

Modelos Biomatemáticos

Alessandro Margheri

Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa

Modelos Biomatemáticos – p. 1

Até agora....

Modelo de Lotka-Volterra para a competição entre duas espécies:

$$\begin{cases} x' = r_x x \left(1 - \frac{x}{K_x} - \frac{c_{xy}}{K_x} y \right) \\ y' = r_y y \left(1 - \frac{y}{K_y} - \frac{c_{yx}}{K_y} x \right) \end{cases} \quad x, y \geq 0.$$

Sistema presa-predador de Lotka-Volterra:

$$\begin{cases} x' = rx - \mu xy \\ y' = -dy + h\mu xy \end{cases} \quad x, y \geq 0.$$

Modelos Biomatemáticos – p. 2

Sistemas planos de E. D. O. de primeira ordem autónomos

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

De forma extensa

$$(*) \begin{cases} x'(t) = f(x(t), y(t)) \\ y'(t) = g(x(t), y(t)) \end{cases}$$

$$\left. \begin{array}{l} (x, y) \rightarrow f(x, y) \\ (x, y) \rightarrow g(x, y) \end{array} \right\} \text{funções reais de } (x, y) \in \mathbb{R}^2$$

Modelos Biomatemáticos – p. 3

Funções incógnitas

$$t \rightarrow x(t) \in \mathbb{R}, \quad t \rightarrow y(t) \in \mathbb{R}, \quad t \in \mathbb{R}$$

Solução de (*) é uma função

$$t \rightarrow (x(t), y(t)) \in \mathbb{R}^2$$

da variável real t (*curva parametrizada*) que satisfaz (*) num intervalo aberto I .

O conjunto

$$\{(x(t), y(t)), \quad t \in I\}$$

diz-se órbita ou trajectória do sistema

Modelos Biomatemáticos – p. 4

O correspondente Problema de Valores Iniciais toma a forma

$$(PVI) \begin{cases} x' = f(x, y) \\ y' = g(x, y) \\ (x(t_0), y(t_0)) = (x_0, y_0) \end{cases}$$

$$t_0 \in \mathbb{R}, (x_0, y_0) \in \mathbb{R}^2$$

Teorema (Existência e unicidade)

Se as funções f e g tiverem derivadas parciais contínuas em \mathbb{R}^2 então para todo o $t_0 \in \mathbb{R}$ e $(x_0, y_0) \in \mathbb{R}^2$ o (PVI) admite uma solução única

\Rightarrow duas órbitas distintas não se podem intersectar

Interpretação Geométrica

Se $t \rightarrow (x(t), y(t))$, $t \in I$ é solução de

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

e se $(x_0, y_0) = (x(t_0), y(t_0))$, $t_0 \in I$,

$$\begin{aligned} (x'(t_0), y'(t_0)) &= \\ &= (f(x(t_0), y(t_0)), g(x(t_0), y(t_0))) \Rightarrow \end{aligned}$$

o vector tangente à curva $(x(t), y(t))$
no ponto (x_0, y_0) é o vector $(f(x_0, y_0), g(x_0, y_0))$

Modelos Biomatemáticos – p. 7

A cada $(x, y) \in \mathbb{R}^2$ fica associado o vector

$$(f(x, y), g(x, y))$$

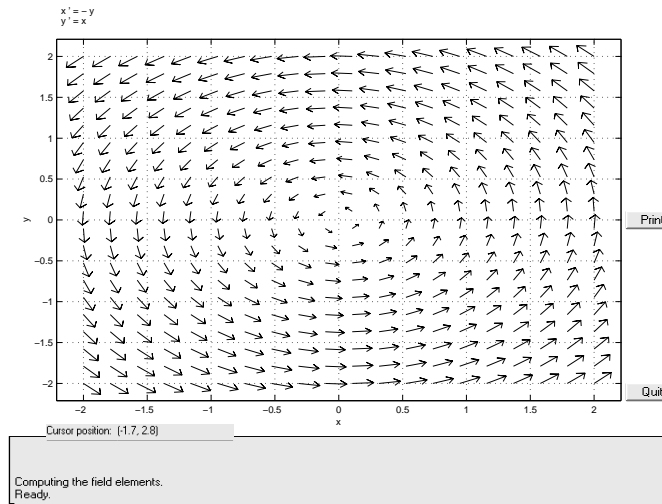
$$\text{A função } (x, y) \rightarrow F(x, y) = \begin{pmatrix} f(x, y) \\ g(x, y) \end{pmatrix}$$

