimento. Novamente uma integração de 0 a t , com $x(0) = x_0$, nos dá:

$$i) \text{ para } \alpha \neq 0 : x(t) = \frac{\alpha e^{\alpha t}}{C + \beta e^{\alpha t}} \quad (1.5)$$

onde $C = \alpha - \beta x_0$

$$ii) \text{ para } \alpha = 0 : x(t) = \frac{x_0}{1 + \beta x_0 t} \quad (1.6)$$

Com o tempo crescendo $x(t)$ aproxima-se de um valor limite, ou seja :

$$i) \text{ Se } \alpha < 0 \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = 0$$

$$ii) \text{ Se } \alpha > 0 \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = \frac{\alpha}{\beta}$$

Para $\alpha > 0$, a dinâmica populacional é esquematizada na

figura 1.2. Se $x_0 < \frac{\alpha}{\beta}$ a população cresce, aproximando de $\frac{\alpha}{\beta}$ assintoticamente com $t \rightarrow +\infty$, se $x_0 > \frac{\alpha}{\beta}$ a população decresce, novamente se aproximando de $\frac{\alpha}{\beta}$ assintoticamente com $t \rightarrow +\infty$, se $x_0 = \frac{\alpha}{\beta}$ a população permanece constante no tempo com $x(t) = \alpha$.

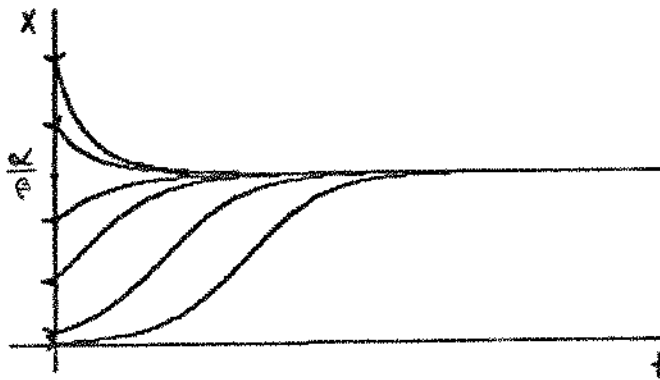


Fig. 1.2- Curva logística ($\alpha > 0$).

Há um ponto de inflexão em $x(t) = \frac{\alpha}{2\beta}$ para soluções com $x_0 < \frac{\alpha}{2\beta}$ (curvas sigmóides). A prova é dada abaixo:

Derivando a equação (1.4) em relação a x , ficamos com:

$$\frac{\partial(dx/dt)}{\partial x} = \frac{\partial}{\partial x} ((\alpha - \beta x)x) = \alpha - 2\beta x$$

Igualando a derivada a zero e resolvendo para x , temos:

$$x_{\text{inflexão}} = \frac{\alpha}{2\beta} \quad \blacksquare$$

Como vimos $K = \frac{\alpha}{\beta}$ é o limitante da população, que deve ser obtido em função dos recursos que esta população tem, por

exemplo: comida, espaço físico, luz solar, etc... . Este limitante da população é chamado de *capacidade de transporte do meio* (esta definição nós usaremos mais tarde).

I.4- O MODELO DE BLUMBERG.

Como vimos, para $\alpha > 0$, o modelo logístico tem um ponto de inflexão em $x(t) = \frac{\alpha}{2\beta}$. Em 1968, Blumberg [5] propôs uma modificação no modelo, para poder descrever o comportamento de espécies que exibem a curva *logística* (sigmóide) de crescimento, mas com outro ponto de inflexão. A equação proposta é a seguinte:

$$\frac{dx(t)}{dt} = \beta x(t)^a (x_{\infty} - x(t))^b \quad (1.7)$$

onde $x_{\infty} = \frac{\alpha}{\beta}$ é a população limite (*capacidade de transporte do meio*). Os parâmetros, a e b , devem ser ajustados para corresponder a um dado ponto de inflexão, calculado pela equação:

$$x_{\text{inflexão}} = \frac{\alpha x_{\infty}}{(a + b)}$$

Para provar isto, derivamos a eq. (1.7) em relação a x (como no modelo anterior):

$$\begin{aligned} \frac{\partial(dx/dt)}{\partial x} &= \frac{\partial}{\partial x} \left(\beta x^a (x_{\infty} - x)^b \right) = \\ &= \beta a x^{a-1} (x_{\infty} - x)^b + \beta b x^a (x_{\infty} - x)^{b-1} \end{aligned}$$

$$= \beta x(t)^{a-1} (x_{\infty} - x)^{b-1} (ax_{\infty} - (b-a)x)$$

Igualando esta derivada a zero teremos três soluções;

$$x = 0 \text{ e } x = x_{\infty} \text{ são pontos fixos da eq. (1.7)}$$

(nestes pontos $\frac{dx}{dt} = 0$), então:

$$x_{\text{inflexão}} = \frac{a x_{\infty}}{(a+b)} \quad \blacksquare$$

Para resolver a eq. (1.7) fazemos $p = \frac{x(t)}{x_{\infty}}$, que é a população normalizada (isto é, $p \rightarrow 1$ quando $t \rightarrow \infty$), e substituindo em (1.7), temos:

$$x_{\infty} \frac{dp(t)}{dt} = \beta x_{\infty}^{-a} p(t)^a x_{\infty}^{-b} (1 - p(t))^b$$

Separando as variáveis, ficamos com;

$$\frac{dp}{p^a (1-p)^b} = \frac{dt}{\beta x_{\infty}^{a+b-1}}$$

Integrando ambos os lados, teremos a solução formal de (1.7), ou seja:

$$\beta x_{\infty}^{a+b-1} t + C = \int_{x_0}^x \frac{dp}{p^a (1-p)^b} = F(a, b, p) \quad (1.8)$$

onde C é uma constante de integração.

Blumberg, no seu trabalho, estudou variações para a e b , e apresentou a seguinte tabela da função $F(a, b, p)$:

TABELA I

a	b	$F(a, b, \rho)$
1	1	$\ln(\rho) - \ln(1-\rho)$
2	1	$\ln(\rho) - \ln(1-\rho) - 1/\rho$
1	2	$\ln(\rho) - \ln(1-\rho) + 1/(1-\rho)$
2	2	$2\ln(\rho) - 2\ln(1-\rho) + 1/(1-\rho) - 1/\rho$
1/2	1	$\ln(1+\sqrt{\rho}) - \ln(1-\sqrt{\rho}) = 2\operatorname{tanh}(\sqrt{\rho})^{-1}$
2/3	1	$1/2\ln[(1-\rho)/(1-\sqrt{\rho})]^2 + \tan^{-1}[(1+2\sqrt{\rho})/\sqrt{3}]$
3/2	1	$2\tan^{-1}(\rho^{1/2}) - 2\rho^{-1/2}$

TAB. I- Determinação de $F(a, b, \rho)$.¹

1.5- MODELO AUTÔNOMO GERAL.

Vamos supor que a taxa de variação de uma população $x(t)$ seja dada por:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = x G(x) \\ x(0) = x_0 \end{cases} \quad (1.9)$$

Para que o modelo (1.9) seja a expressão de dinâmica de alguma população devemos fazer algumas suposições sobre a função $G(x)$ [14]:

i) $G(x)$ deve ser positiva em quase toda parte, contínua e com primeira derivada contínua por partes em $[0, +\infty)$.

1- Retirado de Blumberg [5].

(i) $\frac{dG(x)}{dx} \leq 0$, $x \in [0, +\infty)$, onde $\frac{dG(x)}{dx}$ significa,

além da derivada usual, as derivadas laterais nos pontos de descontinuidade da derivada.

Separando as variáveis na equação (1.9) e integrando,

temos:

$$\int_{x_0}^x \frac{du}{u G(u)} = t \quad (1.10)$$

Com as hipóteses i) e ii) temos duas possibilidades para $G(x)$:

1. $G(x) > 0$ para $x > 0$.
2. Existe $K > 0$ tal que $G(x) = 0$.

Caso 1: Desde que $G(u) > 0$ e $u > 0$, a equação (1.10) claramente tem uma solução para t positivo somente se $x > x_0$. Como a integral da equação (1.10) é uma função monotonicamente crescente de x , logo ela vai para o infinito com $x \rightarrow +\infty$, então a equação (1.10) sempre tem uma solução para $t > 0$, $x = x(t)$, tal que $\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = +\infty$, produzindo uma população de crescimento ilimitado. Este caso tem como protótipo o crescimento *Malthusiano*.

Caso 2: Sem perda de generalidades, podemos assumir que:

$$K = \sup \{ x \text{ tal que } G(x) > 0 \}$$

Agora, de ii) temos que a derivada à esquerda de $G(x)$ em $x = K$ existe, e usando o teorema da média em uma vizinhança à esquerda de $x = K$, temos que $G(x)$ pode ser escrita como:

$$G(x) = (x-K) g(x) \quad (1.11)$$

onde $g(x) = \frac{dG(x)}{dx}$, e ainda $\lim_{x \rightarrow K^-} g(x) < +\infty$.

Consideremos agora o caso $x_0 < K$. Novamente temos que $x > x_0$, para que a equação (1.10) tenha uma solução positiva para $t > 0$, e $\int_{x_0}^x \frac{du}{uG(u)}$ é monotonicamente crescente para $x_0 \leq x < K$.

Agora:

$$\frac{1}{uG(u)} = \frac{1}{u(u-K)g(u)} \quad (1.12)$$

Mas na vizinhança de K temos:

$$-A < \frac{dG(x)}{dx} \leq 0 \quad \text{para } x > 0 \text{ e } A > 0 \quad (1.13)$$

Das equações (1.14) e (1.15) temos:

$$\frac{1}{uG(u)} \geq \frac{1}{u(u-K)(+A)} > 0, \quad \text{para } u > 0$$

Portanto:

$$\int_{x_0}^x \frac{du}{uG(u)} > \int_{x_0}^x \frac{du}{u(u-K)(+A)}$$

agora,

$$\begin{aligned} \frac{1}{A} \int_{x_0}^x \frac{du}{u(K-u)} &= \frac{1}{A} \int_{x_0}^x \left[\frac{C}{u} + \frac{B}{(K-u)} \right] du \quad \text{onde } C = B = \frac{1}{K} \\ &= \frac{1}{AK} \int_{x_0}^x \left[\frac{1}{u} + \frac{1}{(K-u)} \right] du \end{aligned}$$

Fazendo as contas, temos que:

$$\frac{1}{A} \int_{x_0}^x \frac{du}{u(K-u)} = \frac{1}{AK} [\ln(x) - \ln(K-x) + D] = F(x) \quad (1.14)$$

No limite:

$$\lim_{x \rightarrow K^-} F(x) = +\infty$$

Portanto:

$$\lim_{x \rightarrow K^-} \int_{x_0}^x \frac{du}{uG(u)} = +\infty \quad (1.15)$$

Então da monotonicidade e da eq. (1.15), a eq. (1.10) sempre tem uma solução para $t > 0$, e esta solução é limitada superiormente por $x = K$.

Se $x_0 > K$ e $G(x_0) = 0$ (e portanto $\frac{dG(x_0)}{dx} < 0$), fixaremos um K_1 como sendo;

$$K_1 = \inf \{ x \text{ tal que } G(x) < 0 \}$$

e argumentando analogamente ao caso anterior, vemos uma vez mais que a eq. (1.10) tem uma solução para $t \geq 0$, a qual decresce e é

limitada abaixo por $x = K_1$. Se $x_0 \geq K$ e $G(x_0) = 0$ então diretamente da eq. (1.9) temos que $x = x_0$ é a solução desejada.

A dinâmica populacional é esquematizada nas figura 1.1, figura 1.3 e figura 1.4 onde $G(x) = 0$ para $x > K$.

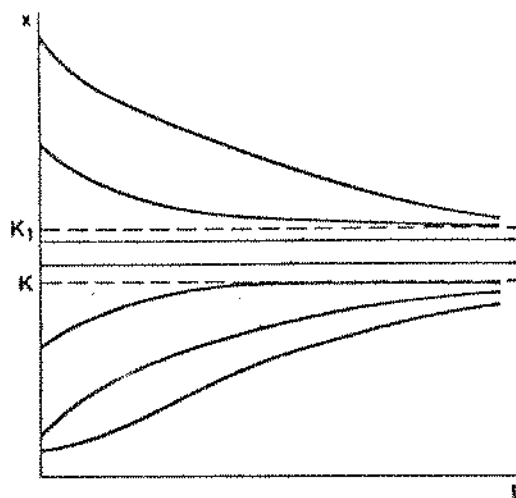


Fig. 1.3- Crescimento de uma população com capacidade de transporte do meio, $K_1 > K$.

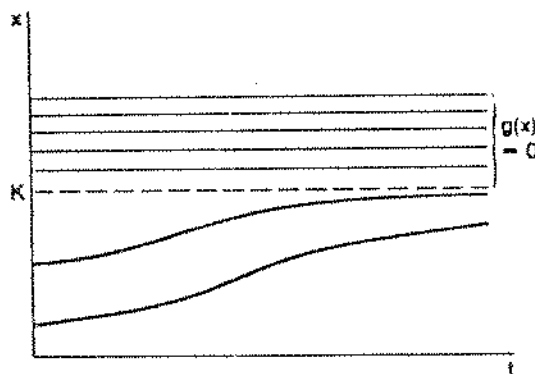


Fig. 1.4- Crescimento de uma população com capacidade de transporte do meio, $G(x) = 0$ para $x > K$.

Um exemplo para este caso é dado quando;

$$G(x) = K - x, \quad K > 0,$$

onde :

$$G(0) = K \quad \text{e} \quad \frac{dG(x)}{dx} = -1 \leq 0 \quad \text{para } x \in [0, \infty)$$

Nosso modelo fica:

$$\frac{dx(t)}{dt} = x(K-x)$$

que é o modelo Logístico, visto anteriormente, que tem como solução:

$$x(t) = \frac{Kx_0 e^{Kt}}{K - x_0 + x_0 e^{Kt}}$$

Cuja dinâmica populacional é dada pelo gráfico da fig.1.2.

1.6- MODELO DE CLARK

Podemos aprimorar nosso modelo de crescimento de uma espécie usando equações diferenciais de ordens superiores. Nesta seção introduziremos um modelo que utiliza uma equação diferencial de segunda ordem. Um modelo conveniente de segunda ordem foi dado por Clark em 1971 [10]:

$$\frac{d^2 x}{dt^2} = G(x, \frac{dx}{dt}) \tag{1.16}$$

A derivada segunda deve ser entendida como sendo a "força de vida" da espécie. Vamos supor que esta força de vida seja a soma de duas quantidades distintas:

G_e : a força de retorno ao ponto de equilíbrio

(está relacionada com a capacidade do meio).

G_h : a força devido a influência do passado recente da população.

Então:

$$G\left(x, \frac{dx}{dt}\right) = G_e + G_h$$

Como G_e é a força de restauração, então podemos pensar que só depende de x , logo:

$$G_e = -g(x) \tag{1.17}$$

onde $g(x)$ deve ter as seguintes propriedades:

1. $x^* > 0$ tal que $g(x^*) = 0$ (equilíbrio).
2. $(x-x^*) g(x) > 0$ para $x \neq x^*$ (efeito de restauração).

Agora, como G_h reflete a recente história da população, assumimos que esta é influenciada pela taxa de crescimento da população, isto é, G_h é proporcional a $\frac{dx}{dt}$, com a constante de proporcionalidade sendo uma função da população, ou seja:

$$G\lambda = -f(x) \frac{dx}{dt} \quad (1.18)$$

Então, nosso modelo fica:

$$x'' + f(x) x' + g(x) = 0 \quad (1.19)$$

que é uma equação de Liénard.

Para a equação de Liénard com as seguintes suposições:

i) f é par, g é ímpar, $xg(x) > 0$ para $x \neq 0$;

$$f(0) < 0;$$

ii) f e g contínuas para todo x ; g satisfaz a condição de Lipschitz para todo x :

$$\|g(x) - g(x_1)\| < K \|x_1 - x\|,$$

onde K é uma constante;

$$\text{iii) } F(x) = \int_0^x f(u) du$$

$$F(x) \rightarrow +\infty \text{ com } x \rightarrow +\infty;$$

iv) $F(x)$ tem um único zero positivo, $x = a$, e $F(x)$ é monotonicamente crescente para $x > a$;

Então temos o seguinte teorema:

TEOREMA (de Liénard): "A eq. (1.19), com as suposições i), ii), iii) e iv), possui uma única solução periódica a qual é

orbitamente estável".

Com isso temos que este modelo se comporta diferente dos outros modelos, cujas soluções se aproximam de algum ponto (sujeito a capacidade do meio) assintoticamente. Não demonstraremos o *Teorema de Liénard*, pois foge do nosso intuito, ela pode ser vista em [23].

Exemplo: Tomando:

$$g(x) = x - u \quad \text{e} \quad f(x) = (x - w)^2 - 1 ,$$

a equação fica:

$$x'' + [(x - w)^2 - 1]x' + (x - w) = 0 \quad (1.20)$$

Com uma mudança de variáveis:

$$w = x - u ,$$

temos que $g(w)$, $f(w)$ satisfazem as condições i), ii), iii) e iv), logo, pelo teorema de Liénard, deve haver uma única solução periódica a qual é estável. Para ser mais fácil visualizar esta órbita, transformaremos a eq. 1.20 em um sistema de primeira ordem:

$$\text{Seja: } y = \frac{dx}{dt} + \frac{(x - w)^3}{3} - (x - w) + v, \text{ então:}$$

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = y - v - \frac{(x - w)^3}{3} - (x - w) \\ \frac{dv}{dt} = -x + v \end{cases} \quad (1.21)$$

Usando o "Programa Traçador de Diagrama de Fase" [23], temos o seguinte diagrama de fase para o sistema 1.21:

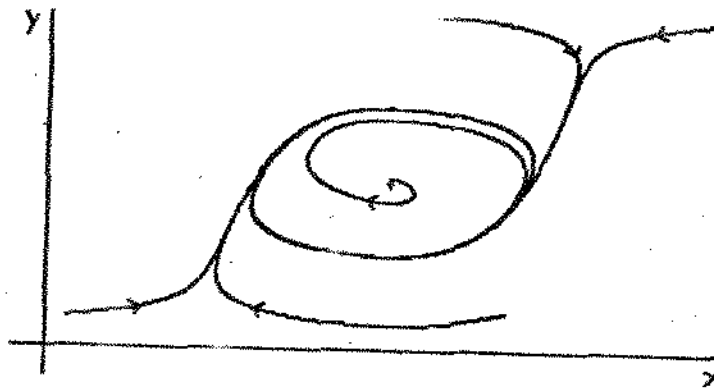


Fig. 1.5- Solução periódica do exemplo de modelo de dinâmica populacional de uma espécie de segunda ordem.

1.7- UMA APLICAÇÃO DO MODELO LOGÍSTICO.

Em 1988, Raimundo Henriques [19] fez uma análise da operação Curupira. A operação Curupira consistiu no resgate da fauna na área de inundação da hidroelétrica de Tucuruí no Pará, no período de 11 de setembro de 1984 a 20 de abril de 1985. Este trabalho tem uma certa importância devido ao crescente número de estudos de implantações de hidroelétricas na região Amazônica.

Henriques utilizou o modelo logístico para modelar o

comportamento da população de tamanduás mirins nas áreas de soltura ao redor da represa. Esta espécie foi escolhida devido a ser facilmente reconhecível, e dado aos seus hábitos arbóricolas pode-se garantir o resgate da maior parte da população. O modelo logístico é dado por:

$$\frac{dx(t)}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{k}\right), \text{ onde } x \text{ é o número de}$$

indivíduos da população de tamanduás mirins, r é a taxa de crescimento desta espécie, e k é a capacidade de transporte do meio.

Na área de 2.430 km², que seria inundada pela represa, foram capturados cerca de 3.600 tamanduás mirins, o que dá uma capacidade de transporte do meio de 1,5 indivíduos / km². Admitindo que a capacidade de transporte do meio do tamanduá mirim na área inundada era a mesma das áreas contíguas (cerca de 1.000 km²) onde os animais foram soltos, k será igual a 1.500 indivíduos. Este número deve estar um pouco abaixo do valor real, pois não inclui os animais que conseguiram escapar da região limite da represa.

O cálculo de r se baseia na relação empírica existente entre esse valor e o peso médio de indivíduos de diferentes espécies. O peso médio do tamanduá mirim pode ser estabelecido em 5×10^3 g, com isso é possível estimar r em aproximadamente 0,05. Portanto nosso modelo logístico para a população de tamanduás mirins na região de soltura é dado por:

$$\frac{dx(t)}{dt} = 0,05 \times \left(1 - \frac{x}{1.500} \right)$$

Para podermos analisar esta equação diferencial só falta o ponto inicial, ou seja a população de tamanduás mirins existentes antes nas áreas de soltura (1.500) mais o número de indivíduos libertados no fim da operação Curupira (3.600), o que dá $x_0 = 5.100$ indivíduos nas áreas quando a operação terminou.

Como vimos anteriormente para o modelo logístico, quando a população inicial é maior que a capacidade de transporte do meio (este caso), há uma diminuição gradativa da população até ela se estabilizar na capacidade de transporte do meio, fig. 1.6.

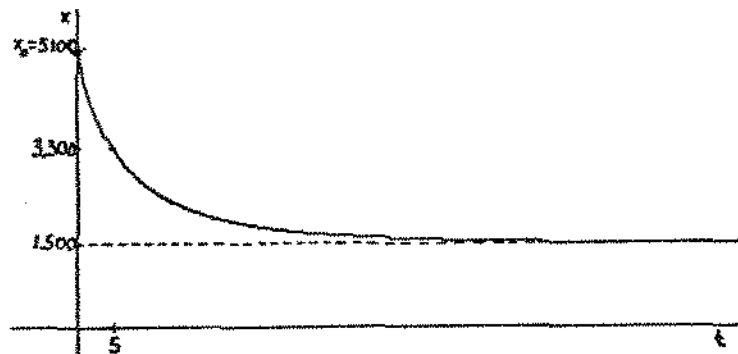


FIG. 1.6- Comportamento da população de tamanduás mirins nas áreas de soltura, ao redor da represa de Tucuruí.

Usando a solução analítica da equação logística, que é

dada por:

$$x(t) = \frac{k}{1 + \left(\frac{k}{x_0} - 1 \right) e^{-rt}}$$

podemos calcular o tempo gasto para que a metade da população resgatada ($3.600 / 2 = 1.800$) desapareça:

$$3.300 = \frac{1.500}{1 + \left(\frac{1.500}{5.100} - 1 \right) e^{-0,05t}}$$

$$e^{-0,05t} = \frac{\frac{1.500}{3.300} - 1}{\frac{1.500}{5.100} - 1}$$

$$e^{-0,05t} = 0,7059$$

portanto;

$$t \cong 5,155 \text{ anos}$$

Da mesma maneira pode se mostrar que 90% da população resgatada desaparecerá em 26 anos, e que só voltará ao equilíbrio anterior (99,9% da população resgatada morta) passados 140 anos (se as condições ambientais não se alterarem).

Com este modelo, mostra se que o salvamento da fauna de Tucuruí e de outras represas, como Balbina no Amazonas, não tem sustentação científica. As populações resgatadas estão invariavelmente perdidas.

O que foi feito aqui para a população de tamanduás

mirins pode ser feito para outras espécies, necessitando serem calculados r , x_0 , e k , pois são diferentes. Como vimos, r é inversamente relacionado ao peso médio dos indivíduos de uma espécie, portanto para x_0 , k próximos, espécies com indivíduos menores vão ter suas populações diminuídas em menos tempo.

II- SISTEMA PRESA - PREDADOR.

II.1- INTRODUÇÃO

Quando pensamos em predação nos vem a cabeça o leão caçando um animal nas planícies Africanas, ou uma Águia mergulhando sobre sua presa, ou seja, uma interação dramática entre presa e predador. Muitas das predações, no entanto, são produzidas por "atores" menos dramáticos (do nosso ponto de vista) como por exemplo; pássaros insetívoros, largatos ou cobras e sapos, numerosos peixes, aranhas com suas teias e insetos voadores, vespas e aranhas, alguns invertebrados marinhos, etc... De uma maneira geral quando tratamos de um "sistema presa predador", o processo compreende a sobrevivência de uma espécie que se alimenta de outra. *A predação é a mais comum das interações entre espécies.*

Quando estudamos a dinâmica de duas espécies, convivendo no mesmo habitat onde uma preda a outra, nos vêm algumas perguntas que gostaríamos de responder, como por exemplo; O quanto a predação reduz o número de presas ? Ou ao contrário, se não temos os predadores, a população de presas "explode" ou cresce suavemente ? O que acontece ao equilíbrio presa predador se um inseticida geral como o DDT é aplicado, o que aconteceu mais recentemente quando o *Malathion* foi aplicado contra o bicudo? Pode a interação presa predador gerar oscilações nas populações,

e se isso ocorrer, o que determina a frequência e a amplitude das oscilações? Neste capítulo e nos próximos veremos esta e outras questões.

II.2- ESQUEMA BÁSICO DE UM MODELO PRESA PREDADOR.

Neste capítulo e nos próximos, consideraremos modelos baseados em um formato comum, sistemas envolvendo um predador e uma presa. Seja $x(t)$ a densidade populacional da presa (ou número de presas, ou biomassa), e $y(t)$ a densidade populacional do predador (ou número de predadores, ou biomassa), então o esquema comum para o modelo presa predador é dado por:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = \left[\begin{array}{l} \text{taxa de crescimento da} \\ \text{presa na ausência do} \\ \text{predador} \end{array} \right] - \left[\begin{array}{l} \text{taxa de captura} \\ \text{da presa por} \\ \text{predador} \end{array} \right] y \\ \frac{dy(t)}{dt} = \left[\begin{array}{l} \text{taxa de conversão de} \\ \text{presas capturadas em} \\ \text{nascimento de predador,} \\ \text{por predador} \end{array} \right] y - \left[\begin{array}{l} \text{taxa de mortalidade} \\ \text{de predadores na au-} \\ \text{sência de presas} \end{array} \right] \end{cases} \quad (2.1)$$

O primeiro termo da primeira equação de (2.1) descreve o crescimento da população de presas na ausência do predador e é dado, por exemplo, pelos modelos do capítulo I.

II.2.1- FUNÇÃO RESPOSTA DO PREDADOR.

O segundo termo da primeira equação de (2.1) relaciona a

população de presas com a população de predadores. O termo entre colchetes, representando a taxa de captura das presas por predador, é chamado de *resposta funcional* ou *função resposta* de um predador, a qual tenta descrever como os predadores capturam suas presas (Holling [18]). Nesta função devem estar resumidas informações sobre o predador.

Como a resposta funcional relaciona presas com predadores, então podemos escrevê-la da seguinte maneira:

$$F = F(x, y)$$

Podemos considerar que a resposta funcional só dependa da abundância de presas ($F = F(x)$), sendo assim suponhamos inicialmente que a taxa de captura de presas por predador cresce linearmente com o crescimento das presas. Agora, se o número de presas for maior que as necessidades dos predadores veremos que esta suposição não é realista, então uma função assintótica a um valor máximo de presas capturadas por predador deve ser mais realista, com este máximo sendo determinado pelo mínimo de tempo necessário para capturar e manusear uma presa e pelo nível de saturação do predador. Se olharmos pelo ponto de vista da eficiência do predador para um determinado tipo de presa veremos que a função resposta de um predador depende da frequência de encontrar a presa, por exemplo; a eficiência da captura pode melhorar com experiências adquiridas. Desta maneira a curva da

função resposta do predador será uma sigmóide. A figura (2.1), mostra os três casos citados acima.

De uma outra maneira podemos considerar que a resposta funcional de um predador pode depender da abundância de predadores ($F = F(y)$), por exemplo:

i) Se houver agressão entre predadores, então a taxa de captura de presas por predador decresce com y .

ii) Se predadores caçam em grupos, então a taxa per capita de captura aumenta com y , quando y é pequeno.

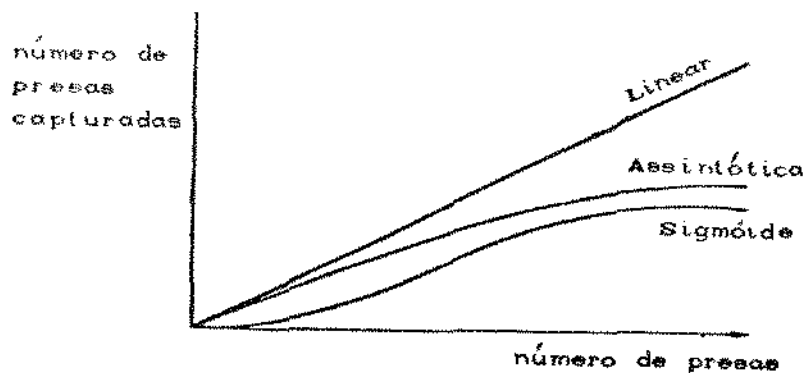


Fig. 2.1. Esboço dos tipos de resposta funcional (ou função resposta de um predador), eixo y versus a abundância de presas, eixo x

Se não houver alguma interação de comportamento destas espécies acima, ou de outras formas, entre predadores, então a resposta funcional independente de y .

A resposta funcional também pode depender da história

recente do sistema. Para entender o significado desta dependência histórica, definiremos o *tipo do animal* como sendo a quantidade de presas capturadas durante sua vida, portanto dois animais de mesma idade podem ter *tipos* diferentes dependendo da quantidade de presas que existem durante suas vidas. Portanto, para dois animais da mesma idade pode se ter diferentes *tipos*, dependendo da quantidade de presas existentes durante a vida de cada um. Frequentemente, temos que a taxa de captura de presas por predador está diretamente relacionada com o *tipo* do predador. Como o resultado à resposta funcional pode depender do regime de abundância de presas pelo qual os predadores viveram, desde seu nascimento, portanto, fazendo a resposta funcional depender da recente história do sistema. Este ponto de vista pode ser muito importante em sistemas marinhos, onde muitos organismos, incluindo peixes, moluscos, e equinodermas, têm suas taxas de capturas de presas relacionada com o *tipo* de cada animal. Por outro lado, existem poucos estudos sobre resposta funcional dependente da história recente do sistema.

II.2.2- RESPOSTA NUMÉRICA DO PREDADOR.

O primeiro termo da segunda equação do sistema (2.1), relaciona a população de predadores com a população de presas. A expressão entre colchetes, que representa a taxa pela qual um predador "converte" a presa capturada em novos predadores, é

chamada de *resposta numérica* de um predador. Como a resposta numérica descreve como novos predadores surgem de acordo com as presas capturadas, podemos supor que a resposta numérica é uma função da resposta funcional, portanto se $F = F(x,y)$ é a resposta funcional e G é a resposta numérica, então $G = G(F(x,y))$. Sabe-se muito menos a respeito da resposta numérica do que sobre a resposta funcional de um predador, pois seria necessário observar a reprodução de uma amostra de predadores sobre determinados regimes de disponibilidade de presas para se determinar a resposta numérica. Uma suposição comum, é que uma certa fração constante de energia gerada pela captura de presas é alocada na reprodução de novos predadores, ou seja, para cada predador a resposta numérica será simplesmente uma constante vezes a taxa pela qual o predador captura as presas, isto é, a resposta funcional, então teremos:

$$G = \alpha F(x,y) , \quad \alpha \text{ constante}$$

II.3- MODELO LOTKA - VOLTERRA.

II.3.1- DEFINIÇÃO.

Em 1925, de uma conversa com o jovem zoólogo Umberto d'Ancona, sobre a diminuição da proporção de peixes presas, no mar Adriático, nos anos da primeira Guerra Mundial, o matemático

Vito Volterra propôs um modelo que ajudou a prever este fenômeno.

No mesmo ano em que Volterra tomou interesse pela ecologia, A. J. Lotka publicou um livro intitulado "*Elements of Physical Biology*" no qual traz a discussão do mesmo modelo utilizado por Volterra para a interação presa - predador. Este modelo que é conhecido como *Modelo Lotka - Volterra* é descrito abaixo [13], [27] e [33]:

Seja $x(t)$ a densidade (ou número, ou biomassa) de presas no instante t , e $y(t)$ a densidade (ou número, ou biomassa) de predadores no instante t . Suponha que as espécies vivam num meio homogêneo, e que a estrutura de idades não seja levada em conta. Para a presa assumiremos que o crescimento na ausência de predadores é o Malthusiano, isto é, a taxa específica de crescimento é constante, e além disso assumiremos que a resposta funcional de um predador é linear. Com estas suposições nós temos:

$$\frac{dx(t)}{dt} = \alpha x - (\beta x)y \quad \alpha, \beta > 0 \quad (2.2a)$$

Para o predador, assumiremos que na ausência de presas o predador se extinguirá exponencialmente, e que a resposta numérica é uma constante vezes a resposta funcional, portanto temos:

$$\frac{dy(t)}{dt} = \gamma_1 (\beta x)y - \delta y \quad \delta, \gamma_1 > 0$$

chamando $\gamma = \gamma_1 \beta$, temos:

$$\frac{dy(t)}{dt} = \gamma xy - \delta y \quad \delta, \gamma > 0 \quad (2.2b)$$

O sistema (2.2), formado pelas equações (2.2a) e (2.2b), é o sistema conhecido como Lotka - Volterra, e de acordo com o formato definido em II.2 é o mais simples modelo de sistema presa predador.

II.3.2- ESTABILIDADE E EQUILÍBRIO DO MODELO LOTKA - VOLTERRA.

O sistema (2.2) não é linear e portanto não integrável em t na forma escrita acima; ele pode ser reescrito da forma:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = x(\alpha - \beta y) \\ \frac{dy(t)}{dt} = y(-\delta + \gamma x) \end{cases} \quad (2.2)$$

Como x e y representam populações, estudaremos o comportamento de (2.2) no primeiro quadrante (pois não existe população negativa). Nos semi-eixos já sabemos o comportamento do sistema, conforme a definição do modelo. Os pontos de equilíbrio de cada equação são:

$$i) \quad x = 0 \text{ e } y = \frac{\alpha}{\beta}$$

$$ii) \quad y = 0 \text{ e } x = \frac{\delta}{\gamma}$$

Combinando estes valores temos todos os pontos de

equilíbrio do sistema (2.2). Como já sabemos o comportamento do sistema em cima dos eixos, nós estudaremos o equilíbrio no interior do primeiro quadrante; isto é, no ponto $(\frac{\delta}{\gamma}, \frac{\alpha}{\beta})$. Para $x, y > 0$ temos a seguinte proposição

PROPOSIÇÃO 2.1: Todas as órbitas do sistema (2.2) no primeiro quadrante menos o ponto $(\frac{\delta}{\gamma}, \frac{\alpha}{\beta})$ são curvas fechadas.

Prova: Consideremos a função:

$$f(x, y) = \left[\frac{x}{x^*} - \ln \frac{x}{x^*} - 1 \right] \gamma x^* + \left[\frac{y}{y^*} - \ln \frac{y}{y^*} - 1 \right] \beta y^* \quad (2.3)$$

onde $x^* = \frac{\delta}{\gamma}$ e $y^* = \frac{\alpha}{\beta}$, e $f(x, y): 1^o \text{ quadrante} \rightarrow \mathbb{R}$.

AFIRMAÇÃO I: $f(x, y)$ tem um único ponto crítico que é de mínimo absoluto em (x^*, y^*) .

A função $g(t) = t - \ln(t)$, $g(t): (0, +\infty) \rightarrow \mathbb{R}$, tem mínimo absoluto, igual a t , no ponto $t = 1$, logo:

$t \neq 1 \Rightarrow g(t) > g(1) \Rightarrow t - \ln(t) > 1 \Rightarrow t - \ln(t) - 1 > 0$, portanto $f(x, y) > 0$ se $(x, y) \neq (x^*, y^*)$. Como $f(x^*, y^*)$ é definido e igual a 0, existe mínimo em (x^*, y^*) .

AFIRMAÇÃO II: $f(x, y)$ é constante ao longo de cada órbita $(x(t), y(t))$ de (2.2), ou seja:

$$\begin{aligned}
\frac{d}{dt} f(x(t), y(t)) &= \left(\frac{1}{x^*} \frac{dx}{dt} - \frac{1}{x} \frac{dx}{dt} \right) \gamma x^* + \left(\frac{1}{y^*} \frac{dy}{dt} - \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} \right) \beta y^* \\
&= (x - x^*) \gamma \frac{1}{x} \frac{dx}{dt} + (y^* - y) \beta \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} \\
&= \left(x - \frac{\delta}{\gamma} \right) \gamma (\alpha - \beta y) + \left(y - \frac{\alpha}{\beta} \right) \beta (\gamma x - \delta) \\
&= (\gamma x - \delta)(\alpha - \beta y) + (\beta y - \alpha)(\gamma x - \delta)
\end{aligned}$$

portanto:

$$\frac{d}{dt} f(x(t), y(t)) = 0, \quad \forall t$$

AFIRMAÇÃO III : Como $\frac{\partial f}{\partial x} = \frac{x - x^*}{x}$ e $\frac{\partial f}{\partial y} = \frac{y - y^*}{y}$ só se anulam simultaneamente em (x^*, y^*) , logo $f(x, y)$ não é constante em aberto algum.

Portanto as curvas de nível de $f(x, y)$ são curvas fechadas ao redor de (x^*, y^*) .

Com estas três afirmações temos que $f(x, y)$ é uma função de Liapunov, então as curvas onde $f(x, y) = \text{constante}$ (curvas de nível de f), que são curvas fechadas, são as órbitas do sistema (2.2), provando a proposição 2.1 ■

A interpretação do resultado acima é que toda evolução que comece no interior do primeiro quadrante, excetuando-se o ponto (x^*, y^*) , resulta periódica. Como $f(x^*, y^*) = 0$, (x^*, y^*) corresponde a um equilíbrio, ou seja, se as populações iniciais forem

$x(0) = x^*$, $y(0) = y^*$, elas continuarão constante ao longo do tempo, pois (x^*, y^*) é uma órbita reduzida a um ponto.

Como, pela definição do modelo, a população de presas na ausência de predadores aumenta segundo o modelo de *Malthus*, e a população de predadores decresce com a ausência de presas (decréscimo exponencial), temos que a origem é um ponto hiperbólico (ponto sela).

A análise acima está ilustrada na figura 2.2:

Um outro resultado importante sobre o sistema (2.2), está descrito na proposição 2.2.

PROPOSIÇÃO 2.2 : Se $(x(t), y(t))$ é uma órbita do sistema (2.2) no primeiro quadrante, excetuando o ponto (x^*, y^*) , de período T , então:

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = x^* \quad (2.4)$$

e

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = y^* \quad (2.5)$$

Isso quer dizer que, para qualquer evolução as médias das populações no tempo coincidem com os valores do ponto (x^*, y^*) .

Prova: Calculemos a integral:

$$\int_0^T \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} dt = \int_0^T (-\delta + \gamma x) dt$$

portanto,

$$\ln(y(t)) \Big|_0^T = -\delta T + \gamma \int_0^T x(t) dt$$

o primeiro termo é zero, pois $y(0) = y(T)$, então:

$$\int_0^T x(t) dt = \frac{\delta T}{\gamma} = x^* T$$

Analogamente para $y(t)$ ■

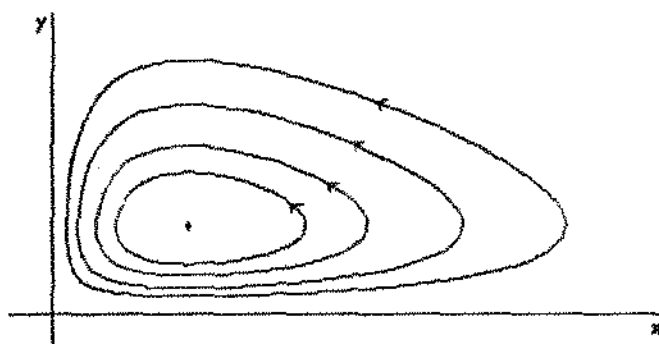


Fig. 2.2. Soluções, no plano de fase, para o sistema Lotka - Volterra, sistema (2.2).

II.4- MODELO DE SAMUELSON OU MODELO LOTKA - VOLTERRA COM RETORNO.

Modificaremos o sistema (2.2), por uma sugestão de Samuelson (1967), para incorporar o que chamaremos de retornos crescentes e decrescentes. As modificações são simples, e são obtidas somando um termo quadrático em cada equação do sistema (2.2), como segue:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = ax + \beta xy + C_1 x^2 \\ \frac{dy(t)}{dt} = -\delta y + \gamma xy + C_2 y^2 \end{cases} \quad (2.6)$$

onde, como antes, $\alpha, \beta, \gamma, \delta > 0$. Agora para as variações de C_1 e C_2 temos as definições de retorno crescente, retorno decrescente, retorno misto e retorno semi-crescente ou semi-decrescente.

O retorno crescente (respectivamente decrescente) ocorre quando C_1 e C_2 são maiores que zero (respectivamente menores que zero), o retorno misto ocorre quando ou C_1 é positivo e C_2 é negativo ou vice-versa. O retorno semi-crescente (respectivamente semi-decrescente) ocorre quando uma das constantes é maior que zero (respectivamente menor que zero) e a outra é igual a zero.

O sistema *Lotka - Volterra com retorno* tenta modelar o esforço em grupo das espécies. Biologicamente, o retorno crescente significa que o crescimento das espécies é reforçado pelo aumento das espécies. Nós podemos notar isto, por exemplo, nos lobos que caçam melhor em grupo, ou em búfalos que se defendem melhor em grupos. Retornos decrescentes surgem em situações onde o crescimento muito grande das espécies faz surgir um impedimento no seu próprio crescimento, tanto para presa e predador isto pode ocorrer. Considerando o sistema (2.6), com $C_1 < 0$ e na ausência de predadores, teremos o crescimento Logístico para as presas.

Para fazermos uma análise global do sistema (2.6)

necessitamos achar os pontos de equilíbrio do sistema. Obviamente $(0,0)$ continua sendo um equilíbrio, os outros pontos são determinados resolvendo o sistema :

$$\begin{cases} C_1 x - \beta y = -\alpha \\ \gamma x + C_2 y = \delta \end{cases} \quad (2.7)$$

O sistema (2.7) tem uma única solução se, e somente se:

$$C_1 C_2 + \beta \gamma \neq 0 \quad (2.8)$$

Como $\beta \gamma > 0$ a condição (2.8) só será violada quando tivermos o retorno misto. Assumindo que nós não temos o retorno misto, e resolvendo o sistema (2.7), temos:

$$x^* = \frac{\beta \delta - \alpha C_2}{\beta \gamma + C_1 C_2}$$

$$y^* = \frac{\alpha \gamma + \delta C_1}{\beta \gamma + C_1 C_2}$$

Para que x^* e y^* sejam positivos temos:

$$-\frac{\beta \delta}{\alpha} < C_2 < \frac{\beta \delta}{\alpha} \quad \text{e} \quad -\frac{\alpha \gamma}{\delta} < C_1 < \frac{\alpha \gamma}{\delta}$$

Fazendo a seguinte mudança de variáveis;

$$u = x - x^* \quad , \quad v = y - y^* \quad (2.9)$$

o sistema (2.6) fica:

$$\begin{cases} \frac{du(t)}{dt} = (u + x^*)(C_1 u - \beta v) \\ \frac{dv(t)}{dt} = (v + y^*)(\gamma u - C_2 v) \end{cases} \quad (2.10)$$

Agora o sistema (2.10) tem o ponto de equilíbrio na origem. Tomando a equação (2.3) novamente como sendo a função de Liapunov, e a equação (2.9), nós temos:

$$\begin{aligned} \frac{df(u, v)}{dt} &= u\gamma \frac{1}{u + x^*} \frac{du}{dt} + v\beta \frac{1}{v + y^*} \frac{dv}{dt} \\ &= u\gamma(C_1 u - \beta v) + v\beta(\gamma u + C_2 v) \end{aligned}$$

portanto,

$$\frac{df(u, v)}{dt} = \gamma C_1 u^2 + \beta C_2 v^2 \quad (2.11)$$

Agora suponha que nós temos um retorno crescente ou semi-crescente, então:

$$\frac{df(u, v)}{dt} > 0, \text{ para } u^2 + v^2 \neq 0$$

Isto significa que as trajetórias do sistema (2.10) atravessam as curvas de nível de $f(u, v)$, ou seja as curvas

$$f(u, v) = c, \text{ com } c > 0 \quad (2.12)$$

de dentro para fora (nós vimos que estas curvas são fechadas). Portanto as trajetórias são espirais crescentes (se afastando da origem no plano uv), ou espirais se afastando do ponto (x^*, y^*) no

plano xy , figura 2.3.

Para um retorno decrescente ou semi-decrescente nós temos:

$$\frac{df(u,v)}{dt} < 0, \text{ para } u^2 + v^2$$

Neste caso as trajetórias atravessam as curvas de nível (2.12) de fora para dentro, portanto as soluções são espirais que se aproximam da origem no plano uv , ou espirais que se aproximam do ponto (x^*, y^*) no plano xy , (figura 2.4).