diz-se campo vectorial em \mathbb{R}^2

Fazendo $X = (x, y)$ o sistema plano escreve-se em forma compacta como

$$X' = F(X)$$

Modelos Biomatemáticos – p. 8



8-1

Retrato de fase

O nosso objectivo será esboçar o campo vectorial e desenhar algumas trajectórias no plano das fases, cada uma com uma seta associada a indicar o seu sentido de percorrência ao aumentar do tempo, de forma a ter uma representação geométrica da evolução do sistema

Curvas auxiliares: nulclinas

$$x' = 0 \iff f(x, y) = 0$$

$$y' = 0 \iff g(x, y) = 0$$

Equilíbrios

$$(x_0, y_0) \in \mathbb{R}^2 : f(x_0, y_0) = g(x_0, y_0) = 0$$

Retrato de fase

A x nulclina divide o plano das fases em duas regiões, correspondentes a $x' = f(x, y) > 0$ e a $x' = f(x, y) < 0$.

Analogamente, a y nulclina divide o plano das fases em duas regiões, correspondentes a $y' = g(x, y) > 0$ e a $y' = g(x, y) < 0$

Juntando estas informações, divide-se o plano das fases em regiões nas quais é conhecido o sentido onde aponta o vector $F(x, y)$ (por exemplo: se numa região temos $f > 0$ e $g < 0$, em todos os pontos dessa região o vector F aponta para 'norte-oeste')

Retrato de fase

Em cada uma dessas regiões desenha-se um (alguns) vector (vectors) $F(x, y)$ representativo(s) do campo.

Para além disso, alguns vectores $F(x, y)$ são desenhados ao longo das nulclinas.

O esboço do campo vectorial e dos equilíbrios permite agora desenhar algumas trajectórias e entender, do ponto de vista qualitativo, algumas propriedades das soluções do sistema.

Definição

Um equilíbrio X_0 do sistema $X' = F(X)$ diz-se (localmente) estável se todas as soluções $X(t)$ com condições iniciais 'suficientemente próximas' de X_0 ficam 'próximas' de X_0 para todo o $t \geq t_0$.

Se para além disso essas soluções são tais que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = X_0$$

então X_0 diz-se (localmente) assintoticamente estável

Um equilíbrio diz-se instável se não for estável

Modelos Biomatemáticos – p. 12

Sistema Linearizado

Seja (x_0, y_0) um equilíbrio do sistema

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

Seja (z_0, w_0) uma perturbação de (x_0, y_0) (isto é, uma condição inicial 'proxima' de (x_0, y_0)).

Seja $X_1(t) = (z(t), w(t))$ a solução de $(*)$ tal que $X_1(0) = (z_0, w_0)$. Definimos *desvio* de $X_1(t)$ do equilíbrio (x_0, y_0) ao vector

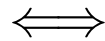
$$(u(t), v(t)) = X_1(t) - (x_0, y_0)$$

Modelos Biomatemáticos – p. 14

Da definição de desvio $(u(t), v(t))$, segue-se que

$$\begin{aligned} X_1(t) = (x_0, y_0) + (u(t), v(t)) \rightarrow (x_0, y_0) &\iff \\ &\iff (u(t), v(t)) \rightarrow (0, 0) \end{aligned}$$