Falta estudar o comportamento do sistema em cima dos eixos. Ao longo do eixo- x , $y = 0$, o sistema fica:

$$\frac{dx(t)}{dt} = x(\alpha + C_1 x) \quad (2.13)$$

Para o caso de retorno crescente temos:

$$\frac{dx(t)}{dt} > 0, \text{ para } x > 0$$

logo $x(t)$ é crescente, derivando (2.13) nós temos:

$$\frac{d^2 x(t)}{dt^2} = x C_1 \frac{dx}{dt} + (\alpha + C_1 x) \frac{dx}{dt}$$

com $\frac{d^2 x(t)}{dt^2} > 0$ para $x > 0$, $x(t)$ é ilimitado, portanto,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = +\infty$$

Agora para o retorno decrescente, temos que (2.13) é a equação do crescimento Logístico, logo:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} x(t) = -\frac{\alpha}{C_1}$$

Ao longo do eixo y , $x = 0$, e a solução do sistema é dada por:

$$\frac{dy(t)}{dt} = y(-\gamma + C_2) \quad (2.14)$$

Para esta equação diferencial nós temos dois pontos de equilíbrio que são:

$$y = 0 \quad \text{e} \quad y = \frac{\gamma}{C_2}$$

No caso do retorno crescente nós temos que:

$$\begin{cases} \frac{dy(t)}{dt} < 0 & , \text{ para } 0 < y < \frac{\gamma}{C_2} \\ \text{e} \\ \frac{dy(t)}{dt} > 0 & , \text{ para } y > \frac{\gamma}{C_2} \text{ e } y < 0 \end{cases}$$

logo $y = \frac{\gamma}{C_2}$ é um equilíbrio instável, com as soluções se afastando deste ponto. Agora, em $y = 0$ nós temos um equilíbrio estável, com as soluções se aproximando deste ponto (esta análise é feita somente sobre o eixo y), figura 2.3.

No caso de retorno decrescente, teremos:

$$\frac{dy(t)}{dt} < 0 \quad , \quad \text{para } y > 0$$

logo, as soluções se aproximam da origem, figura 2.4.

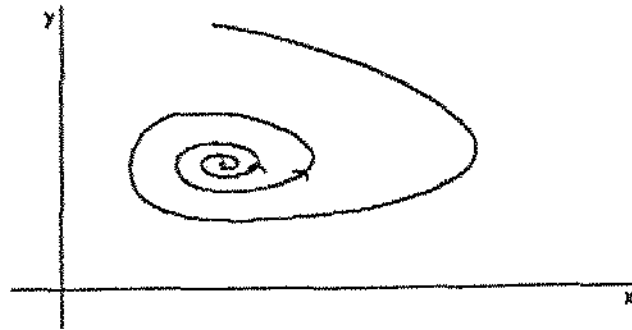


Fig. 2.3. Soluções no plano de fase para o sistema presa predador com retorno crescente.

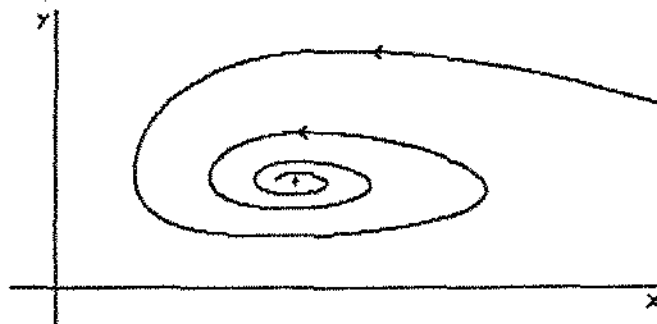


Fig. 2.4. Soluções no plano de fase para o sistema presa predador com retorno decrescente.

Para retornos decrescente (crescentes) vimos que as soluções se espiralizam e se aproximam (afastam) do ponto de equilíbrio (x^*, y^*) . Se as constantes C_1 e C_2 forem muito menores que as outras constantes, teremos que para uma condição inicial

(x_0, y_0) , a solução passará muito próximo deste ponto, depois de uma "volta". No caso do modelo de *Lotka - Volterra*, a solução para a condição inicial (x_0, y_0) , depois de uma volta retorna a este ponto. Logo, para este caso (C_1 e C_2 pequenos), o modelo retrata as oscilações do sistema presa - predador, quase igual ao modelo de *Lotka - Volterra*. Portanto a diferença dos dois modelos pode ser considerada mínima, ou seja, o resultado de um modelo vai ser quase igual ao do outro.

Para o retorno misto a análise acima não é válida, mas ainda teremos soluções espiralizadas. Como o interesse é pouco por este tipo de retorno não consideraremos esta análise.

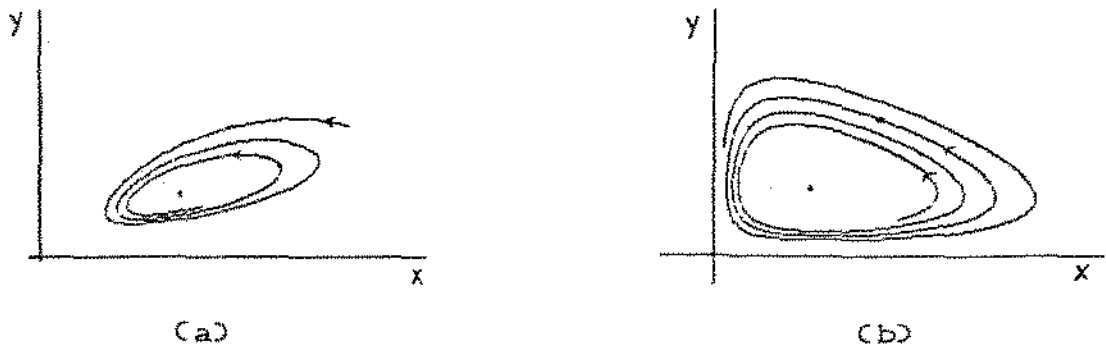


Fig. 2.5. Exemplos de órbitas do modelo (2.2) com retorno misto, (a) retorno misto estável, (b) retorno misto instável.

Seguindo a idéia do modelo *Lotka - Volterra com retorno*, Samuelson em 1967 propôs o seguinte sistema geral:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = x [\alpha + \varepsilon R_1(x) - \beta y] \\ \frac{dy(t)}{dt} = y [-\gamma + \delta x + \varepsilon R_2(y)] \end{cases} \quad (2.15)$$

onde $\varepsilon > 0$ é pequeno e $R_1(x)$, $R_2(y)$ são funções tais que, próximo do equilíbrio elas causam retorno crescente, e longe do equilíbrio causam retorno decrescente. A análise deste sistema não foi feita por Samuelson, e ainda é uma questão em aberto quais as condições sobre $R_1(x)$ e $R_2(y)$ para que o sistema (2.15) produza uma única órbita periódica.

Em 1975 Freedman e Waltman [14], propuseram o seguinte sistema:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = x(\alpha - \beta y) - \varepsilon f_1(x, y) \\ \frac{dy(t)}{dt} = y(-\gamma + \delta x) - \varepsilon f_2(x, y) \end{cases} \quad (2.16)$$

onde ε é um pequeno parâmetro positivo.

Este modelo é considerado como sendo um modelo Lotka - Volterra perturbado geral. No artigo de Freedman e Waltman há um estudo de condições sobre f_1 e f_2 , para as quais o sistema tenha um ciclo limite estável.

Exemplo: Tomando,

$$f_1(x, y) = x \quad \text{e} \quad f_2(x, y) = y$$

temos o sistema presa-predador com colheita contínua (pesca).

Nosso sistema fica:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = x(\alpha - \beta y) - \epsilon x \\ \frac{dy(t)}{dt} = y(-\gamma + \delta x) - \epsilon y \end{cases}$$

Ou seja :

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = x(\alpha - \epsilon - \beta y) \\ \frac{dy(t)}{dt} = y(-\gamma - \epsilon + \delta x) \end{cases}$$

Que é o sistema *Lotka - Volterra*, tendo como ponto de equilíbrio $(\frac{\gamma + \epsilon}{\delta}, \frac{\alpha - \epsilon}{\beta})$. E como já vimos que o ponto de equilíbrio deste sistema nos dá as médias das populações, temos como consequência da pesca, que a média da população de presas aumenta e a média da população de predadores diminui (figura 2.6).

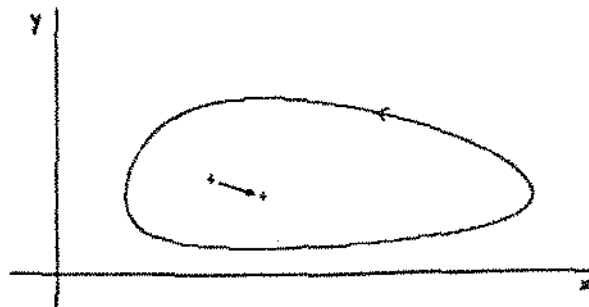


Fig. 2.6- Sistema presa predador com colheita, a seta indica a mudança do ponto de equilíbrio.

II.5- CONTROLE BIOLÓGICO DA BROCA DA CANA.

Uma aplicação prática do modelo de Lotka - Volterra é dada por um grupo de professores em um curso de especialização ministrado na UNIMEP em Piracicaba [8].

A modelagem foi da predação da broca "*Diatraea Saccharalis*", que atacam a cana - de - açúcar, pela vespa "*Apanteles Flavipes*", cujas larvas parasitam a broca.

O adulto da *Diatraea Saccharalis* é uma mariposa que após o acasalamento faz a postura de ovos na face dorsal das folhas de cana - de - açúcar, depositando aí de 5 a 50 ovos. Decorridos 4 a 9 dias estes ovos eclodem, surgindo larvas que inicialmente alimentam - se do *Parênquima* das folhas, dirigindo - se posteriormente para a bainha, penetrando na parte mais mole do *Colmo*, que é a *Gema*. Ai permanecem alimentando - se por cerca de 40 dias, até atingir seu desenvolvimento completo.

Após esta fase as largatas abrem um orifício para o exterior e imediatamente o fecham com seda e restos de bagaço, passando então para a fase de crisálidas. Nesta fase elas permanecem por mais 9 a 14 dias, *metarmofoseiam* - se em mariposas, que saem do interior do colmo, pelo buraco feito anteriormente, para completar o ciclo, que dura de 53 a 63 dias.

No estado de São Paulo ocorrem cerca de 4 gerações por ano, chegando a 5 com condições climáticas favoráveis. Os prejuízos causdos são muitos. Quando as largatas atacam as canas

novas causam a morte da gema apical, que é conhecido como "olho morto" ou "coração morto", ocasionando falhas na germinação.

Na cana adulta, além do dano descrito anteriormente ocorre perda de peso, brotação lateral, enraizamento aéreo, colmos quebrados e entre nós atrofiados. Além disso pelos buracos deixados pelas largatas da broca penetram fungos que ocasionam a "podridão vermelha". Durante a germinação do tolete infectado por estes fungos ocorrem a morte da gema e a redução da germinação. Quando as plantas crescem surgem lesões nas folhas, que culminam com a morte prematura das mesmas.

Com a formação dos colmos, os fungos passam a desenvolver - se neste órgão de reserva de açúcar, causando a inversão de cerca de 50 a 70% da sacarose destes colmos, levando a perdas industriais consideráveis. Além do que os fungos produzem invertase nestes colmos que, se industrializados, irão inverter a sacarose do caldo normal nos processos iniciais de fermentação.

No Brasil, as perdas estão associadas a intensidade de infestação da broca, com estimativas de 4,1% de perdas de sacarose para uma taxa de 22,2% de infestação.

Como a broca passa a maior parte da vida "dentro" da cana, torna - se difícil o combate por meio de agentes químicos (agrotóxicos). A forma mais eficiente de combate tem sido o controle biológico, utilizando espécies de insetos que predam a

broca, os quais são disseminados no canavial. No Brasil o controle da broca vem sendo efetuado principalmente pela vespa indiana "*Apanteles Flavipes*", introduzida aqui por Trinidad em 1974.

Há outras espécies que predam a broca, mas a mais utilizada é a vespa "*Apanteles Flavipes*" pois é um predador específico, tem um índice de multiplicação maior que os outros, e pode ser facilmente produzido em laboratório.

O parasitismo se inicia quando a fêmea da vespa adulta entra no colmo pelo orifício praticado pela broca, onde encontra a largata. Através de uma picada deposita no interior do corpo do hospedeiro (a largata) cerca de 50 ovos. Estes ovos se desenvolvem no interior do corpo do hospedeiro, alimentando - se de seus tecidos por cerca de 10 a 12 dias. Ao final deste período as larvas do *Apanteles* migram para fora do corpo da largata, que exaurida morre, e formam casulos (pupas) ficando neste estado por cerca de 3 a 5 dias, tornando - se vespas adultas, completando o seu ciclo vital.

Com esta descrição podemos modelar este sistema presa (hospedeiro) - predador (parasita). Para a presa, a broca, a quantidade de alimento (cana - de - açúcar) disponível é muito grande, então podemos supor que o meio tem uma capacidade de transporte infinita, ou seja, para a população de brocas isolada o modelo que determina seu crescimento é o de *Malthus* (capítulo

1). Com a presença das vespas há uma restrição a este crescimento devido ao encontro entre vespas e brocas, a menos de uma constante de proporcionalidade.

A variação da população de vespas é diretamente proporcional a um fator resultante da devoração de brocas, menos uma razão de mortalidade das mesmas, caso não tenha "alimento".

Sejam $x(t)$ e $y(t)$ a população de brocas e a população de vespas no instante t , respectivamente. Com a análise acima temos o seguinte sistema:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = \alpha x + \beta xy \\ \frac{dy(t)}{dt} = -\delta y + \gamma xy \end{cases}$$

onde α , β , γ , e δ são constantes positivas.

O sistema acima é o de *Lotka - Volterra*. Note que esta é uma análise simplista onde estamos considerando que o crescimento da broca é ideal, e a causa da mortalidade como sendo exclusiva do ataque das vespas, e para as vespas o crescimento considerado também é ideal, e seu decréscimo é exclusivo a falta de brocas para parasitar.

Para determinar os coeficientes consideraremos o período de um ano, para o plantio e colheita da cana. Vimos que o ciclo da broca varia entre 53 a 63 dias (desprezaremos a última geração, considerando 4 gerações em 1 ano), e o das vespas de 13 a 17 dias.

Consideraremos a razão de crescimento da população de brocas igual a 5/1 a cada geração, então da equação de Lotka para o crescimento específico de uma espécie [32], temos:

$$\alpha = \frac{\ln r}{d}, \text{ onde;}$$

r : razão de crescimento

d : número médio de dias do ciclo

$$d = \frac{53 + 63}{2} = 58$$

α : expoente da base para um ciclo

daí:

$$\alpha = \frac{\ln 5}{58}$$

ou seja α é aproximadamente 0,027749.

O coeficiente β representa o índice de interação entre as duas espécies, e é calculado tendo como base a taxa de eficiência do combate as brocas pelas vespas. Como apenas as fêmeas atacam as brocas, e no ataque às brocas liberam indistintamente machos e fêmeas, admitiremos uma taxa de controle de 50%.

Recomenda - se a liberação de 5.000 vespas quando forem encontradas pelo menos 10 lagartas da broca por uma pessoa em 1 hora em um hectare. Neste caso para o cálculo de β temos:

$$\frac{dx(t)}{dt} = 0,027749 x - 5.000 \beta x$$

$$\frac{dx(t)}{x} = (0,027749 - 5.000 \beta) dt ,$$

então:

$$x(t) = x_0 e^{(0,027749 - 5.000 \beta) t}$$

$$\frac{x}{x_0} = 0,5 , \text{ indica uma taxa de controle de 50\%.}$$

$t = 15$ dias é o período de ciclo da vespa.

Daí:

$$\ln 0,5 = 0,416235 - 75000 \beta ,$$

portanto β é aproximadamente 0,000015

O coeficiente δ representa a mortalidade das vespas caso não encontre "alimento". Na verdade a fêmea da vespa busca a broca para a postura dos ovos, e as larvas é que se alimentam dela. Contudo, as vespas após a liberação duram de 48 a 72 horas. Admitindo que a partir deste dado que a população de vespas esteja reduzida a 5% em cerca de 60 horas (2,5 dias), então podemos escrever:

$$y(t) = y_0 e^{-\delta t} , \text{ ou}$$

$$0,05 = e^{-2,5 \delta} ,$$

portanto δ é aproximadamente 1,198293.

O coeficiente γ representa a natalidade das vespas, que obviamente depende da quantidade presente de lagartas durante a

postura de ovos das vespas. Como há fatores de resistência do meio consideraremos um fator de reprodução de 15/1 vespas para cada geração, então para uma população de 2.000 brocas temos:

$$\frac{dy(t)}{dt} = -\delta y + \gamma xy ,$$

$$\frac{dy(t)}{dt} = 2.000 \gamma y - 1,98293 y$$

$$\frac{dy(t)}{y} = (2.000 \gamma - 1,198293) dt$$

Daí:

$$y(t) = y_0 e^{(2.000 \gamma - 1,198293) t}$$

Para um ciclo vital da vespa temos

$$y = 5.000 \times 15 = 75.000$$

$$y_0 = 5.000$$

$$t = 15 \text{ dias}$$

Portanto;

$$\ln \left(\frac{75.000}{5.000} \right) = 30.000 \gamma - 17,974395 ,$$

logo γ deve ser aproximadamente 0,000689.

Com isto nosso sistema fica:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = 0,027749x + 0,000015xy \\ \frac{dy(t)}{dt} = -1,198293y + 0,000689xy \end{cases}$$

O ponto de equilíbrio é dado por:

$$\frac{dx(t)}{dt} = 0, \quad \frac{dy(t)}{dt} = 0$$

Calculando, temos o seguinte ponto de equilíbrio:

$$x^* \cong 1.739 \text{ brocas, e } y^* \cong 1.850 \text{ vespas.}$$

O plano de fase deste sistema é dado pela figura 2.

Aqui também nos interessa outros resultados que serão dados abaixo.

Para podermos resolver este sistema no plano de fase dividiremos a primeira equação pela segunda:

$$\frac{\frac{dx(t)}{dt}}{\frac{dy(t)}{dt}} = \frac{ax + \beta xy}{-\delta y + \gamma xy}, \text{ ou}$$

$$\frac{dx}{dy} = \frac{x(\alpha - \beta y)}{y(-\delta + \gamma x)}$$

Separando as variáveis, ficamos com:

$$\frac{(-\delta + \gamma x)}{x} dx = \frac{(\alpha - \beta y)}{y} dy,$$

integrando temos:

$\gamma x - \delta \ln x^a = \alpha \ln y - \beta y + k$, onde k é uma constante de integração.

Como temos uma população esperada de 2.000 brocas para a libertação de 5.000 vespas, podemos então calcular a constante k :

$$0,000689 \times 2.000 - 1,198293 \ln 2.000 = 0,027749 \ln 5.000 - 0,000015 \times 5.000$$

Daí:

$$k = -7,891671$$

Finalmente:

$$0,000698 x - 1,198293 \ln x = 0,027749 \ln y - 0,000015 y - 7,891671 \quad (2.17)$$

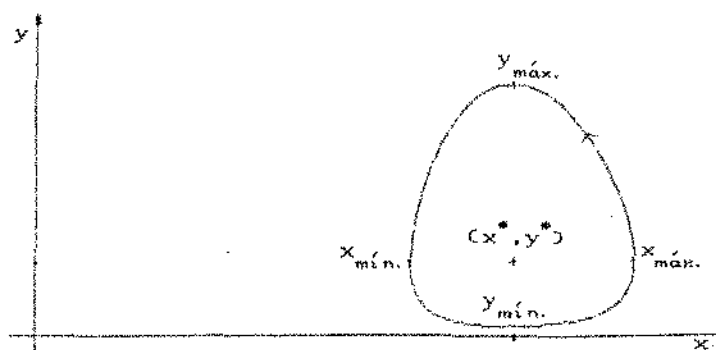


FIG. 2.7- Plano de fase do sistema de interação da broca e da vespa.

Os pontos de máximo e mínimo para os valores de y são obtidos substituindo o valor de x^* na equação acima e calculando y , daí:

$$y_{\text{mín.}} = 513 \text{ vespas}$$

$$y_{\text{máx.}} = 4.646 \text{ vespas}$$

Os pontos de máximo e mínimo de x são obtidos substituindo y^* na equação acima:

$$x_{\text{mín.}} = 1.451 \text{ brocas}$$

$$x_{\text{máx.}} = 2.009 \text{ brocas}$$

A conclusão que se pode tirar é que as brocas com a predação tem um limitante superior, o que não ocorre para a população de brocas isoladas em um canavial (teoricamente). Portanto, mesmo não aniquilando as brocas a prática deste método natural de controle desta praga leva a uma grande redução da população das mesmas, e sem utilizar venenos.

II.6- SISTEMA LOTKA - VOLTERRA PARA N ESPÉCIES.

Usando a idéia do modelo de *Lotka - Volterra*, podemos generalizar o modelo para n espécies. O caso geral para $n \geq 2$ pode ser dado por:

$$\frac{dx_i(t)}{dt} = \alpha_i x_i + \frac{1}{\beta_i} \left(\sum_{j=1}^n a_{ji} x_j \right), \quad i = 1, 2, 3, \dots, n$$

(2.18)

onde $\beta_i > 0$, e $a_{ij} = -a_{ji}$. Se a espécie j preda a espécie i nós consideramos $a_{ji} > 0$. Se a espécie i se alimenta do meio ambiente então $\alpha_i > 0$, caso contrario $\alpha_i < 0$. Se as espécies i e j não interagem então $a_{ij} = 0$. Aqui consideraremos que a espécie i não interage com ela própria, ou seja $a_{ii} = 0$.

Uma interpretação biológica implica que $x_i(t) > 0$, ou seja $x(t) = [x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)] \in \mathbb{R}_+^n$. Pelo sistema (2.18) temos que os limites de \mathbb{R}_+^n são conjuntos invariantes.

Se $x^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*) \in \mathbb{R}_+^n$ for um ponto crítico $\left(\frac{dx_i(t)}{dt} = 0, \forall t \right)$, sabemos que $\alpha_i \beta_i + \sum_{j=1}^n a_{ji} x_j^* = 0$, ou seja:

$$\alpha_i \beta_i = - \sum_{j=1}^n a_{ji} x_j^* \tag{2.19}$$

Multiplicando por x_i^* , temos:

$$\alpha_i \beta_i x_i^* = -x_i^* \sum_{j=1}^n a_{ji} x_j^*$$

Somando em i , ficamos com:

$$\sum_{i=1}^n \alpha_i \beta_i x_i^* = \sum_{i=1}^n -x_i^* \sum_{j=1}^n a_{ji} x_j^*$$

$$\begin{aligned}
&= \sum_{i=1}^n -x_i (a_{1i} x_1^* + a_{2i} x_2^* + \dots + a_{ni} x_n^*) \\
&= -x_1 (a_{11} x_1^* + a_{21} x_2^* + \dots + a_{n1} x_n^*) \\
&\quad - x_2 (a_{12} x_1^* + a_{22} x_2^* + \dots + a_{n2} x_n^*) \\
&\quad \dots - x_n (a_{1n} x_1^* + a_{2n} x_2^* + \dots + a_{nn} x_n^*)
\end{aligned}$$

Como $a_{ij} = -a_{ji}$ e $a_{ii} = 0$, é fácil ver que:

$$\sum_{i=1}^n \alpha_i \beta_i x_i^* = 0. \quad (2.20)$$

Como no caso de $n = 2$, consideremos a função:

$$V(x) = \sum_{i=1}^n \left[\frac{x_i}{x_i^*} - \ln \frac{x_i}{x_i^*} - 1 \right] \beta_i x_i^*$$

Pela afirmação I de II.3.2, $V(x) \geq 0$ e é fácil ver que $V(x^*) = 0$. Só nos falta calcular $\frac{dV(x)}{dt}$. Antes de calcular $\frac{dV(x)}{dt}$, vamos reagrupar os termos de $V(x)$ da seguinte forma:

$$V(x) = \sum_{i=1}^n \left[(x_i - x_i^* \ln x_i) \beta_i + (x_i^* - x_i^* \ln x_i^*) \beta_i \right]$$

Agora;

$$\frac{dV(x)}{dt} = \sum_{i=1}^n \beta_i \left(\frac{dx_i}{dt} - x_i^* \frac{1}{x_i} \frac{dx_i}{dt} \right)$$

$$\frac{dV(x)}{dt} = \sum_{i=1}^n \left[\beta_i \alpha_i x_i^* + \sum_{j=1}^n a_{ji} x_i x_j \right] - \sum_{i=1}^n x_i^* \left[\alpha_i \beta_i + \sum_{j=1}^n a_{ji} x_j \right],$$

Substituindo (2.19) e (2.10), temos que:

$$\frac{dV(x)}{dt} = \sum_{i=1}^n \left[-x_i \sum_{j=1}^n a_{ji} x_j^* + \sum_{j=1}^n a_{ji} x_j x_i \right] - \sum_{i=1}^n x_i^* \sum_{j=1}^n a_{ji} x_j$$

Desenvolvendo o último termo de $\frac{dV(x)}{dt}$:

$$\begin{aligned} \sum_{i=1}^n x_i^* \sum_{j=1}^n a_{ji} x_j &= \sum_{i=1}^n x_i^* (a_{1i} x_1 + a_{2i} x_2 + \dots + a_{ni} x_n) \\ &= x_1^* (a_{11} x_1 + a_{21} x_2 + \dots + a_{n1} x_n) \\ &\quad + x_2^* (a_{12} x_1 + a_{22} x_2 + \dots + a_{n2} x_n) \\ &\quad \dots + x_n^* (a_{1n} x_1 + a_{2n} x_2 + \dots + a_{nn} x_n) \end{aligned}$$

Reagrupando os termos chegamos a:

$$\sum_{i=1}^n x_i^* \sum_{j=1}^n a_{ji} x_j = - \sum_{i=1}^n x_i \sum_{j=1}^n a_{ji} x_j^*$$

Portanto:

$$\begin{aligned} \frac{dV(x)}{dt} &= \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{ji} x_j x_i^* \\ &= \sum_{i=1}^n x_i (a_{1i} x_1 + a_{2i} x_2 + \dots + a_{ni} x_n) \\ &= x_1 (a_{11} x_1 + a_{21} x_2 + \dots + a_{n1} x_n) \\ &\quad + x_2 (a_{12} x_1 + a_{22} x_2 + \dots + a_{n2} x_n) \\ &\quad \dots + x_n (a_{1n} x_1 + a_{2n} x_2 + \dots + a_{nn} x_n) \end{aligned}$$

Novamente usando que $a_{ii} = 0$ e $a_{ij} = -a_{ji}$, temos que:

$$\frac{dV(x)}{dt} = 0$$

Portanto, $x^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)$ é um ponto de equilíbrio estável.

II.7- EXEMPLO DE SISTEMA LOTKA - VOLTERRA PARA N ESPÉCIES.

Em II.6 temos um modelo que simula o controle biológico da broca da cana de açúcar por uma vespa. Além da vespa a broca tem outros predadores, um deles é a mosca do Amazonas (*Metagonistylum Minense*). De posse desta informação, temos a tentação de fazer o controle da broca utilizando a vespa e a mosca simultaneamente. Com esta idéia tentaremos simular o sistema broca (presa), vespa (predador) e mosca (predador) utilizando o modelo Lotka - Volterra para n espécies. Tentaremos com esta simulação estudar o comportamento de cada população do sistema, principalmente a população de brocas.

O ciclo de vida da broca da cana e da vespa já foram descritos anteriormente, falta descrever o ciclo de vida da mosca do Amazonas.

A mosca do Amazonas é um *díptero* larvípora. Após a gestação as larvas são colocadas pela fêmea na entrada do orifício praticado pela broca. As larvas encontram a lagarta da broca, perfuram-lhe a pele, e dela se alimentam num período de 13 dias, em seguida as larvas passam a forma de pupa no interior da

galeria próxima ao orifício de entrada, a fim de garantir a saída do adulto, a lagarta da broca exaurida morre. O estágio da forma de pupa dura 12 dias, completando o ciclo de vida da mosca, que é em média de 38 dias. Em São Paulo seu parasitismo natural oscila em torno de 15% a 20%.

O modelo de Lotka - Volterra para esta três espécies é dado por:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = \alpha x - \beta xy - \mu xz \\ \frac{dy(t)}{dt} = \delta xy - \gamma y - c_1 yz \\ \frac{dz(t)}{dt} = \omega xz - c_2 yz - \eta z \end{cases} \quad (2.21)$$

com $x(t)$, $y(t)$ e $z(t)$ representando as populações da broca, da vespa e da mosca respectivamente, e α , β , γ , δ , μ , ω , η , c_1 e c_2 positivos. Para calcular estes coeficientes faremos da seguinte forma:

1^o- Calculamos a taxa de crescimento da população de brocas, os coeficientes da interação broca vespa sem a mosca e a taxa de mortalidade das vespas (ou seja, calculamos α , β , γ e δ).

2^o- Calculamos, com a mesma taxa de crescimento da população de brocas, os coeficientes de interação da broca com a mosca (μ e ω) sem considerar a vespa, e a taxa de mortalidade da mosca (η).

Os coeficientes c_1 e c_2 são as taxas de competição da

vespas e da moscas no parasitismo da broca, as quais são difíceis de serem estimadas na prática. Portanto simularemos este sistema sem competição ($c_1 = c_2 = 0$) e com competição ($c_1 = 0.00001$ e $c_2 = 0.00002$, a razão de c_1 ser maior que c_2 é porque a vespa tem uma taxa de reprodução maior, e seu ciclo de vida ser mais curto em relação ao da mosca).

A parte 1^o já foi feita anteriormente (II.6), portanto falta fazer os cálculos da parte 2^o. O coeficiente μ tem base na taxa de eficiência do combate a broca (em média 17,5%. Como no caso das vespas apenas as fêmeas "atacam" as brocas (são elas que procuram os orifícios para a postura das larvas). Admitiremos uma taxa de controle de 50%. Para a taxa de eficiência acima recorre-se a liberação de 10.000 moscas quando forem encontradas 10 lagartas da broca por uma pessoa em uma hora, em um hectare [16]. Neste caso:

$$\frac{dx(t)}{dt} = \alpha x - 10.000\mu x$$

com $\alpha = 0,027749$, temos:

$$\frac{dx(t)}{dt} = 0,027749x - 10.000\mu x$$

$$\frac{dx(t)}{x} = (0,027749 - 10.000\mu) dt$$

$$x = x_0 e^{(0,027749 - 10.000\mu)t}$$

Como:

$$\frac{x}{x_0} = 0,175 \quad \text{(indica uma taxa de eficiência de 17,5\%)}$$

$$t = 38 \text{ dias (período do ciclo da mosca)}$$

Daí:

$$\ln 0,175 = 1,057446 - 380.000\mu$$

$$\mu \cong 0,000007$$

O coeficiente η representa a taxa de mortalidade das moscas, que como as vespas só as fêmeas caçam e as fêmeas das moscas vivem cerca de 21 dias. Admitiremos, como no caso das vespas, que a população de moscas esteja reduzida a 5% em cerca de 10,5 dias, então:

$$z = z_0 e^{-\eta t},$$

ou:

$$0,05 = e^{-10,5\eta}$$

$$\ln 0,05 = -10,5\eta \Rightarrow \eta \cong 0,295308$$

O coeficiente ω representa a taxa em que a predação de brocas por uma mosca faz "surgir" novas moscas. Sabemos que no meio ambiente a taxa de reprodução das moscas é de 2/1 mosca a cada geração. Para uma população de 2.000 brocas temos:

$$\frac{dz(t)}{dt} = \omega xz - \eta z$$

$$\frac{dz(t)}{z} = (2.000\omega - 0,285308) dt$$

$$z = z_0 e^{(2.000\omega - 0,285308)t}$$

Para um ciclo de vida das moscas ($t = 38$ dias), temos:

$$z_0 = 10.000$$

$$z = 10.000 \times 2 = 20.000$$

Então:

$$\ln \frac{20.000}{10.000} = 76.000\omega - 10,841698$$

$$\omega \cong 0,000152$$

Até aqui nosso sistema fica:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = 0,027749x - 0,000015xy - 0,000007xz \\ \frac{dy(t)}{dt} = 0,000698xy - 1,198293y - c_1 yz \\ \frac{dz(t)}{dt} = 0,000152xz - c_2 yz - 0,285308z \end{cases} \quad (2.22)$$

Agora para $c_1 = c_2 = 0$ (não há competição entre a vespa e a mosca) temos os gráficos¹ da figura 2.8.

1- Os gráficos desta seção foram feitos usando o programa PHASER (21).

Para $c_1 = 0,00001$ e $c_2 = 0,00002$ (há uma pequena competição entre os predadores) temos os gráficos da figura 2.9.

Analisando os gráficos notamos que a população de moscas vai a extinção nos dois casos simulados (sem competição e com competição). Os gráficos de superfície de fase mostram que ocorre um ciclo limite² no plano xy , nos dois casos. Portanto as populações de brocas e de vespas, depois de algum tempo, se tornarão periódicas, como no caso de duas espécies, com picos altos para a população de vespas. Estes picos tornam este sistema "instável", porque uma pequena perturbação no sistema broca vespa, pode levar a vespa à extinção também. Portanto, pelo ponto de vista deste modelo, o melhor seria só usar a vespa no controle da broca, pois teremos um sistema com uma variação menor para a população de vespas, deixando menor o perigo de extinção da vespa, sem a qual a população de brocas crescerá sem limite.

2- Ver definição no apêndice. No próximo capítulo há uma outra definição de ciclo limite.

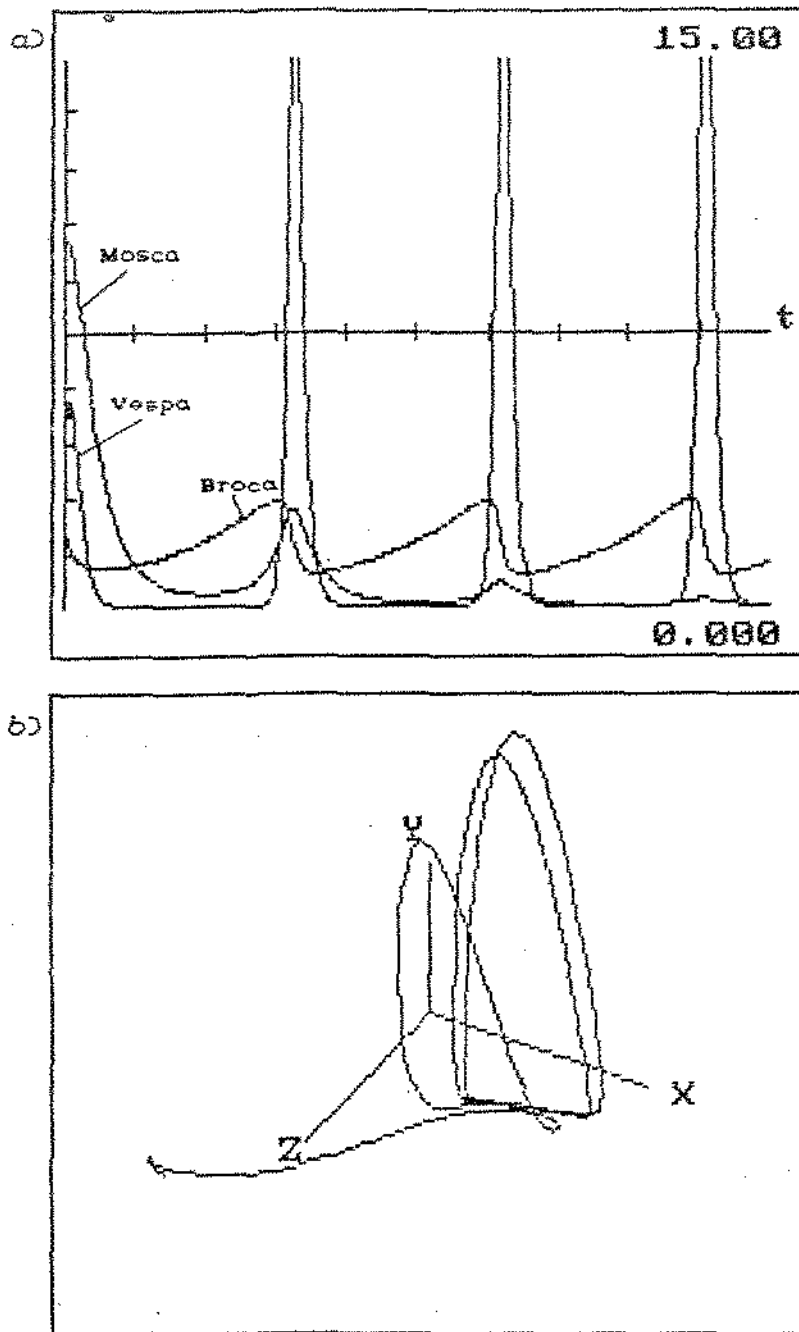


Fig. 2.8- a) Gráfico das populações x tempo; b) Superfície de fase do sistema 2.22 (sem competição entre os predadores).

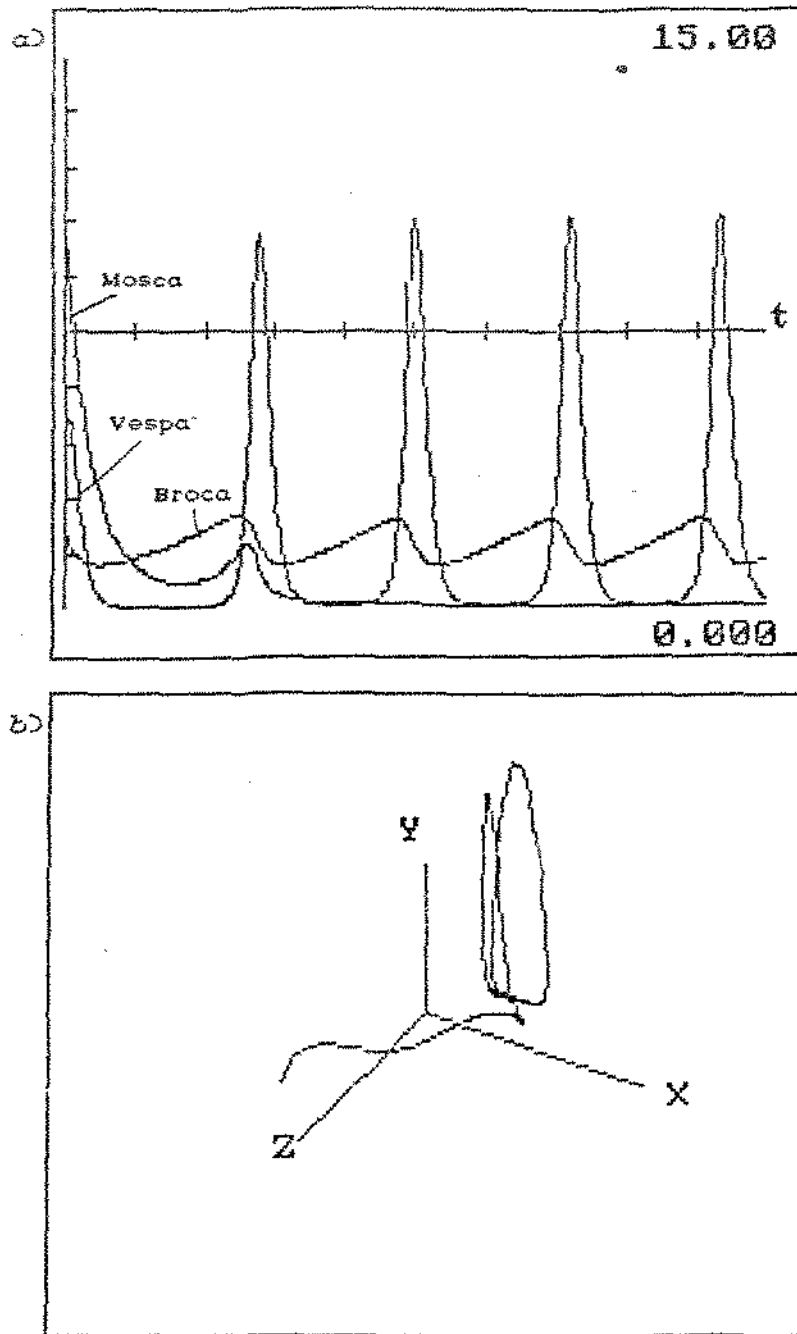


Fig. 2.9- a) Gráfico das populações x tempo;
 b) Superfície de fase do sistema 2.22 (com competição entre os predadores).

III- SISTEMA PRESA - PREDADOR INTERMEDIÁRIO.

III.1- INTRODUÇÃO.

Neste capítulo estudaremos uma generalização do modelo que Gause propôs em 1934. Em particular estudaremos os pontos de equilíbrio, a estabilidade do sistema, e as soluções no plano de fase.

III.2- MODELO DE GAUSE GENERALIZADO.

Gause em 1934 [14] propôs o seguinte modelo, para o sistema presa - predador:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = ax - y\rho(x) \\ \frac{dy(t)}{dt} = y[-\gamma + c\rho(x)] \end{cases} \quad (3.1)$$

Neste capítulo nós analizaremos uma forma mais geral deste modelo, ou seja, o modelo de Gause generalizado, ou modelo intermediário da interação presa - predador. Este modelo é o seguinte:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = xg(x) - y\rho(x) \\ \frac{dy(t)}{dt} = y[-\gamma + q(x)] \end{cases} \quad (3.2)$$

onde $g(x)$ é a taxa de crescimento específica da presa na ausência de predadores, $\rho(x)$ é a resposta funcional do predador com respeito a esta presa, e $q(x)$ é resposta numérica do predador.

As propriedades de uma tal função $g(x)$ já foram discutidas no capítulo I. Neste capítulo nós usaremos as propriedades sugeridas para $g(x)$ naquele capítulo, que são as seguintes:

$$i) \quad g(0) = \alpha > 0, \quad g(x) \text{ é contínua e diferenciável} \\ \text{para } x \geq 0, \quad \text{e } \frac{dg(x)}{dx} \leq 0. \quad (3.3)$$

ii) Quando o meio ambiente tem uma capacidade de transporte, temos que:

$$\exists k > 0 \text{ com } g(k) = 0. \quad (3.4)$$

Esta última suposição é, biologicamente falando, realista, pois na maioria dos casos sempre há um limitante para a população de presas, que pode ser alimento, espaço físico, luz solar, etc. . . .

O termo $\rho(x)$ em (3.2) também já foi discutido anteriormente no capítulo II, e suas propriedades são as seguintes:

$$i) \quad \rho(0) = 0, \quad \rho(x) \text{ é contínua e diferenciável para} \\ x \geq 0, \quad \text{e } \frac{d\rho(x)}{dx} > 0. \quad (3.5)$$

$$ii) \quad \lim_{x \rightarrow +\infty} \rho(x) = P_{\infty}, \quad 0 < P_{\infty} \leq +\infty, \quad (3.6)$$

e por definição nós temos:

$$iii) \quad \left. \frac{d\rho(x)}{dx} \right|_{x=0} = \beta > 0 \quad (3.7)$$

O termo $q(x)$ também foi discutido no capítulo II, e suas propriedades são similares às de $p(x)$, ou seja:

$$i) \quad q(0) = 0, \quad q(x) \text{ é contínua e diferenciável para } x \geq 0, \text{ e } \frac{dq(x)}{dx} > 0. \quad (3.8)$$

$$ii) \quad \lim_{x \rightarrow +\infty} q(x) = Q_{\infty}, \quad 0 < Q_{\infty} \leq +\infty \quad (3.9)$$

$$iii) \quad \left. \frac{dq(x)}{dx} \right|_{x=0} = \delta > 0 \quad (3.10)$$

No modelo de Gause $q(x) = cp(x)$, que é a resposta numérica sugerida no capítulo II.

Com estas propriedades, a primeira equação de (3.2), que descreve o crescimento da população de presas, indica que o número de presas cresce pelos seus próprios recursos de maneira análoga ao crescimento de uma espécie isolada, e decresce por uma quantidade proporcional ao número de predadores multiplicado pela resposta do predador ao número de presas presentes.

A segunda equação de (3.2), que descreve o crescimento da população de predadores, indica que na ausência de presas a população de predadores decresce. A população de predadores só cresce na presença de presas, com uma quantidade proporcional ao número de presas.

III.3- OS PONTOS DE EQUILÍBRIO.

Pelas propriedades (3.4) e (3.5) temos que, no mínimo,

existem dois pontos de equilíbrio para o sistema (3.2), que são o ponto $(k,0)$ e a origem, respectivamente.

Estes equilíbrios, que foram garantidos por (3.4) e (3.5), são tais que uma das populações ou ambas se extinguem. Um equilíbrio de grande interesse será um equilíbrio no interior do primeiro quadrante, portanto estudaremos condições para que tal equilíbrio exista.