(x_0, y_0) é um equilíbrio localmente
assintoticamente estável para o sistema não
linear



$$(u(t), v(t)) \rightarrow (0, 0) \text{ quando } t \rightarrow +\infty.$$

Sistema Linearizado

Observamos que se a distancia entre (x, y) e
 (x_0, y_0) for pequena

$$F(x, y) \simeq F(x_0, y_0) + DF(x_0, y_0) \begin{pmatrix} x - x_0 \\ y - y_0 \end{pmatrix}$$

onde a matriz

$$DF(x_0, y_0) = \begin{pmatrix} f_x(x_0, y_0) & f_y(x_0, y_0) \\ g_x(x_0, y_0) & g_y(x_0, y_0) \end{pmatrix}$$

diz-se *matriz Jacobiana de $F(x, y)$ no ponto*
 (x_0, y_0)

Sistema Linearizado

Portanto, é razoável pensar que se $(u(t), v(t))$ for pequeno o seu comportamento (e logo comportamento de $X_1(t)$) possa ser determinado a partir do comportamento das soluções do sistema

$$\begin{cases} z_1' = f_x(x_0, y_0)z_1 + f_y(x_0, y_0)z_2 \\ z_2' = g_x(x_0, y_0)z_1 + g_y(x_0, y_0)z_2 \end{cases}$$

que se chama

sistema linearizado em torno de (x_0, y_0)

Modelos Biomatemáticos – p. 18

Por outras palavras, podemos pensar que se $(u(t), v(t))$ for 'pequeno'

$$(u(t), v(t)) \approx (z_1(t), z_2(t))$$

e portanto

$$\begin{aligned} X_1(t) &= (x_0, y_0) + (u(t), v(t)) \approx \\ &(x_0, y_0) + (z_1(t), z_2(t)) \end{aligned}$$

onde $(z_1(t), z_2(t))$ é a solução do sistema linearizado tal que

$$\begin{aligned} (z_1(0), z_2(0)) &= (u(0), v(0)) = \\ X_1(0) - (x_0, y_0) &= (z_0, w_0) - (x_0, y_0). \end{aligned}$$

Modelos Biomatemáticos – p. 19

Duas questões

O sistema linearizado é um *sistema linear*, isto é da forma

$$X' = AX$$

onde $A \in M_2$ e $X = (x, y)$

- Quando é que as soluções de um sistema linear

$$X' = AX$$

tendem para $(0, 0)$?

- Em que casos é válida a aproximação feita linearizando o sistema em torno de um equilíbrio?

Modelos Biomatemáticos – p. 21

Sistemas lineares

$$\begin{cases} x' = f(x, y) = ax + by \\ y' = g(x, y) = cx + dy \end{cases} \quad a, b, c, d \in \mathbb{R}$$

Em forma compacta

$$X' = AX, \quad A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}, \quad X = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

$f_x = a, f_y = b, g_x = c, g_y = d$ contínuas em $\mathbb{R}^2 \Rightarrow$

o (PVI) correspondente admite solução única

Modelos Biomatemáticos – p. 22

Teorema (Equilíbrios de um sistema linear)

O sistema linear $X' = AX$ tem:

O único ponto de equilíbrio $X = 0$ se $\det A \neq 0$

Uma recta de equilíbrios se $\det A = 0$ (e A não é a matriz nula)

Definição

Um vector não nulo V_0 diz-se um *vector próprio* da matriz A se existir um λ tal que

$$AV_0 = \lambda V_0.$$

A constante λ diz-se *valor próprio* de A

Valores próprios

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \quad I = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$$

$$\det(A - \lambda I) =$$

$$= \det \begin{pmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{pmatrix} =$$

$$= \lambda^2 - \underbrace{(a + d)}_{\text{traço de A}} \lambda + \underbrace{(ad - bc)}_{\text{determinante de A}} = 0$$