A primeira condição é a seguinte:

Para uma população grande de presas a taxa de crescimento dos predadores é maior que a taxa de mortalidade dos predadores, ou seja:

$$Q_{\infty} > \gamma \quad (3.11)$$

Biologicamente isto é necessário para a persistência do ecossistema. A prova é dada abaixo:

Se $Q_{\infty} \leq \gamma$, temos:

$$-\gamma + q(x) < 0 \text{ para todo } x, \text{ então } \frac{dy(t)}{dt} < 0.$$

Portanto, $\exists Y_{\infty}$, tal que $0 \leq Y_{\infty} < +\infty$, e ainda:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} y(t) = Y_{\infty}, \text{ e } \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{dy(t)}{dt} = 0$$

Agora se $Y_{\infty} > 0$, pela segunda equação de (3.2), temos:

$$\frac{dx(t)}{dt} < 0$$

uma contradição, logo $Y_{\infty} = 0$.

Então, se $Q_{\infty} < \gamma$ os predadores irão a extinção. Uma outra maneira de se observar isto é que $Q_{\infty} < \gamma$ implica que a eficiência de caça dos predadores é baixa, não importando se as presas estão em grande número ou não. Portanto os predadores não conseguem manter um crescimento razoável (ou seja, sua taxa de mortalidade é maior que a taxa de natalidade).

Com isso nós podemos concluir que para modelos simulando sistemas presa - predador, onde ambas as espécies persistem, temos que (3.11) é válida. Portanto é razoável supor que (3.11) vale, então por (3.8) há um único $x^* > 0$ (figura 3.1b), tal que:

$$q(x^*) = \gamma,$$

logo x^* é o valor de x do ponto de equilíbrio no interior do primeiro quadrante.

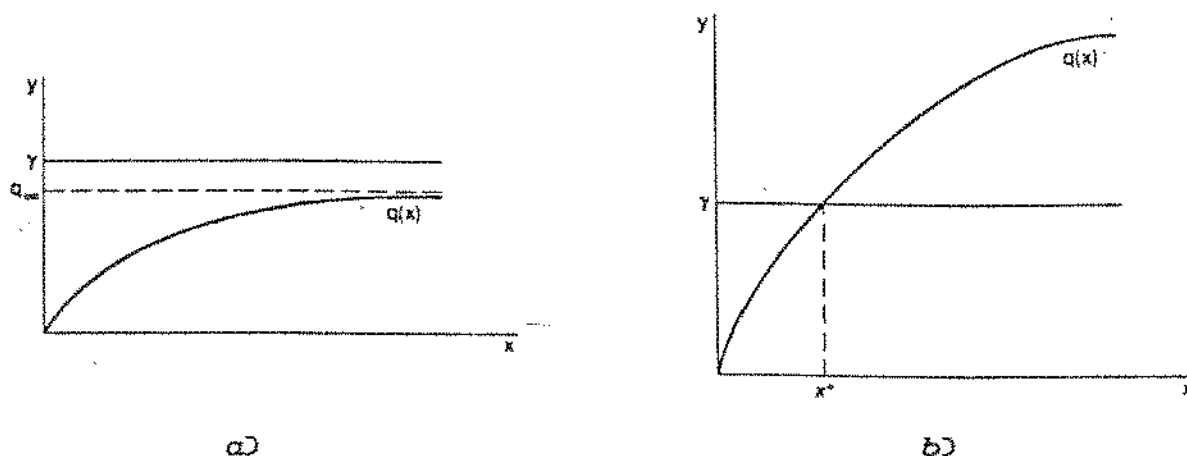


Fig. 3.1- Esboço de $q(x)$. Em a) $q_{\infty} < \gamma$ os predadores morrem. Em b) os predadores persistem.

Para determinar o valor de y neste ponto de equilíbrio simplesmente resolvemos

$xg(x) - yp(x) = 0$, para y em x^* , e temos:

$$y^* = \frac{x^* g(x^*)}{p(x^*)} \quad (3.12)$$

Para garantir que (x^*, y^*) pertença ao primeiro quadrante necessitamos fazer uma segunda suposição. Esta suposição é que o meio tenha uma capacidade de transporte k , e que:

$$x^* < k \quad (3.13)$$

Portanto, por (3.4) $g(x^*) > 0$.

Biologicamente, havendo uma capacidade de transporte do meio, k , a população de presas, na ausência de predadores, é limitada acima por k , e se a população inicial de presas for maior que k ela diminuirá até k . Com a presença de predadores, a população de presas será induzida a ficar sempre abaixo de k . Então se $x^* \geq k$ implica que $q(x^*) < \gamma$ e $\frac{dy(t)}{dt} < 0$, causando, como na análise anterior, a extinção dos predadores.

Com as duas suposições descritas acima temos que (x^*, y^*) é o equilíbrio desejado.

III.4- ESTABILIDADE DOS PONTOS DE EQUILÍBRIO.

Como vimos no ítem anterior, temos três pontos de equilíbrio:

- i) $(0,0)$,
- ii) $(k,0)$
- iii) (x^*,y^*)

Iremos usar o primeiro método de *Liapunov* para analisar a estabilidade do sistema próximo a estes três pontos de equilíbrio.

O primeiro método de *Liapunov* consiste em calcular os autovalores da matriz *Jacobiana* avaliada no ponto de equilíbrio desejado, isto é, determinar a estabilidade do sistema linearizado numa vizinhança próxima ao ponto de equilíbrio desejado.

A matriz *Jacobiana* do sistema (3.2) é dada por:

$$J(x,y) = \begin{bmatrix} xg(x) + g(x) - y \frac{dp(x)}{dx} & -p(x) \\ y \frac{dq(x)}{dx} & -r + q(x) \end{bmatrix}$$

Para o ponto de equilíbrio i), temos:

$$J(0,0) = \begin{bmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -r \end{bmatrix}$$

cujos autovalores são α e $-r$. Portanto $(0,0)$ é um ponto de equilíbrio instável (ponto em sela ou hiperbólico). Olhando para a segunda equação de (3.2) notamos claramente isto, sobre o eixo- y o "fluxo" é em direção da origem (isto é, na ausência de presas, o predador se extinguirá). E na primeira equação de (3.2)

sobre o eixo- x , para pequeno valores de x , o "fluxo" está saindo da origem (isto é, para uma pequena população de presas, na ausência de predadores, esta população cresce).

Para o equilíbrio (i), temos:

$$J(k,0) = \begin{bmatrix} k \frac{dg(x)}{dx} \Big|_{x=k} & -p(k) \\ 0 & -\gamma + q(k) \end{bmatrix}$$

cujos autovalores são $k \frac{dg(x)}{dx} \Big|_{x=k}$ e $(-\gamma + q(k))$. Assumindo que (3.3) vale temos que:

$$\frac{dg(x)}{dx} \Big|_{x=k} < 0 \quad \Rightarrow \quad k \frac{dg(x)}{dx} \Big|_{x=k} < 0$$

e por (3.12) temos que $(-\gamma + q(x)) > 0$, então $(k,0)$ é um ponto de equilíbrio instável (ponto em sela ou hiperbólico). Claramente o fluxo próximo a $(k,0)$ sobre o eixo- x é em direção a $x = k$. Então, há uma direção oblíqua ao eixo- x (pela natureza de $(k,0)$ ser em sela) na qual o fluxo sai de $(k,0)$.

A análise acima está na figura (3.2).

Agora analizaremos o ponto de equilíbrio (ii), para o qual temos:

$$J(x^*, y^*) = \begin{bmatrix} H(x^*) & -p(x^*) \\ y^* \frac{dq(x)}{dx} \Big|_{x=x^*} & 0 \end{bmatrix}$$

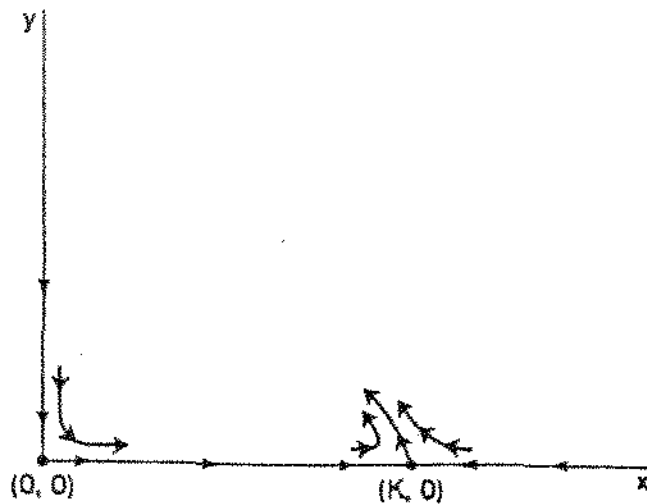


Fig. 3.2- Direção das soluções de (3.2) em cima dos eixos e próximo aos equilíbrios i) e ii).

onde:

$$H(x^*) = x^* \frac{dg(x)}{dx} \Big|_{x=x^*} + g(x^*) - \frac{x^* g(x^*) \frac{dp(x)}{dx} \Big|_{x=x^*}}{p(x^*)} \quad (3.14)$$

Os autovalores de $J(x^*, y^*)$ são dados por:

$$\lambda_{1,2} = \frac{HC(x^*)}{2} \pm \left[\frac{HC(x^*)^2 - 4y^* p(x^*) \frac{dq(x)}{dx} \Big|_{x=x^*}}{2} \right]^{1/2}$$

Então podemos chegar as seguintes conclusões:

$$\begin{cases} HC(x^*)^2 - 4y^* p(x^*) \frac{dq(x)}{dx} \Big|_{x=x^*} < 0 \\ > 0 \end{cases} \Rightarrow (x^*, y^*) \text{ é } \begin{cases} \text{ponto espiral} \\ \text{ou} \\ \text{um nó} \end{cases} \quad (3.15)$$

$$\text{e} \begin{cases} HC(x^*) < 0 \\ > 0 \end{cases} \Rightarrow (x^*, y^*) \text{ é } \begin{cases} \text{estável} \\ \text{ou} \\ \text{instável} \end{cases}$$

No caso em que $HC(x^*) = 0$ nada podemos afirmar. (x^*, y^*) pode ser ou um centro, ou um nó estável ou instável, ou um ponto espiral estável ou instável. Para o caso do sistema Lotka - Volterra temos que:

$$H(x) = \alpha - \frac{\alpha\beta}{\beta x} = 0$$

então, $H(x^*) = 0$ e como vimos no capítulo II, (x^*, y^*) é um centro.

Diversas técnicas gráficas foram desenvolvidas para determinar a estabilidade de (x^*, y^*) . Tais técnicas são usadas na análise da estabilidade baseada em dados experimentais. Duas destas técnicas serão discutidas nas próximas sessões.

III.4.1- O MÉTODO DE ROSENZWEIG E MAC ARTHUR.

Para podermos discutir e verificar este método

necessitamos definir as isóclinas de um sistema.

DEFINIÇÃO - 3.1: "As curvas no interior do primeiro quadrante do plano de fase (plano-xy) onde o crescimento instantâneo da presa (respectivamente do predador) é igual a zero, isto é;

$$\frac{dx(t)}{dt} = 0, \text{ (respectivamente } \frac{dy(t)}{dt} = 0)$$

é chamada isóclina da presa (respectivamente isóclina do predador)."

A isóclina do predador é fácil de ver:

$$\frac{dy(t)}{dt} = y[-\gamma + q(x)] = 0, \text{ com } y > 0, \text{ isto implica:}$$

$$q(x) = \gamma$$

Logo a isóclina do predador é a linha vertical $x = x^*$ ($x^* = \gamma$).

A isóclina da presa é dada por:

$$\frac{dx(t)}{dt} = xg(x) - yp(x) = 0 \Rightarrow y = F(x) = \frac{xg(x)}{p(x)}$$

Esta isóclina claramente passa por (x^*, y^*) , $(k, 0)$, e por um terceiro ponto dado por:

$$\lim_{x \rightarrow 0} F(x) = \lim_{x \rightarrow 0} \frac{xg(x)}{p(x)}$$

Usando a regra de L'Hopital, e as equações (3.3) e

(3.7), temos:

$$\lim_{x \rightarrow 0} \frac{xq(x)}{p(x)} = \lim_{x \rightarrow 0} \frac{g(x) + x \frac{dg(x)}{dx}}{\frac{dp(x)}{dx}} = \frac{\alpha}{\beta}$$

ou seja, a isóclina da presa passa também pelo ponto $(0, \frac{\alpha}{\beta})$. A intersecção das duas isóclinas ocorre no ponto de equilíbrio (x^*, y^*) .

Em *Rosenzweig* [32], argumentos ecológicos empíricos são dados para explicar porque a isóclina da presa deve ter no mínimo um máximo local. No nosso caso, se $\frac{\alpha}{\beta} \geq y^*$ a isóclina da presa pode ter ou não um máximo local, e/ou mínimo local. Se $\frac{\alpha}{\beta} < y^*$ a isóclina da presa terá no mínimo um máximo local, estas possibilidades estão descritas na figura 3.3.

Os resultados que obteremos agora são devidos a *Rosenzweig* e *Mac Arthur* [33]. Consideremos $H(x^*)$ dada pela equação (3.14), como x^* e $g(x^*)$ são positivos, temos que;

$$\frac{H(x^*)}{x^* g(x^*)} = \frac{1}{g(x^*)} \left. \frac{dg(x)}{dx} \right|_{x=x^*} + \frac{1}{x^* p(x^*)} \left. \frac{dp(x)}{dx} \right|_{x=x^*} \quad (3.16)$$

terá o mesmo sinal de $H(x^*)$. Então de (3.16) temos:

$$\frac{H(x^*)}{x^* g(x^*)} = \frac{d}{dx} \ln \left[\frac{xg(x)}{p(x)} \right] \Big|_{x=x^*}$$

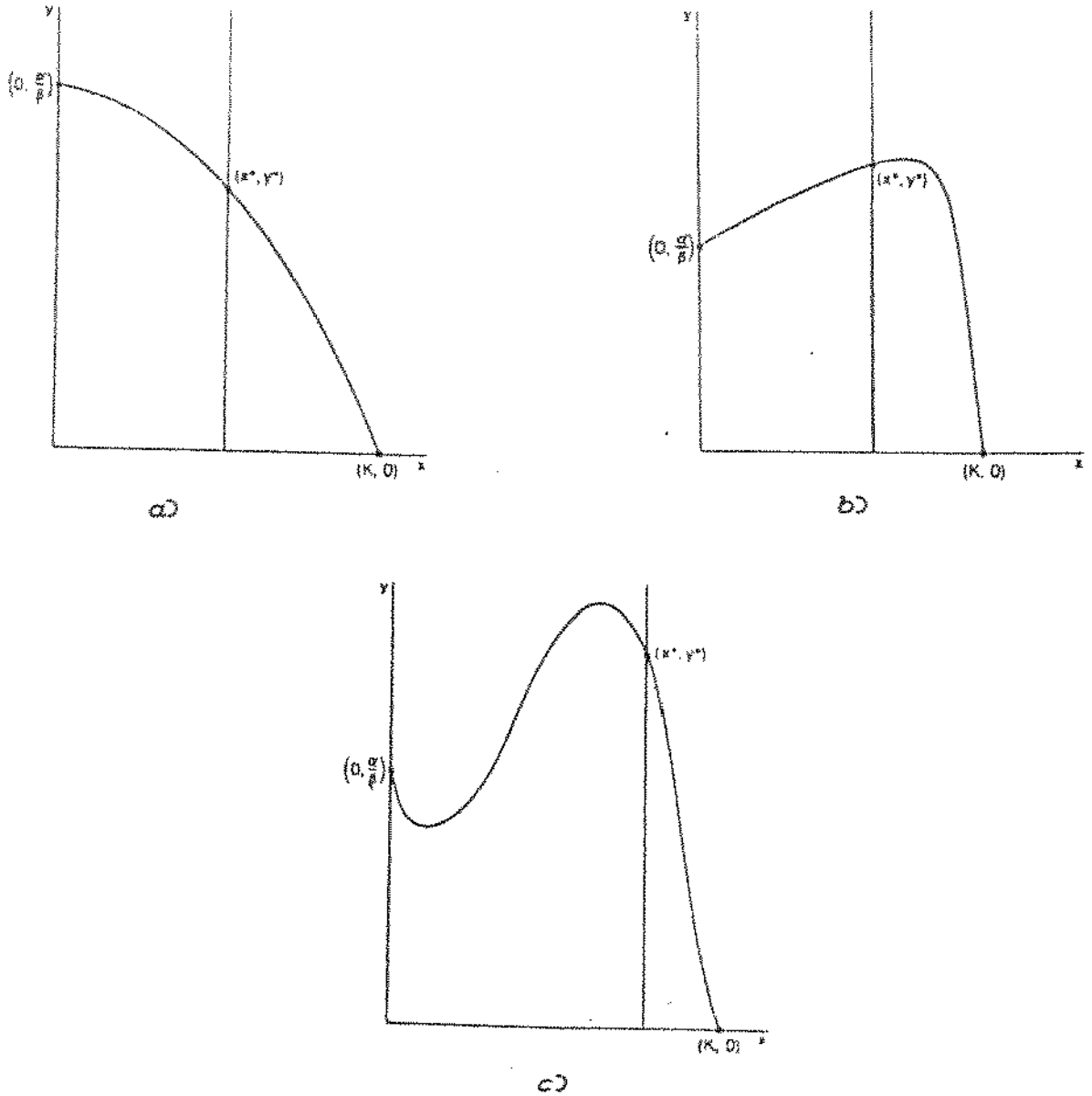


Fig. 3.3- As tres possibilidades para as isóclinas de (3.2). a) $a/\beta > y^*$, não há máximo local. b) $a/\beta < y^*$, com um máximo local. c) $a/\beta < y^*$, com um mínimo e um máximo local.

Portanto, se:

$$\left. \frac{d}{dx} \ln \left[\frac{xg(x)}{\rho(x)} \right] \right|_{x=x^*} \begin{cases} < 0 \\ > 0 \end{cases} \Rightarrow (x^*, y^*) \text{ é } \begin{cases} \text{estável} \\ \text{ou} \\ \text{instável} \end{cases} \quad (3.17)$$

Como a função $\ln x$ é crescente, (3.17) é equivalente a:

$$\left. \frac{xg(x)}{\rho(x)} \right|_{x=x^*} \begin{cases} \text{decrece} \\ \text{ou} \\ \text{cresce} \end{cases} \Rightarrow (x^*, y^*) \text{ é } \begin{cases} \text{estável} \\ \text{ou} \\ \text{instável} \end{cases} \quad (3.18)$$

Este é o critério de Rosenzweig e Mac Arthur. Passando para um procedimento gráfico, temos que se as isóclinas do sistema se cruzam num ponto de decrescimento da isóclina da presa o equilíbrio do ponto (x^*, y^*) será estável. Entretanto, se o cruzamento ocorrer num ponto onde a isóclina da presa é crescente, o equilíbrio do ponto (x^*, y^*) será instável. Na figura 3.3 temos, por este critério, que os pontos de equilíbrio em a) e c) são estáveis, e o ponto de equilíbrio em b) é instável.

III.4.2- O MÉTODO DE GAUSE, SMARAGODOVA, E WITT.

Este método utiliza uma comparação de valores relacionada ao critério (3.15) e à função $y = \rho(x)$.

Primeiro vamos estudar a inclinação da curva $y = \rho(x)$ no ponto x^* , ou seja a inclinação da reta tangente à curva neste ponto. No ponto x^* temos que esta inclinação é dada por $\left. \frac{d\rho(x)}{dx} \right|_{x=x^*}$, portanto:

$$y = (x - x^*) \frac{d\rho(x)}{dx} \Big|_{x=x^*} + \rho(x^*)$$

é a equação da reta tangente à curva $y = \rho(x)$ no ponto $x = x^*$ onde:

$$\bar{y} = \rho(x^*) - x^* \frac{d\rho(x)}{dx} \Big|_{x=x^*} \quad (3.19)$$

é o ponto onde esta reta intercepta o eixo-y.

Agora de (3.14) temos:

$$\frac{\rho(x^*)H(x^*)}{g(x^*)} = \rho(x^*) - x^* \frac{d\rho(x)}{dx} \Big|_{x=x^*} + \frac{x^* \rho(x^*) \frac{dg(x)}{dx} \Big|_{x=x^*}}{g(x^*)}$$

Como $\rho(x^*)$ e $g(x^*)$ são positivos, então $\frac{\rho(x^*)H(x^*)}{g(x^*)}$

tem o mesmo sinal de $H(x^*)$, daí temos o seguinte critério:

$$\rho(x^*) - x^* \frac{d\rho(x)}{dx} \Big|_{x=x^*} < \frac{x^* \rho(x^*) \frac{dg(x)}{dx} \Big|_{x=x^*}}{g(x^*)} \Rightarrow (x^*, y^*) \text{ é } \begin{cases} \text{estável} \\ \text{ou} \\ \text{instável} \end{cases} \quad (3.20)$$

Definindo y_0 como sendo:

$$y_0 = - \frac{x^* \rho(x^*) \frac{dg(x)}{dx} \Big|_{x=x^*}}{g(x^*)}$$

e usando (3.19), nós temos:

$$\bar{y} < y_0 \Rightarrow (x^*, y^*) \text{ é } \begin{cases} \text{estável} \\ \text{ou} \\ \text{instável} \end{cases} \quad (3.21)$$

Exemplo: Consideremos o seguinte sistema:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = ax - y\rho(x) \\ \frac{dy(t)}{dt} = y[-\gamma + c\rho(x)] \end{cases}, \text{ com } \alpha, \gamma > 0 \text{ e } 0 < c < 1$$

onde $\rho(x) = \frac{Ax}{1+Bx}$ com $A, B > 0$, é a resposta funcional sugerida por *Holling* em 1959 (Tipo I) [20], e $g(x) = \alpha$, então temos:

$$x^* = \frac{\gamma}{cA - B\gamma} \quad \text{e} \quad \rho(x^*) = \frac{\gamma}{c}$$

$$y_0 = 0 \quad \left[\frac{dg(x)}{dx} \Big|_{x=x^*} = 0 \right]$$

$$\frac{d\rho(x)}{dx} \Big|_{x=x^*} = \frac{A}{1+Bx^*} = \frac{(cA - B\gamma)^2}{Ac^2}$$

$$\bar{y} = \frac{\gamma}{c} - \frac{\gamma}{cA - B\gamma} \frac{(cA - B\gamma)^2}{Ac^2} = \frac{A\gamma(1 - c) + B\gamma}{Ac^2}$$

Como y_0 é igual a zero o sinal de \bar{y} é quem dirá se o ponto de equilíbrio é estável ou instável. O sinal de \bar{y} é dado por $A\gamma(1 - c) + B\gamma$, que é positivo. Portanto, pelo critério acima temos que o ponto de equilíbrio deste modelo é instável.

Este tipo de análise foi feita pela primeira vez por *Gause, Smaragdova, e Witt* em 1936 [18], e redescoberta em 1975 por *Oaten e Murdoch* [27]. O método prático consiste em traçar o gráfico da função resposta do predador $\left[y = \rho(x) \right]$, marcar o ponto y_0 no eixo-y, traçar a reta tangente à curva no ponto x^* e

prolongá-la até cruzar o eixo-y, cujo o ponto é \bar{y} . Se \bar{y} estiver acima de y_0 , então (x^*, y^*) é instável, se \bar{y} estiver abaixo de y_0 , então (x^*, y^*) é estável, e se $\bar{y} = y_0$ nada pode ser dito sobre (x^*, y^*) por este método (ver figura 3.4).

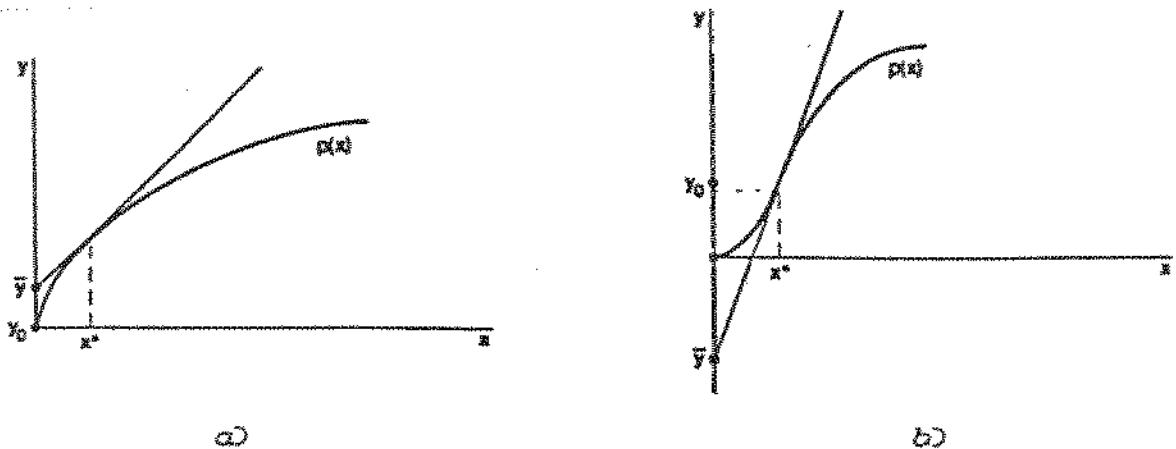


Fig. 3.4- Aplicação do Método de Gause, Smaragdova e Witt, em a) $\bar{y} > y_0 = 0$, (x^*, y^*) instável, em b) $\bar{y} < y_0$, (x^*, y^*) estável.

III.5- EXISTÊNCIA DE CICLOS LIMITES.

Antes de mais nada devemos definir ciclo limite:

DEFINIÇÃO - 3.2: "Uma trajetória fechada no plano de fase que tem curvas não fechadas espiralando a sua direção, ou por dentro ou por fora, é denominada *Ciclo Limite*."

Para podermos falar de ciclo limite devemos fazer uma

análise do plano de fase do sistema (3.2), na qual consideraremos que exista uma capacidade de transporte do meio, k . Esta análise será feita com vetores que irão indicar como uma solução do sistema deve se comportar numa determinada região. Para facilitar a primeira parte desta análise iremos decompor estes vetores em duas componentes, uma vertical, que será chamada de componente dos predadores, e outra horizontal, por nós denominada de componente das presas.

O primeiro passo desta análise é dividir o 1º quadrante do plano de fase (plano x - y) em regiões, utilizando as isóclinas do sistema (3.2), as quais estão definidas abaixo:

$$\begin{aligned} \text{I: } & \left\{ (x,y): x^* < x < k, \text{ e } y > \frac{xg(x)}{p(x)} \right\} \\ \text{II: } & \left\{ (x,y): 0 < x < x^*, \text{ e } y > \frac{xg(x)}{p(x)} \right\} \\ \text{III: } & \left\{ (x,y): 0 < x < x^*, \text{ e } 0 < y < \frac{xg(x)}{p(x)} \right\} \\ \text{IV: } & \left\{ (x,y): x^* < x < k, \text{ e } 0 < y < \frac{xg(x)}{p(x)} \right\} \\ \text{V: } & \left\{ (x,y): k < x, \text{ e } 0 < y \right\} \end{aligned}$$

Agora faremos uma análise do comportamento do sistema (3.2) em cada uma destas regiões e sobre as isóclinas do sistema.

Na isóclina dos predadores (a reta vertical $x = x^*$), $\frac{dy(t)}{dt} = 0$, e à esquerda desta isóclina ($x < x^*$), $\frac{dy(t)}{dt} < 0$, e à direita ($x > x^*$), $\frac{dy(t)}{dt} > 0$. Com isto a componente dos

predadores aponta para baixo à esquerda de $x = x^*$, e para cima à direita de $x = x^*$, e não há componente dos predadores sobre sua isóclina ($x = x^*$).

Na isóclina das presas $\left[y = \frac{xg(x)}{p(x)} \right] \frac{dx(t)}{dx} = 0$, acima desta isóclina $\left[y \text{ maior que } \frac{xg(x)}{p(x)} \right] \frac{dx(t)}{dt} < 0$, e abaixo dela $\left[y \text{ menor que } \frac{xg(x)}{p(x)} \right] \frac{dx(t)}{dt} > 0$. Com isto a componente das presas aponta para esquerda acima da curva $y = \frac{xg(x)}{p(x)}$, e para a direita abaixo da curva $y = \frac{xg(x)}{p(x)}$, e não haverá componente das presas sobre a isóclina das presas $\left[y = \frac{xg(x)}{p(x)} \right]$.

Combinando os resultados acima teremos as direções das soluções para cada região:

REGIÃO I:

Esta região se localiza acima de $y = \frac{xg(x)}{p(x)}$ e à direita de $x = x^*$, portanto uma solução do sistema (3.2) nesta região terá a direção para cima e para à esquerda, ou seja em direção da região II, cruzando a isóclina dos predadores horizontalmente.

REGIÃO II:

Esta região está localizada acima de $y = \frac{xg(x)}{p(x)}$ e à

esquerda de $x = x^*$, logo a direção de uma solução nesta região será para baixo e para à esquerda, ou seja em direção da região III, cruzando a isóclina das presas verticalmente.

REGIÃO III:

Esta região está abaixo de $y = \frac{xg(x)}{p(x)}$ e à esquerda de $x = x^*$, portanto a direção das soluções nesta região será para baixo e para direita, ou seja em direção da região IV, cruzando a isóclina dos predadores horizontalmente.

REGIÃO IV:

Esta região esta abaixo de $y = \frac{xg(x)}{p(x)}$ e a direita de $x = x^*$, portanto a direção de uma solução do sistema será para cima e à direita, em direção da região I, cruzando a isóclina das presas verticalmente.

REGIÃO V:

Para a região V nós analizaremos a direção de uma solução por:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{y[-\gamma + q(x)]}{xg(x) - yp(x)} \quad (3.22)$$

É fácil ver que $\frac{dy}{dx} < 0$ nas regiões I e III, e $\frac{dy}{dx} > 0$ nas regiões II e IV. Na região V, $\frac{dy(t)}{dt} > 0$ e $\frac{dx(t)}{dt} < 0$, portanto $\frac{dy}{dx} < 0$, ou seja a direção de uma solução na região V será para

cima e para a esquerda, portanto em direção da região I cruzando a reta $x = k$.

Em $x = k$ temos por (3.3) que:

$$\left. \frac{dy}{dx} \right|_{x=k} = \frac{-\gamma + q(x)}{-p(x)} < 0, \text{ para } \forall y.$$

Logo toda solução que se inicia na região V e cruza a reta $x = k$, cruza esta reta com a mesma inclinação negativa em direção da região I.

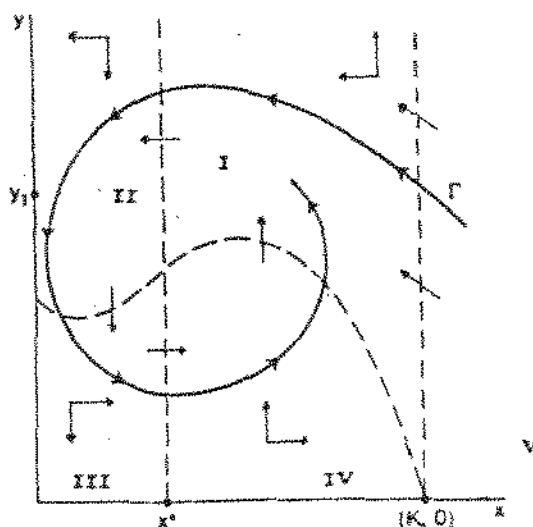


Fig. 3.5- As regiões I, II, III, IV, e V, e suas respectivas direções do sistema (3.2)

Reescrevendo (3.22) como:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{-\gamma + q(x)}{\frac{xg(x)}{y} - p(x)}$$

Para um x fixo e $x > k$, temos que $\frac{xg(x)}{y} < 0$, então:

$$- \frac{-\gamma + q(x)}{p(x)} < \frac{dy}{dx} < 0 .$$

Como as soluções se movem para a esquerda na região V, temos:

$$-\sup_{k \leq u \leq x} \frac{-\gamma + q(u)}{p(u)} \leq \frac{dy}{dx} \leq 0$$

para as soluções à direita de $x = k$. Isto implica que uma solução que se inicie na região V irá para à esquerda com sua inclinação limitada, com isso devendo cruzar $x = k$ em um tempo finito, indo para a região I.

Agora iremos considerar a solução que tem início em V e cruza $x = k$ em $y = y_1$, onde $y_1 > \max_{0 \leq x \leq k} \frac{xg(x)}{p(x)}$, chamaremos esta solução de Γ . Então Γ continua para a esquerda com uma inclinação negativa, e de (3.3) temos:

$$-\sup_{\substack{x_* \leq x \leq k \\ y_1 \leq y}} \left| \frac{-\gamma + q(x)}{\frac{xg(x)}{y} - p(x)} \right| \leq \frac{dy}{dx} \leq 0$$

desde que Γ permaneça na região I. Portanto Γ deve cruzar a isóclina dos predadores em um tempo finito, passando para a região II. Na região II, Γ continua andando para a esquerda, mas com inclinação positiva. Como $(0, y)$ (eixo- y) é uma solução do sistema, a solução Γ não pode interceptar o eixo- y , então Γ deve cruzar a isóclina das presas num tempo finito indo para a região III. Na região III, Γ terá uma inclinação negativa, e Γ não

poderá interceptar o eixo-x pois este também é uma solução do sistema, portanto Γ deve cruzar a isóclina dos predadores num tempo finito indo para a região IV. Agora Γ tem uma inclinação positiva, e como $(k,0)$ é um ponto hiperbólico, Γ cruza a isóclina das presas indo para a região I abaixo de y_1 . Portanto, desde que Γ não pode se cruzar, Γ deve espiralar aproximando de (x^*, y^*) .

Para mostrar a existência de ciclos limites aplicaremos o teorema de Bendixon - Poincaré, o qual está definido no Apêndice.

O conjunto de pontos limites pode ser $\{(x^*, y^*)\}$. Se não for, pelo teorema de Bendixon - Poincaré, deve existir uma órbita fechada, a qual é, pela nossa análise, no mínimo externamente estável. Portanto se (x^*, y^*) for instável, então o conjunto dos pontos limites deve ser um ciclo limite.

Com isto nós podemos montar o seguinte esquema:

Se (x^*, y^*) for:

podemos ter:

um ponto de equilíbrio estável \Rightarrow $\left\{ \begin{array}{l} \text{nenhum ciclo limite} \\ \text{ou} \\ \text{um ciclo limite} \\ \text{externamente estável} \end{array} \right.$

um ponto de equilíbrio instável \Rightarrow com um ciclo limite interna e externamente estável

Exemplo: Um exemplo do sistema (3.2) pode ser dado utilizando a resposta funcional:

$$p(x) = \beta \left(1 - e^{-ax/\beta} \right)$$

a qual é descrita na figura 3.6.

A resposta numérica sendo dada por:

$$q(x) = cp(x)$$

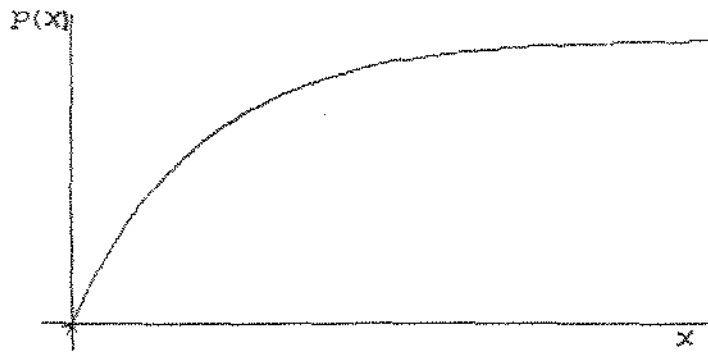


Fig. 3.6- Resposta funcional do exemplo.

O crescimento específico da presa é dado pelo crescimento logístico, isto é:

$$g(x) = \alpha \left(1 - \frac{x}{k} \right)$$

Portanto o sistema fica:

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = \alpha x \left(1 - \frac{x}{k} \right) - \beta y \left(1 - e^{-ax/\beta} \right) \\ \frac{dy}{dt} = y \left[-\gamma + c\beta y \left(1 - e^{-ax/\beta} \right) \right] \end{cases} \quad (3.23)$$

onde as hipóteses (3.3) à (3.10) são satisfeitas, logo (3.23) é

um modelo de Gause generalizado.

Para simular este sistema em um microcomputador, fixaremos as constantes:

$$\alpha = 0.5$$

$$\beta = 10$$

$$a = 0.01$$

$$\gamma = 0.1$$

$$c = 0.02$$

e iremos variar a constante k para mostrar as várias possibilidades de estabilidade do ponto de equilíbrio (x^*, y^*) e planos de fase correspondentes, que são dados pelas seguintes figuras:

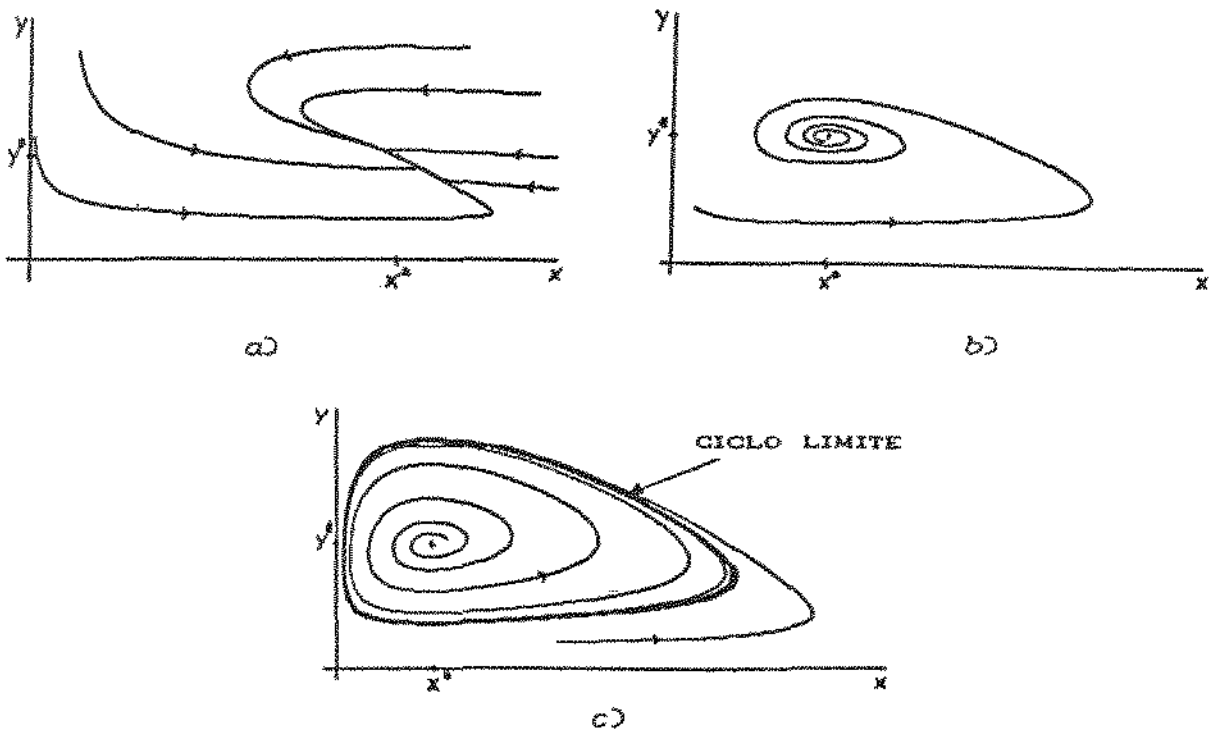


Fig. 3.7- Diagrama de fase do sistema 3.23 com: a) $k = 1.000$, b) $k = 2.500$ (o ponto (x^*, y^*) é estável), e c) $k = 4.000$ (o ponto (x^*, y^*) é instável).

IV- O MODELO DE KOLMOGOROV.

IV.1- DEFINIÇÃO.

Um modelo de dinâmica populacional de duas espécies foi dado por *Kolmogorov* em 1936 [36]. Este modelo usa o princípio que a taxa de crescimento de uma espécie é proporcional ao número de espécies presentes. O modelo é dado por:

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = xf(x, y) \\ \frac{dy(t)}{dt} = yg(x, y) \end{cases}, \quad (4.1)$$

com $x \geq 0$ e $y \geq 0$.

Certas condições devem ser impostas a f e g tal que x represente as presas e y os predadores, estas condições são as seguintes:

$$1- f \text{ e } g \in C^0 \text{ em } \mathbb{Q} \stackrel{\text{def.}}{=} \langle x \geq 0, y \geq 0 \rangle$$

$$f \text{ e } g \in C^1 \text{ em } \mathbb{Q}^0 \stackrel{\text{def.}}{=} \langle x > 0, y > 0 \rangle$$

2- Assumiremos que para um número fixo de presas, a taxa de crescimento da população de presas diminui quando se aumenta o número de predadores, ou seja:

$$\frac{\partial f(x, y)}{\partial y} < 0 \quad (4.2)$$

3- Para uma taxa fixa de predadores e presas um aumento do número de predadores faz com que diminua a taxa de crescimento da presas, em outras palavras aumentando o número de predadores

- aumenta o número de encontros entre presa e predador. Em linguagem matemática, a variação de f ao longo de um vetor que parte da origem é negativa, ou seja:

$$x \frac{\partial f(x,y)}{\partial x} + y \frac{\partial f(x,y)}{\partial y} < 0 \quad (4.3)$$

ou, $\langle \nabla f(x,y), (\alpha, \beta) \rangle < 0$, para todo $(\alpha, \beta) \in \mathbb{Q}^0$.

- 4- Para pequenas populações de presas e predadores assumiremos que a população de presas aumenta, portanto:

$$f(0,0) > 0 \quad (4.4)$$

- 5- Deve existir um número suficientemente grande de predadores para o qual uma pequena população de presas não aumente, portanto, para preservar a continuidade, temos:

$$\exists \alpha > 0 \text{ tal que } f(0,\alpha) = 0 \quad (4.5)$$

- 6- Existe a capacidade do meio, isto é:

$$\exists \beta > 0 \text{ tal que } f(\beta,0) = 0 \quad (4.6)$$

- 7- Como os predadores competem pelo mesmo recurso, se fixarmos o número de presas e aumentarmos o número de predadores isto produzirá uma lenta taxa de crescimento dos predadores, isto é:

$$\frac{\partial g(x,y)}{\partial y} < 0 \quad (4.7)$$

- 8- Pelas mesmas razões da condição (4.3), temos:

$$x \frac{\partial g(x,y)}{\partial x} + y \frac{\partial g(x,y)}{\partial y} < 0 \quad (4.8)$$

ou, $\langle \nabla g(x, y), (\alpha, \beta) \rangle < 0$, para todo $(\alpha, \beta) \in \mathbb{Q}^2$.

9- Se houver uma população de presas suficiente, a taxa de crescimento dos predadores será positiva, mas se houver poucas presas, mesmo havendo poucos predadores, teremos uma taxa negativa de crescimento para os predadores, portanto:

$$\exists \gamma > 0 \text{ tal que } g(\gamma, 0) = 0 \quad (4.9)$$

10- Se $\beta \leq \gamma$ os predadores se extinguirão, portanto:

$$\beta > \gamma \quad (4.10)$$

Duas observações devem ser feitas:

1_o- As conclusões encontradas por *Kolmogorov* (1936) e mais tarde por *Rescigno e Richardson* (1965) foram que ou existe um ponto de equilíbrio estável, ou um ciclo limite estável, ou ambos. Estas conclusões não foram provadas por eles, os argumentos usados foram gráficos.

2_o- Para $x = 0$, $y > 0$ temos de (4.7) que $\frac{\partial g(0, y)}{\partial y} < 0$, e de (4.8) temos que $y \frac{\partial g(0, y)}{\partial y} > 0$, uma contradição. Esta contradição foi primeiro notada por *May* (1972), que sugeriu modificações no modelo a fim de que permita uma igualdade a zero no eixo-y. Em tal caso, entretanto, foi apontado por *Albrecht e outros* (1973) [2] que pode haver uma região de estabilidade neutra (isto é uma região anular com soluções periódicas).

IV.2- TEOREMA DE KOLMOGOROV.

Outras condições são necessárias para que possamos enunciar e provar o teorema de Kolmogorov.

Assumiremos que (4.2), (4.3), (4.7), (4.8) valham só no interior do primeiro quadrante, \mathbb{Q}^0 , e que o sinal $<$ em (4.7) seja passado para \leq , e que:

$$(x - \beta) f(x, 0) < 0, \text{ para todo } x \geq 0, x \neq \beta \quad (4.11)$$

$$(y - \alpha) f(0, y) < 0, \text{ para todo } y \geq 0, y \neq \alpha \quad (4.12)$$

$$(x - \gamma) g(x, 0) > 0, \text{ para todo } x \geq 0, x \neq \gamma \quad (4.13)$$

Com isto nós podemos enunciar o seguinte teorema:

Teorema 4.1 (de Kolmogorov): Se (4.2) a (4.13) forem satisfeitas, então existe um único ponto singular (x^*, y^*) de (4.1) em \mathbb{Q}^0 , e se (x^*, y^*) for instável, então existe pelo menos uma órbita periódica em \mathbb{Q}^0 , se não houver uma órbita periódica, então (x^*, y^*) é um atrator global.