Modelos Biomatemáticos – p. 25

Se λ for um valor próprio de A os correspondentes vectores próprios $V = (v_1, v_2)$ são as soluções não nulas do sistema homogéneo

$$\begin{pmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

$$\iff (a - \lambda)v_1 + bv_2 = 0$$

Modelos Biomatemáticos – p. 26

Dois vectores em $V, W \in \mathbb{R}^2$ dizem-se linearmente independentes se não apontarem no mesmo sentido ou no sentido oposto, isto é se não existir $\lambda \in \mathbb{R}$ tal que

$$V = \lambda W$$

Se $V = (v_1, v_2)$, $W = (w_1, w_2)$ então

V, W são linearmente independentes \iff

$$\det \begin{pmatrix} v_1 & w_1 \\ v_2 & w_2 \end{pmatrix} \neq 0$$

Modelos Biomatemáticos – p. 27

Teorema

Seja V_0 um vector próprio da matriz A associado ao valor próprio λ . Então a função

$$X(t) = e^{\lambda t} V_0$$

é solução do sistema $X' = AX$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \iff \lambda < 0$$

Suponhamos que A tem dois valores próprios reais $\lambda_1 \neq \lambda_2$ e vectores próprios associados V_1 e V_2

$$X_i(t) = e^{\lambda_i t} V_i, \quad i = 1, 2$$

é solução do sistema $X' = AX$

Para além disso, os vectores próprios associados $V_1 (= X_1(0))$ e $V_2 (= X_2(0))$ são linearmente independentes

Teorema (Princípio de Sobreposição)

Se $X_1(t)$ e $X_2(t)$ forem soluções do sistema $X' = AX$

então a função

$$(1) \quad X(t) = \alpha X_1(t) + \beta X_2(t) \quad \alpha, \beta \in \mathbb{R}$$

também é solução desse sistema.

Para além disso, se $X_1(0), X_2(0)$ forem vectores linearmente independentes, então (1) é a solução geral do sistema

Neste caso $X_1(t)$ e $X_2(t)$ dizem-se *soluções fundamentais* do sistema

Teorema

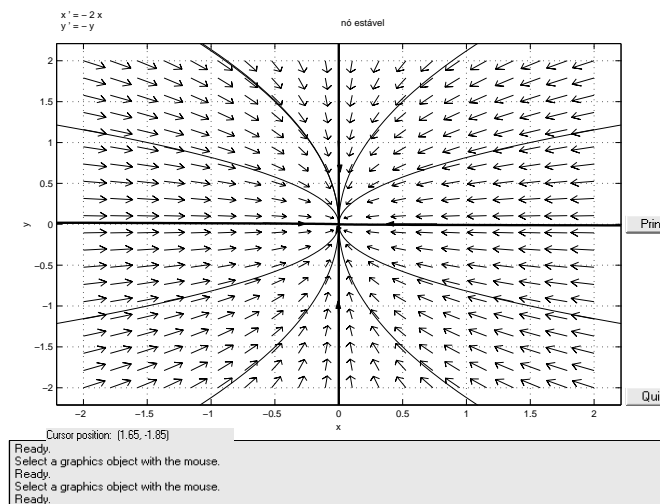
Suponhamos que A tem dois valores próprios reais $\lambda_1 \neq \lambda_2$ e vectores próprios associados V_1 e V_2 .

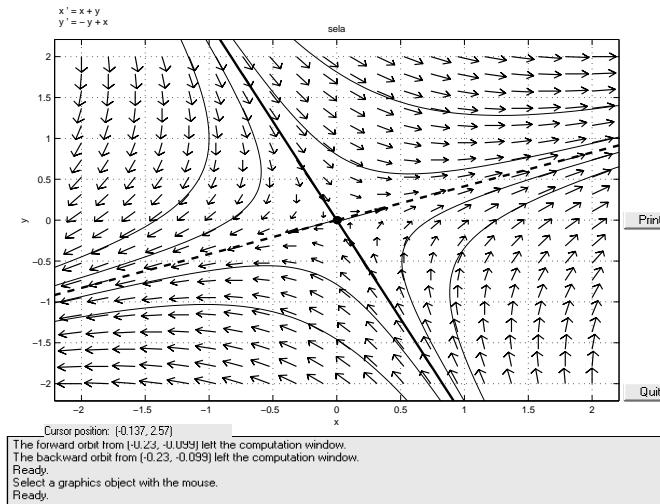
Então a solução geral do sistema linear $X' = AX$ é dada por