Para que possamos provar este teorema necessitamos provar os seguintes teoremas:¹

1- A prova do teorema de Kolmogorov é devida a Albretch et al [11].

Teorema 4.2: se $f(x,y)$ e $g(x,y)$ satisfazem (4.2) à (4.9) e de (4.11) à (4.13), então:

i) A equação $f(x,y) = 0$ define uma única função contínua $y = \varphi(x)$ no intervalo $[0, \beta]$, tal que $\varphi(0) = \alpha$, $\varphi(\beta) = 0$ e φ é estritamente positiva e diferenciável em $(0, \beta)$ com:

$$\frac{d\varphi(x)}{dx} < \frac{\varphi(x)}{x}$$

ii) Em \mathbb{Q}^0 , $\frac{\partial g(x,y)}{\partial x} > 0$. A equação $g(x,y) = 0$ define uma única função contínua $x = \phi(y)$ no intervalo $[0, +\infty)$, tal que $\phi(0) = \gamma$ e $\phi(y)$ é diferenciável em $[0, +\infty)$ com:

$$0 \leq \frac{d\phi(y)}{dy} < \frac{\phi(y)}{y}$$

Prova: parte i)

Note que para $x > 0$, $f(x,y)$ é estritamente decrescente para $0 \leq x < +\infty$. Esta propriedade, a qual chamaremos de prop.1, segue da hipótese (4.2). Pela prop.1, para todo $x > 0$ há no máximo uma $y = \varphi(x)$ tal que $f(x, \varphi(x)) = 0$ (esta declaração também vale para $x = 0$ pela hipótese (4.12)). Como $f(x,y) < 0$ para $x > \beta$ (por (4.11)), a prop.1 implica que o domínio de $\varphi(x)$ está contido no intervalo $[0, \beta]$. Também da hipótese (4.11) $f(x,y) > 0$ para $0 \leq x < \beta$, e $\varphi(x)$ deve ser estritamente positiva em $[0, \beta]$.

Desde que $\frac{\partial f(x,y)}{\partial y} \neq 0$ em \mathbb{Q}^0 , segue do teorema da função implícita que se $\varphi(x)$ é definida em algum ponto z em $(0, x)$, então $\varphi(x)$ é definida e diferenciável num aberto contendo z , e neste

o intervalo:

$$\frac{d\varphi(x)}{dx} = - \frac{\frac{\partial f(x, \varphi(x))}{\partial x}}{\frac{\partial f(x, \varphi(x))}{\partial y}}$$

De (4.3) com $y = \varphi(x)$ temos:

$$\frac{\partial f(x, \varphi(x))}{\partial x} x + \frac{\partial f(x, \varphi(x))}{\partial y} \varphi(x) < 0$$

Usando a hipótese (4.2), obtemos:

$$\frac{d\varphi(x)}{dx} < \frac{\varphi(x)}{x}, \quad (4.14)$$

no intervalo aberto contendo z .

Agora para um fixado $\mu > 0$, (4.12) implica que $f(0, \alpha + \mu) > 0$. Pela continuidade de $f(x, y)$ há um δ ($0 < \delta$) tal que $f(x, \alpha + \mu) > 0$, sempre que $0 \leq x \leq \delta$. Como $f(x, y) > 0$ para $0 \leq x \leq \delta$, temos pela continuidade de $f(x, y)$ que $\varphi(x)$ é definida e limitada por $y + \mu$ no intervalo $[0, \delta]$.

Seja $\tau = (0, \xi)$ o máximo intervalo aberto contendo δ , no qual $\varphi(x)$ é definida, positiva e diferenciável. Da inequação (4.14), temos:

$$\left(\frac{1}{\varphi(x)} \right) \left(\frac{d\varphi(x)}{dx} \right) < \left(\frac{1}{x} \right)$$

integrando de δ a x , onde $\delta < x$, e $x \in \tau$, temos:

$$\varphi(x) < \left(\frac{\varphi(\delta)}{\delta} \right) x$$

Portanto, como $\tau \subset [0, \beta]$, $\varphi(x)$ é limitada em τ (por $y + \mu$

a esquerda de δ , como foi visto, e por $\left[\frac{\varphi(\delta)}{\delta}\right]x$ a direita de δ .

Resta mostrar que $\xi = \beta$ e que $\varphi(x)$ é contínua em 0 e em β . Seja $\langle a_n \rangle$ uma sequência em τ convergindo a ξ . Como a sequência $\langle \varphi(a_n) \rangle$ é limitada, esta contém no mínimo uma subsequência $\langle \varphi(a_{n_j}) \rangle$ convergente, e para tal sequência com:

$$\lim_{j \rightarrow \infty} \varphi(a_{n_j}) = \rho$$

Da continuidade de $f(x, y)$ segue:

$$f(\xi, \rho) = \lim_{j \rightarrow \infty} f(a_{n_j}, \varphi(a_{n_j})) = 0$$

Portanto $\varphi(\xi)$ existe e pela prop.1 a sequência $\langle \varphi(a_n) \rangle$ pode ter no máximo um ponto limite, por isso a sequência é convergente a $\varphi(\xi)$. Dai segue que $\xi = \beta$, e $\varphi(\xi) > 0$, logo τ não é máximo, e $\varphi(x)$ é contínua em β . A continuidade de $\varphi(x)$ em 0 é provada de maneira similar. \square

Parte ii):

Pela hipótese (4.8), para $(x, y) \in \mathbb{Q}^0$:

$$\frac{\partial g(x, y)}{\partial x} > - \frac{\partial g(x, y)}{\partial y} \frac{y}{x}$$

Como o lado direito é não negativo por (4.7) $\frac{\partial g(x, y)}{\partial x}$ é positivo em \mathbb{Q}^0 . Consequentemente, para todo $\alpha > 0$ $g(x, \alpha)$ é uma função estritamente crescente de x , e portanto para todo $y > 0$ há no máximo um $x = \phi(y)$ tal que $g(x, y) = 0$. Seja μ um número positivo fixo menor que γ , (4.13) implica que $g(x - \mu, 0) < 0$ e

$g(x+\mu, 0) > 0$. Pela continuidade de $g(x, y)$, há um $\delta > 0$ tal que $g(\gamma-\mu, y) < 0$, e $g(\gamma+\mu, y) > 0$ sempre que $0 \leq y \leq \delta$. Desta forma $\phi(y)$ é definida e limitada em $0 \leq x \leq \delta$ e $\phi(\delta) > 0$. Até aqui a prova da parte ii) é similar a prova da parte i) com os papéis de x e y trocados. O teorema da função implícita pode ser usado, desde que mostremos que $\frac{\partial g(x, y)}{\partial y} > 0$ em \mathbb{Q}^0 .

Seja $\tau = (0, \xi)$ o máximo intervalo aberto contendo δ no qual $\phi(y)$ é definido, positivo, e diferenciável. Como $\frac{\partial g(x, y)}{\partial y} \leq 0$ e $\frac{\partial g(x, y)}{\partial x} > 0$ em \mathbb{Q}^0 , temos que $\frac{d\phi(y)}{dy} \geq 0$ em τ . Então:

$$\phi(y) \geq \phi(\delta) > 0, \text{ para } y > \delta,$$

e $\phi(y)$ não pode se aproximar de zero.

Usando (4.7) e (4.8) obtemos o limite superior de $\frac{d\phi(y)}{dy}$, como na prova de i), e a inequação diferencial ímplica que $\delta(y)$ é limitada em algum intervalo limitado, e se ξ fosse finito, então:

$$\exists \omega > 0, \text{ tal que } \lim_{y \rightarrow \xi} \phi(y) = \omega$$

Portanto τ deve ser estendido, e teríamos uma contradição. Logo τ deve ser $(0, +\infty)$, com $\phi(y)$ contínua em $y = 0$, e de (4.13) $\phi(0) = \gamma$. Isto completa a prova do teorema 4.2. ■

Nota 1: Se a hipótese (4.7) é fortalecida a;

$$\frac{\partial g(x, y)}{\partial y} < 0 \text{ em } \mathbb{Q}^0,$$

então $\frac{d\phi(y)}{dy} > 0$ e $\phi(y)$ tem uma inversa definida em $\left[\gamma, \lim_{y \rightarrow +\infty} \phi(y) \right)$,

onde $\lim_{y \rightarrow +\infty} \phi(y)$ pode ser definido ou $+\infty$. Portanto ϕ e ϕ^{-1} são ambas

funções de x . \square

Nota 2: As hipóteses (4.7), (4.8) e a continuidade de $g(x,y)$ podem ser usadas para provar que $g(0,y)$ é uma constante para $0 \leq y < +\infty$. As hipóteses usadas por Kolmogorov (se assumidas no quadrante fechado) leva a uma contradição:

$$\frac{\partial g(x,y)}{\partial y} < 0 \text{ e } \frac{\partial g(x,y)}{\partial y} > 0 \text{ no eixo positivo de } y. \square$$

Agora dois casos são possíveis, ou $\gamma \geq \beta$ ou $\beta > \gamma$.

Teorema 4.3: Se $f(x,y)$ e $g(x,y)$ satisfazem (4.2) à (4.9) e de (4.11) à (4.13), e se $\gamma \geq \beta$, então toda trajetória de (4.1) começando em \mathbb{Q}^0 aproxima do ponto $(\beta, 0)$ com $t \rightarrow +\infty$.

Prova: Para podermos provar este teorema necessitamos dividir \mathbb{Q}^0 em cinco regiões conforme os sinais de f e g :

$$\text{Região I: } \{(x,y): f(x,y) < 0, g(x,y) < 0\}$$

$$\text{II: } \{(x,y): f(x,y) > 0, g(x,y) < 0\}$$

$$\text{III: } \{(x,y): f(x,y) > 0, g(x,y) > 0\}$$

$$\text{IV: } \{(x,y): f(x,y) < 0, g(x,y) > 0\}$$

$$\text{V: } \{(x,y): f(x,y)g(x,y) < 0\} = (\text{II}) \cup (\text{IV}).$$

Nesta prova usaremos somente três regiões I, II, e IV, desde que III é agora um conjunto vazio. Estas regiões e as

inclinações das trajetórias em cada uma das regiões são mostradas na fig. 4.1.

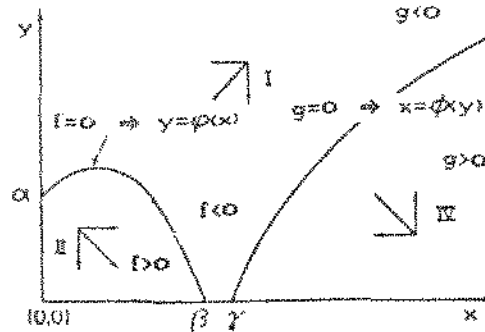


Fig. 4.1- Interação presa predador com a inclinação das trajetórias mostradas nas regiões I, II, e IV quando (4.1) à (4.9) e (4.11) à (4.13) são satisfeitas, e $\gamma > \beta$.

As inclinações das trajetórias no plano xy são dadas por:

$$\frac{dy}{dx} = \frac{yg(x,y)}{xf(x,y)} \tag{4.16}$$

Note que a inclinação das trajetórias que começam em $g(x,y) = 0$ ou à esquerda de $g(x,y) = 0$ com $t = 0$, permanecerá nas regiões I e II para $t > 0$. Além disso todas as trajetórias devem se aproximar de $(\beta, 0)$ com $t \rightarrow +\infty$. De fato, trajetórias em I se movem para baixo e para à esquerda, em direção à $f(x,y) = 0$, e trajetórias em II movem-se para baixo e à direita (veja as setas na figura 4.1). Trajetórias em I e II devem se aproximar de um ponto em $f(x,y) = 0$. O único ponto possível é $(\beta, 0)$, visto que

nenhum outro ponto em $f(x,y) = 0$ é um ponto singular.

Mostraremos agora que uma trajetória que comece em IV cruza a curva $x = \phi(y)$. Suponha ao contrario, que a trajetória $(x(t), y(t))$ com $(x(0), y(0))$ em IV não cruze $x = \phi(y)$ para algum t positivo. Com isso temos que $\frac{dy(t)}{dt} > 0$ e portanto $y(t) > y(0)$ para todo $t > 0$. As hipóteses (4.2) à (4.9), (4.11) à (4.13) e $\gamma \geq \beta$ juntas implicam que:

$$\max \{f(x,y) : y \geq y(0) \text{ e } x \geq \phi(y)\} < 0,$$

ou seja;

$$\exists k_1 > 0 \text{ tal que } f(x(t), y(t)) < -k_1, \forall t > 0 \quad (4.15)$$

desde que para todo $t > 0$:

$$\frac{d}{dt} \{g(x(t), y(t))\} = \left[\frac{\partial g(x,y)}{\partial x} \frac{dx(t)}{dt} + \frac{\partial g(x,y)}{\partial y} \frac{dy(t)}{dt} \right]_{\substack{x=x(t) \\ y=y(t)}} < 0$$

ou,

$$\frac{d}{dt} \{g(x(t), y(t))\} = \left[-\frac{\partial g(x,y)}{\partial x} f(x,y)x + \frac{\partial g(x,y)}{\partial y} g(x,y)y \right]_{\substack{x=x(t) \\ y=y(t)}} < 0$$

Pela hipótese (4.7) e teorema 4.2 parte ii), temos:

$$g(x(t), y(t)) < k_2, \forall t > 0 \quad (4.17)$$

onde $k_2 = g(x(0), y(0)) > 0$.

Consideremos agora a função $V(x,y) = x^\alpha y$, onde $\alpha = k_2/k_1$

e portanto $\alpha > 0$. Derivando $V(x,y)$ em relação a t , temos:

$$\begin{aligned} \frac{dV(x,y)}{dt} &= \frac{\partial V(x,y)}{\partial x} \frac{dx(t)}{dt} + \frac{\partial V(x,y)}{\partial y} \frac{dy(t)}{dt} \\ &= \alpha x^{\alpha-1} y f(x,y) x + x^\alpha g(x,y) y \\ &= \alpha x^\alpha y f(x,y) + x^\alpha y g(x,y) \end{aligned}$$

como, $x^\alpha y > 0$, $\alpha > 0$, $f(x,y) > 0$, e $g(x,y) > 0$, então:

$$\frac{dV(x,y)}{dt} \leq 0, \text{ para todo } t > 0.$$

Portanto:

$$x(t)^\alpha y(t) \leq C, \text{ onde } C = x(0)^\alpha y(0).$$

Ou:

$$y(t) \leq \frac{C}{x(t)^\alpha}, \text{ para todo } t > 0.$$

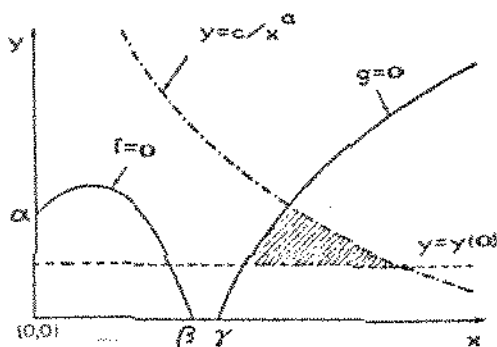


Fig. 4.2- Interação presa predador, como na fig.4.1 com a região de confinamento usada na prova do teorema 4.3 sombreada.

Consequentemente a trajetória $(x(t), y(t))$ para $t > 0$ permanece na região (mostrada na fig. 4.2) limitada pelas curvas $y = y(0)$, $y = C/x^a$, e $x = \phi(y)$. Pelo teorema de Bendixon Poincaré esta região necessariamente contém um ponto singular. Logo temos uma contradição, pois como $\gamma \geq \beta$ não há ponto singular em \mathbb{Q}^0 . Trajetórias que comecem em IV devem passar para a região I e se aproximar de $(\beta, 0)$ com $t \rightarrow +\infty$. ■

Nota 3: O teorema 4.3 mostra que se $\gamma \geq \beta$ então a população de predadores vai a zero. Daqui para frente assumiremos que (4.10) vale, ou seja:

$$\beta > \gamma$$

Agora já podemos provar o teorema de Kolmogorov (4.1).

Prova de (4.1): Um ponto singular em \mathbb{Q}^0 é uma solução do sistema de equações:

$$\begin{cases} f(x, y) = 0 \\ \phi(x, y) = 0 \end{cases},$$

isto é equivalente a um ponto $(\phi(y), y)$ para o qual y é um zero da função:

$$F(y) \stackrel{\text{def}}{=} f(\phi(y), y)$$

Mostraremos que a função $F(y)$, a qual é definida e contínua em $[0, +\infty)$, é estritamente decrescente, com $F(0) > 0$, e

para y suficiente grande $F(y)$ é negativa. Portanto há exatamente um ponto singular em \mathbb{Q}^0 .

Derivando $F(y)$ temos:

$$\frac{dF(y)}{dy} = \frac{\partial f(\phi(y), y)}{\partial x} \frac{d\phi(y)}{dy} + \frac{\partial f(\phi(y), y)}{\partial y}$$

De (4.2) temos que $\frac{\partial f(x, y)}{\partial y} < 0$, e de (4.3) temos:

$$\frac{\partial f(\phi(y), y)}{\partial x} < - \frac{\partial f(\phi(y), y)}{\partial y} \frac{y}{\phi(y)}$$

Do teorema 4.2 temos:

$$\frac{y}{\phi(y)} > \frac{1}{\frac{d\phi(y)}{dy}} \geq 0$$

Portanto:

$$\frac{\partial f(\phi(y), y)}{\partial x} \frac{d\phi(y)}{dy} < - \frac{\partial f(\phi(y), y)}{\partial y},$$

ou;

$$\frac{\partial f(\phi(y), y)}{\partial x} \frac{d\phi(y)}{dy} + \frac{\partial f(\phi(y), y)}{\partial y} < 0$$

Logo $\frac{dF(y)}{dy} < 0$, então $F(y)$ é estritamente decrescente.

Além disso, $F(0) = f(\phi(0), 0)$ é positivo, pois $\phi(0) = \gamma$ e as hipóteses (4.11) e (4.10) juntas implicam que $f(\gamma, 0) > 0$. Se y é um número maior que $\max_{0 \leq x \leq \gamma} \phi(x)$, segue que $f(\phi(y), y)$ é negativa.

Consequentemente há exatamente um $y^* > 0$ tal que $F(y^*) = 0$. Tomando $x^* = \phi(y^*)$, o ponto (x^*, y^*) é o único ponto singular em \mathbb{Q}^0 . Os pontos $(0, 0)$ e $(\beta, 0)$ são os únicos pontos singulares na fronteira de \mathbb{Q} . As quatro regiões (I a IV) e as inclinações das

trajetórias em cada uma são mostradas na figura 4.3

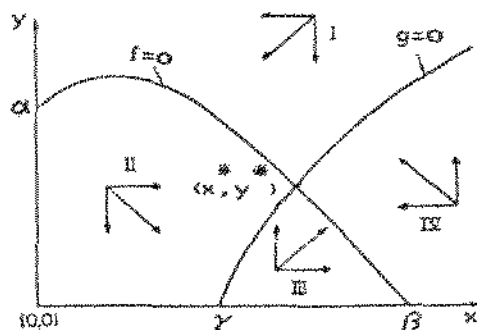


Fig. 4.3- Interação presa predador quando (4.2) à (4.13) são satisfeitas.

Antes de mais nada, note que trajetórias no eixo x próximas a $(0,0)$ movem-se (sobre o eixo x) para longe do ponto singular $(0,0)$, e trajetórias no eixo y próximas a $(0,0)$ movem-se em direção a $(0,0)$. Trajetórias em \mathbb{Q}^0 próximas a $(0,0)$ terão uma componente de seu movimento apontando para fora deste ponto. Portanto, o retrato do plano de fase local das trajetórias em \mathbb{Q} próximas a $(0,0)$ é de um setor de hipérbole (figurar 3.2). Similarmente temos mais dois setores de hipérbole em \mathbb{Q} próximos do ponto $(\beta,0)$, separados por uma trajetória $\Gamma \subset \mathbb{Q}^0$, que tende para $(\beta,0)$ com $t \rightarrow -\infty$.

Da figura 4.3 temos que se $(x(0), y(0))$ estiver na região IV a trajetória que se inicie, ou passe, neste ponto terá sua direção para cima e para à esquerda, portanto ou se aproximam de

(x^*, y^*) , ou cruzam a curva $x = \phi(y)$ horizontalmente, passando para a região I.

Na região I a trajetória terá uma direção para baixo e para à esquerda, e como a trajetória não pode cruzar o eixo y , temos que ela ou se aproxima de (x^*, y^*) , ou ela cruza a curva $y = \phi(x)$ verticalmente indo para a região II.

A trajetória na região II toma a direção para baixo e para à direita, e como ela não pode cruzar o eixo x , temos que ela ou se aproxima de (x^*, y^*) , ou cruza novamente a curva $x = \phi(y)$ horizontalmente indo para a região III.

Na região III a direção da trajetória é para cima e para à direita, portanto as trajetórias ou se aproximam de (x^*, y^*) , ou cruzam a curva $y = \phi(x)$ indo para a região IV.

Com esta análise podemos concluir que (x^*, y^*) ou é um ponto de equilíbrio estável, ou um ponto de equilíbrio instável, mas não um ponto em sela (ponto hiperbólico).

Agora considere a trajetória Γ . Se Γ permanece inteiramente em IV, então com $t \rightarrow +\infty$ Γ deve tender a (x^*, y^*) , como foi mostrado acima. Neste caso não há uma órbita periódica, e concluimos que toda trajetória em \mathbb{Q}^0 se aproxima de (x^*, y^*) com $t \rightarrow +\infty$.

Se Γ não permanecer na região IV, seja $(\phi(\eta), \eta)$ o primeiro ponto na qual Γ atravessa $g(x, y) = 0$ passando para a região I. Considere a região P limitada por Γ de $(\beta, 0)$ a

$(\phi(\eta), \eta)$, pelo segmento horizontal $y = \eta$, $0 \leq x \leq \phi(\eta)$, e pelos segmentos de coordenadas $0 \leq x < \beta$, $y = 0$, e $0 \leq y \leq \eta$, $x = 0$ (ver fig. 4.5). Uma trajetória que permanece fora de \mathbb{P} aumentando-se t , pode nem passar ciclicamente através de I-IV e nem se aproximar de (x^*, y^*) . Portanto uma trajetória em \mathbb{Q}^0 deve entrar em \mathbb{P} . Além disso, trajetórias de (4.1) ou cruzam a fronteira de \mathbb{P} do exterior para o interior, ou permanecem na fronteira de \mathbb{P} . A conclusão que temos com o teorema de *Bendixon - Poincaré* é que há no mínimo uma órbita periódica em \mathbb{P} , ou todas as trajetórias em \mathbb{Q}^0 devem se aproximar de (x^*, y^*) com $t \rightarrow +\infty$.