$$X(t) = \alpha e^{\lambda_1 t} V_1 + \beta e^{\lambda_2 t} V_2, \quad \alpha, \beta \in \mathbb{R}$$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \iff \lambda_1 < 0 \quad \lambda_2 < 0$$

Modelos Biomatemáticos – p. 31





31-2

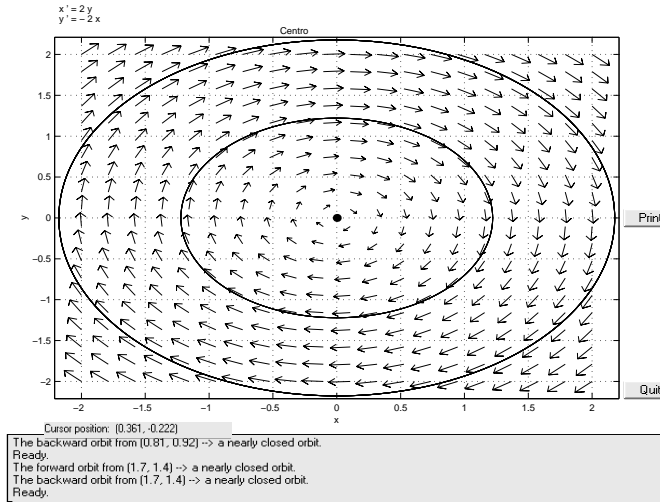
Valores próprios complexos

$$X' = AX \quad A = \begin{pmatrix} 0 & \beta \\ -\beta & 0 \end{pmatrix}$$

$$\lambda^2 + \beta^2 = 0 \Rightarrow \lambda_{1,2} = \pm i\beta$$

Solução geral

$$X(t) = c_1 \begin{pmatrix} \cos \beta t \\ -\sin \beta t \end{pmatrix} + c_2 \begin{pmatrix} \sin \beta t \\ \cos \beta t \end{pmatrix} \quad c_1, c_2 \in \mathbb{R}$$



32-1

Valores próprios complexos

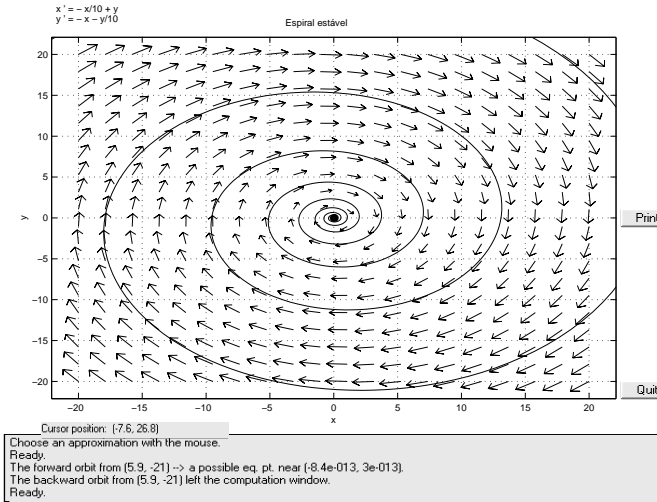
$$X' = AX \quad A = \begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ -\beta & \alpha \end{pmatrix}$$

$$\lambda^2 - 2\alpha\lambda + \alpha^2 + \beta^2 = 0 \Rightarrow \lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta$$