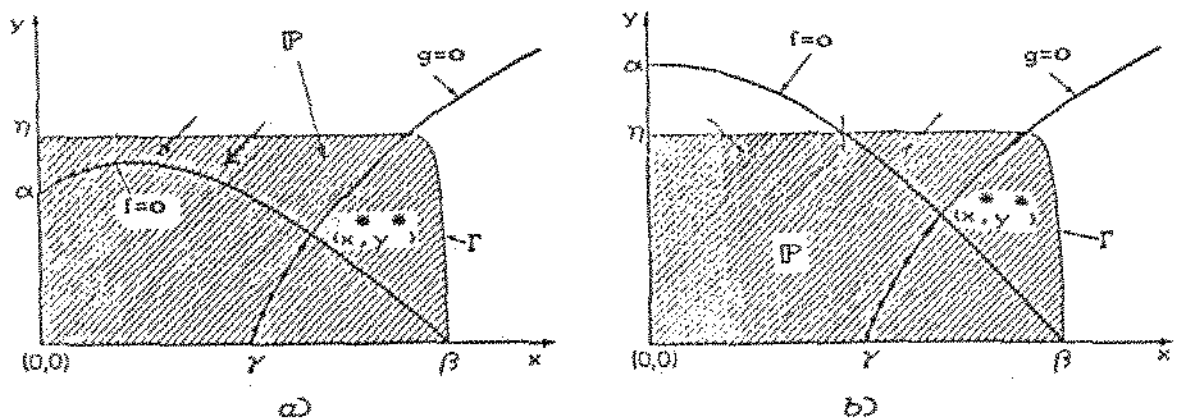


FIG. 4.4- Interação presa predador com duas configurações possíveis a e b para a região \mathbb{P} .

Corolário 4.1: Se às hipóteses 4.2 à 4.13 valom e (x^*, y^*) é instável, então existe uma órbita periódica exterior que é semiestável para o lado de fora, e uma órbita periódica

interior que é semiestável para dentro. se há uma única órbita periódica ela é estável.

Prova: Desde que (x^*, y^*) é instável por hipótese e não é ponto sela, existe uma região suficientemente pequena Δ , com (x^*, y^*) no seu interior, tal que toda trajetória de 4.1 começando em Δ cruza a fronteira de Δ do interior para o exterior com $t \rightarrow +\infty$, como mostra a figura 4.6. Portanto a região $P' = P - \Delta$ tem a propriedade que toda a trajetória entra em P' do exterior para o interior e não sai de P' . Além do mais, P' não contém pontos singulares. Portanto P' , a qual é limitada, contém uma órbita externa e uma órbita interna com propriedades fixas de estabilidades.

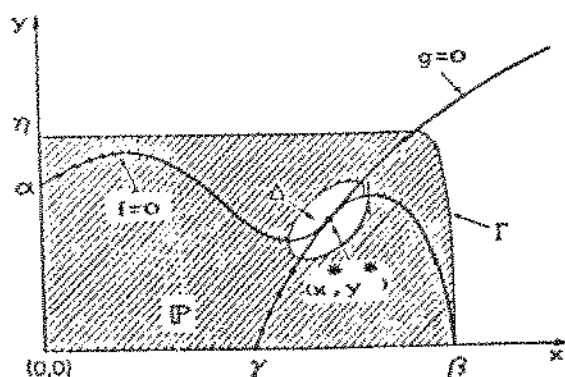


FIG. 4.5- Interação presa-predador com as regiões Δ e P' , usadas na prova do colorário 4.1.

Exemplo: Consideremos as seguintes funções (sugeridas por *Holling*):

$$f(x, y) = r \left[1 - \frac{x}{k} \right] - \frac{y}{x + a}$$

$$g(x, y) = \frac{sa(x - c)}{(c + a)(x + a)}$$

com $r = 2$, $s = 1$, $a = 10$, $c = 20$ e $k = 60$.

Para mostrar que estas funções formam um modelo de Kolmogorov, testaremos cada uma das condições do modelo:

1. Claramente nota - se que f e g satisfazem esta condição.

$$2. \frac{\partial f(x, y)}{\partial y} = - \frac{1}{x + a} < 0.$$

$$\begin{aligned} 3. \quad x \frac{\partial f(x, y)}{\partial x} + y \frac{\partial f(x, y)}{\partial y} &= - \frac{rx}{k} + \frac{xy}{(x + a)^2} - \frac{y}{x + a} \\ &= - \frac{rx}{k} - \frac{ay}{(x + a)^2} < 0 \end{aligned}$$

$$4. \quad f(0, 0) = r > 0.$$

$$5. \quad f(0, a) = r - \frac{a}{a} = 0 \Rightarrow a = ra.$$

$$6. \quad f(\beta, 0) = r \left[1 - \frac{\beta}{k} \right] + \frac{b}{\beta + a} = 0 \Rightarrow \beta = k.$$

$$7. \quad \frac{\partial g(x, y)}{\partial y} = 0 \leq 0.$$

$$8. \quad x \frac{\partial g(x, y)}{\partial x} + y \frac{\partial g(x, y)}{\partial y} = x \frac{(sa^2 + sac)}{(x + a)^2} > 0$$

$$9. \quad g(\gamma, 0) = - \frac{sa(\gamma + c)}{(c + a)(\gamma + a)} = 0 \Rightarrow \gamma = c$$

$$10. \beta > \gamma \Rightarrow k > c.$$

$$\begin{aligned} 11. (x - \beta)f(x, 0) &= (x - k)r \left[1 - \frac{x}{k} \right] \\ &= -\frac{r}{k}(x - k)^2 < 0 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} 12. (y - \alpha)f(0, y) &= (y - ar) \left[r - \frac{y}{a} \right] = -(y - ar)^2 \\ &= -(y - ar)^2 < 0 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} 13. (x - \gamma)g(x, 0) &= (x - c) \frac{sa(x - c)}{(c + a)(x + a)} \\ &= \frac{sa(x - c)^2}{(c + a)(x + a)} > 0 \end{aligned}$$

O ponto de equilíbrio deste sistema é dado por:

$$x^* = c \text{ e } y^* = r \left(1 - \frac{c}{k} \right) (c + a),$$

que neste caso são $x^* = 20$ e $y^* = 40$. A matriz Jacobiano neste ponto é:

$$J(x^*, y^*) = \begin{bmatrix} -\frac{r}{k} & -\frac{1}{c+a} \\ \frac{(sa^2 + sac)}{(c+a)^2} & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{1}{90} & -\frac{1}{30} \\ \frac{1}{3} & 0 \end{bmatrix}$$

cujos autovalores são dados por:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{180} \pm \frac{\sqrt{-359}}{180},$$

que são imaginários com parte real positiva. Portanto (x^*, y^*) é instável. Sendo assim podemos aplicar o teorema de Kolmogorov, logo existirá uma órbita periódica.

Simularemos este sistema usando o Programa Traçador de Diagrama de Fase [26] que nos dá o seguinte diagrama de fase.

9

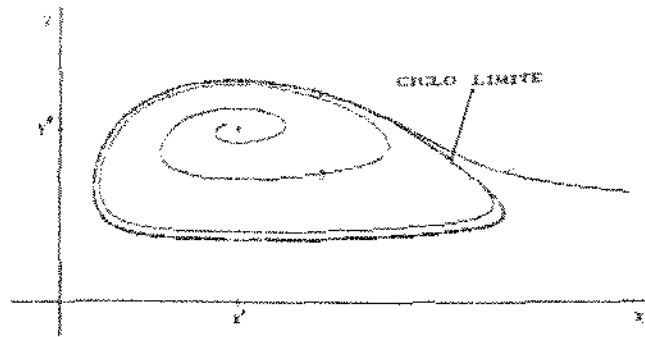


FIG. 4.6- Diagrama de fase do exemplo do modelo de Kolmogorov.

APÉNDICE

APÉNDICE.

A: Sistema Linear Autonomo.

A.1: Estabilidade de Um Sistema Linear Autônomo.

Consideremos o sistema linear autônomo:

$$\frac{dx(t)}{dt} = A x, \text{ com } x(0) = x_0. \quad (\text{A.1})$$

onde x é um vetor linha $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$, e A uma matriz $n \times n$ de termos constantes.

Um ponto de equilíbrio do sistema (A.1) é uma solução do sistema tal que:

$$\frac{dx(t)}{dt} = 0$$

No caso os pontos de equilíbrio são soluções da equação algébrica:

$$Ax = 0$$

Definição A.1: Um ponto de equilíbrio x_* é dito estável quando para cada $\epsilon > 0$ é possível encontrar um $\delta > 0$ tal que para qualquer solução $x(t)$ do sistema (A.1) satisfazendo:

$\| x(0) - x_* \| < \delta$, então $\| x(t) - x_* \| < \epsilon$ para todo $t \geq 0$.

Definição A.2: Um ponto de equilíbrio x_* do sistema (A.1) é *assintoticamente estável*, se é estável, e se existe um

APÊNDICE

número $\delta_0 > 0$ tal que para qualquer solução $x(t)$ onde:

$$\|x(0) - x_0\| < \delta_0,$$

Temos também que:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \|x(t) - x_0\| = 0$$

Isto é, as trajetórias não somente são vizinhas do ponto de equilíbrio, mas também tendem a este ponto.

Definição A.3: Um ponto de equilíbrio x_0 que não é estável é denominado instável.

A.2: Solução do Sistema Linear Autônomo.

A solução de (A.1) é dada por:

$$x = x_0 e^{tA}, \quad (\text{A.2})$$

onde e^{tM} , M sendo uma matriz $n \times n$, significa a série convergente:

$$e^{tM} = I + \sum_{k=1}^{\infty} \frac{M^k t^k}{k!} \quad (\text{A.3})$$

Desta forma podemos ter o seguinte critério:

Se todos os autovalores de A tiverem a parte real negativa, x_0 é assintoticamente estável. Se um autovalor de A tem a parte real positiva, x_0 é instável. Se nenhum autovalor tem parte real positiva, mas um ou mais tem parte real nula, então se os autovalores com parte real nula tem uma divisão elementar simples (isto é, há um autovetor independente relacionado com

APÊNDICE

cada um dos autovalores com suas respectivas multiplicidades), x_0 é estável, mas se algum dos autovalores com parte nula não tem divisão elementar simples, x_0 é instável.

B: Sistemas Quase - Lineares:

Consideremos o sistema autônomo:

$$\frac{dx(t)}{dt} = f(x) \quad (\text{A.4})$$

com $x = 0$ como ponto de equilíbrio (isto é, $f(0) = 0$), e numa vizinhança da origem tenha a forma:

$$\frac{dx(t)}{dt} = Ax + F(x) \quad (\text{A.5})$$

onde A é uma matriz $n \times n$, e $F(x)$ satisfaz:

$$(i) \quad F(0) = 0,$$

$$(ii) \quad \frac{\partial F(x)}{\partial x_i} \text{ são contínuas para } i = 1, 2, 3, \dots, n,$$

$$\lim_{x \rightarrow 0} \frac{F_i(x)}{\|x\|} = 0, \text{ para todo } i.$$

Neste caso dizemos que o sistema é *Quase Linear*, ou seja a função $f(x)$ é satisfatoriamente aproximada pela função linear Ax próximo a origem.

Pode se mostrar que próximo a origem o sistema quase linear se comporta como se fosse um sistema linear, ou seja a estabilidade de um ponto de equilíbrio do sistema quase linear é equivalente a estabilidade do ponto de equilíbrio do sistema linear associado Ax , exceto quando A admite autovalores

APÊNDICE

imaginários puros.

C: Funções de Liapunov:

Seja $V(x)$ uma função escalar de n componentes de x . A derivada de $V(x)$ ao longo das soluções do sistema (A.4) é dada por:

$$\frac{dV(x)}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{\partial V(x)}{\partial x_i} f_i(x) \quad (\text{A.6})$$

$\frac{dV(x)}{dt}$ representa como $V(x)$ muda (cresce ou decresce) ao longo das soluções de (A.4).

$V(x)$ é dita *positiva definida* se $V(0) = 0$ e fora da origem, mas num domínio D contendo a origem, $V(x) > 0$.

Suponha que (A.4) tem um equilíbrio em $x = 0$, isto é, $f(0) = 0$. Seja $V(x)$ uma função definida positiva em D , seja $\Omega \subset D$ uma subregião de D contendo a origem no seu interior:

1. Se $\frac{dV(x)}{dt} \leq 0$, $x \in \Omega$, então $x = 0$ é estável.

2. Se $\frac{dV(x)}{dt} < 0$, $x \in \Omega$, então $x = 0$ é

assintoticamente estável, e a região de atração contém Ω .

3. Se $\frac{dV(x)}{dt} > 0$, $x \in \Omega$, então $x = 0$ é instável.

No caso que $\frac{dV(x)}{dt} \leq 0$, $V(x)$ é chamada *Função de*

Liapunov. Também se $\frac{dV(x)}{dt} \equiv 0$, $x \in \Omega$, então a origem é um

APÊNDICE

centro, isto é, soluções em Ω são periódicas, e suas equações no plano de fase são dadas pela família de curvas $V(x) = C$.

D: O Teorema de Bendixon - Poincaré:

Há muitos teoremas que indicam a existência de soluções periódicas de um sistema autônomo de equações diferenciais em duas dimensões. Usaremos o teorema de Bendixon - Poincaré. Assumiremos a existência e unicidade das soluções, neste caso assumiremos também que as soluções são extensíveis (isto é, elas existem para todo o tempo), e definiremos alguns conceitos.

Definição A.4: "Seja a solução $C(t) = (x(t), y(t))$ do sistema:

$$\begin{aligned}\frac{dx(t)}{dt} &= F(x, y) \\ \frac{dy(t)}{dt} &= G(x, y)\end{aligned}\tag{A.7}$$

unicamente determinada pelo ponto inicial $(x(0), y(0)) = C(0)$. Diremos que um ponto (ξ_0, η_0) é um ponto limite da solução se houver uma sequência monotônica t_0, t_1, t_2, \dots , tal que:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} t_n = \infty$$

e:

$$\lim_{n \rightarrow \infty} C(t_n) = \lim_{n \rightarrow \infty} (x(t_n), y(t_n)) = (\xi_0, \eta_0) \quad ."$$

Definição A.5: " O conjunto de pontos limites das

APÊNDICE

trajetórias $C(t)$ será chamado de C ."

Com estas definições podemos enunciar o teorema de Bendixon - Poincaré:

Teorema A.1: (de Bendixon - Poincaré): " Seja $C(t)$ uma solução de A.7, e para algum tempo a trajetória $C(t)$ pertença a um conjunto limitado e fechado no plano. Se o conjunto de pontos limites C não contem pontos críticos, então:

- i) $C(t)$ é uma órbita periódica;
- ii) C é uma órbita periódica."

Se C for uma órbita periódica, ele é denominado de ciclo limite.

Não demonstraremos este teorema, pois foge do objetivo deste trabalho, mas ela pode ser encontrada no Cap 16 de Coddington e Levinson [10].

E: Ciclos Limites:

Uma outra definição mais geral pode ser dada para ciclo limite:

Definição A.5: Uma curva fechada no plano de fase que tem curvas não fechadas espiralando em sua direção, ou por

APÉNDICE

dentro, ou por fora, quando $t \rightarrow \infty$, é denominada *Ciclo Limite*.

Se todas as trajetórias que comecem próximas a uma trajetória fechada (dentro e fora) se espiralizem em direção à trajetória fechada com $t \rightarrow \infty$, dizemos que o ciclo limite é estável.

Se as trajetórias em um lado se espiralizam em direção à trajetória fechada, e no outro lado se afastam da trajetória fechada, com $t \rightarrow \infty$, dizemos que o ciclo limite é semi-estável.

Se as trajetórias em ambos os lados da trajetória fechada se espiralizam para longe, com $t \rightarrow \infty$, dizemos que o ciclo limite é instável.

BIBLIOGRAFIA

BIBLIOGRAFIA

- [1] ALBRECHT, F., GATZKE, H., HADDAD, A., and WAX, N.: *The Dynamics of Two Interacting Population*, Journal of Mathematical Analysis and Application 46, pg 658 - 670 (1974).
- [2] ALBRECHT, F., GATZKE, H., and WAX, N : *Stable Limit Cycles in Prey - Predator Populations*, Science vol. 181, pg 1073 - 1074 (1973).
- [3] BARRETO, A. C.: *Modelos Matemáticos em Ecologia*, PUC/RJ, artigo não publicado.
- [4] BASSANEZI, R. C., e FERREIRA Jr., W. C. : *Equações Diferenciais com Aplicações*, Harba, São Paulo (1988).
- [5] BLUNBERG, A. A.: *Logistic Growth Rate Function*, Journal Theoretical Biology 21, pg 42 - 44 (1968).

BIBLIOGRAFIA

- [6] BOYCE, W. E., and DIPRIMA, R. C.: *Equações Diferenciais Elementares e Problemas de Valores de Contorno*. Guanabara, Rio de Janeiro (1977).
- [7] BRAUER, F., and SOUDEK, A. C.: *Stability Regions in Predator - Prey Systems with Constant Rate Prey Harvesting*. *Journal Mathematical Biology*, vol. 8, pg 55 - 71 (1979).
- [8] BRAUN, M., COLEMAN, C. S., and DREW, D. A.: *Differential Equation Models*, Springer - Verlag, New York (1983).
- [9] CAVALLINI, Jr., O., CORREIA, F., A. N., D'AMBRONZO, M. P., GIACOMELI, S. M. A., MENEGHETI, M. L., MIORI, D. C. e MONTEBELLO, M. I. L.: *Controle Biológico da Broca da Cana de Açúcar, Um Modelo Matemático*. Projeto do curso de especialização ministrado na UNIMEP, Piracicaba (1988).
- [10] CLARK, J.: *The Second Derivative and*

BIBLIOGRAFIA

- *Population Modeling*, Ecology 52, pg 605 - 613 (1971).

- [11] CODDINGTON, E. A., and LEVINSON, N.: *Theory of Ordinary Differential Equations*, Mac Graw - Hill, New York (1955).

- [12] DE ANGELIS, D. L.: *Estimates of Predator - Prey Limit Cycles*, Bulletin of Mathematical Ecology vol. 37, pg 291 - 299 (1975).

- [13] FIGUEIREDO, D. G.: *Equações Diferenciais Aplicadas*, IMPA/CNPq, Rio de Janeiro (1979).

- [14] FREEDMAN, H. I.: *Deterministic Mathematical Models in Population Ecology*, Marcel Dekker, New York (1980).

- [15] FREEDMAN, H. I., and WALTMAN, P.: *Perturbation of Two Dimensional Predator - Prey Equations*, SIAM Journal Applied Mathematical vol. 28, 1, pg 1 - 10

BIBLIOGRAFIA

(1975).

[16] GALLO, D., et alii: Manual de Entomologia Agrícola, ed. Agronomica Ceres (1978).

[17] GAUSE, G. F.: The Struggle for Existence, Williams & Wilkyns, Baltimore, reimpresso em 1964 por Hafner, New York (1934).

[18] GAUSE, G. F., SMARAGDOVA, N. P., and WITT, A. A.: *Further Studies of Interaction Between Predators and Prey*, Journal of Animal Ecology vol. 5, 1, pg 1 - 18 (1936).

[19] HENRIQUES, R. P. B.: *Salvamento ou Massacre?*, Ciência Hoje, vol.8, 46, pg. 64 - 66 (1988).

[20] HOLLING, C. S.: *Some Characteristics of Simple Types of Predations and Parasitism*, The Canadian Entomologisti vol. 91, 7, pg 385 - 398 (1959).

BIBLIOGRAFIA

- [21] KOÇAK, H.: *Differential and Difference Equations through Computer Experiments.* Spring - Verlag, New York (1986).
- [22] LA SALLE, J., and LEFSCHETZ, S.: *Stability by Liapunov's Direct Method; With Applications,* Academic, New York (1961).
- [23] LEFSCHETZ, S.: *Diferential Equations: Geometric Theory*, 2^o ed. Interscience, John Wiley & Sons, New York.
- [24] MAY, R. M.: *Limit Cycles in Predator - Prey Communities,* Science 177, pg 900 - 902 (1972).
- [25] MAY, R. M.: *Resposta a Albrecht et Al., Stable Limit Cycles in Prey - Predator Populations,* Science 181, pg 1074 (1973).
- [26] MUNOJ, G. M.: *Programa Traçador de Diagrama de Fase,* Instituto de Matemática da UFRJ, Rio de Janeiro.

BIBLIOGRAFIA

- [27] CATEN, A., and MURDOCH, W. W.: *Functional Response and Stability in Predator - Prey Systems*, *The American Naturalist* vol. 109, 967, pg 288 - 298 (1975).
- [28] OLIVA, W. M.: *Volterra - Lotka Equations*, Dep. Matemática Aplicada, IME, USP, SP, artigo não publicado.
- [29] PROTTER, M. H., and MORREY, C. E.: *Modern Mathematical Analysis*, Addison - Wesley, New York (1970).
- [30] ROSEN, R.: *Dynamical System Theory in Biology, Volume I: Stability Theory and Its Applications*, Willey - Interscience, John Wiley & Sons, New York (1970).
- [31] ROSEN, R.: *Foundations of Mathematical Biology, Volume III: Supercellular Systems*, Academic, New York (1973).
- [32] ROSENZWEIG, M. L.: *Why The Prey Curve Was a*

BIBLIOGRAFIA

- Hump, *The American Naturalist* vol. 103, 929, pg 81 - 87 (1969).
- [33] ROSEZLNWEIG, M. L., and MACARTHUR, R. H.:
Graphical Representation and Stability Conditions of Predator - Prey Interactions, *The American Naturalist* vol. 97, 895, pg 209 - 223 (1963).
- [34] ROUGHARDEN, J.: *Theory of Population Genetics and Evolution Ecology: An Introduction*, Mac Millan, New York.
- [35] VANDERMEER, J.: *Elementary Mathematical Ecology*, Willey, New York (1981).
- [36] ZEGLER, J. R., and SCUDO, F. M.: *The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923 - 1940*, *Lecture Notes in Biomathematics* 22, Springer - Verlag, New York (1978).