Solução geral

$$X(t) = c_1 e^{at} \begin{pmatrix} \cos \beta t \\ -\sin \beta t \end{pmatrix} + c_2 e^{at} \begin{pmatrix} \sin \beta t \\ \cos \beta t \end{pmatrix}$$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \iff \alpha < 0$$



33-1

Valores próprios repetidos

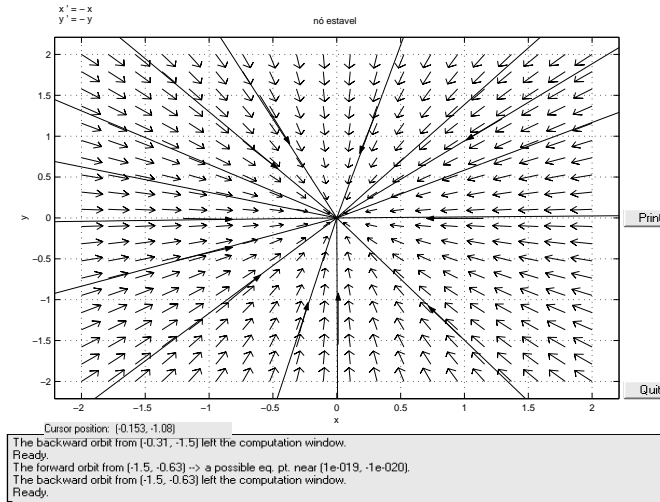
$$X' = AX \quad A = \begin{pmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix}$$

$$\lambda^2 - 2\alpha\lambda + \alpha^2 = 0 \Rightarrow \lambda_{1,2} = \alpha$$

Solução geral

$$X(t) = e^{\alpha t} \begin{pmatrix} c_1 \\ c_2 \end{pmatrix} \quad c_1, c_2 \in \mathbb{R}$$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \iff \alpha < 0$$



34-1

Valores próprios repetidos

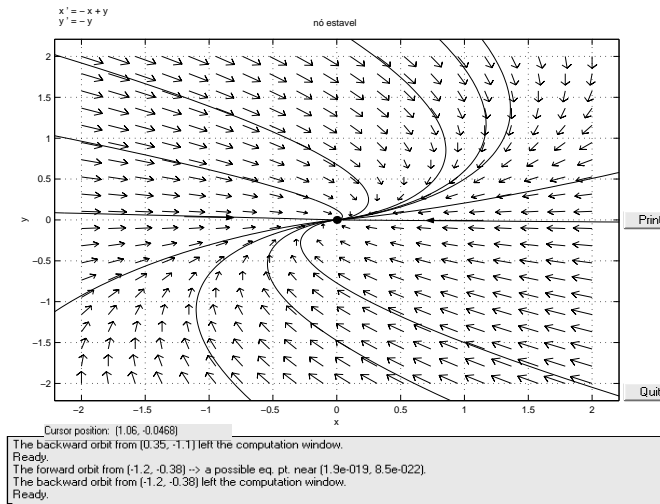
$$X' = AX \quad A = \begin{pmatrix} \alpha & 1 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix}$$

$$\lambda^2 - 2\alpha\lambda + \alpha^2 = 0 \Rightarrow \lambda_{1,2} = \alpha$$

Solução geral

$$X(t) = c_1 e^{\alpha t} \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \end{pmatrix} + c_2 e^{\alpha t} \begin{pmatrix} t \\ 1 \end{pmatrix} \quad c_1, c_2 \in \mathbb{R}$$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \iff \alpha < 0$$



35-1

Resumo

1. Valores próprios reais λ_1, λ_2 (não necessariamente distintos)

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \iff \lambda_1 < 0, \lambda_2 < 0$$

2. Valores próprios complexos conjugados
 $\lambda_{1,2} = \alpha \pm i\beta$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} X(t) = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix} \iff \alpha < 0$$

Conclusão: estabilidade de $(0, 0)$

$$\operatorname{tr} A = \lambda_1 + \lambda_2 \quad \det A = \lambda_1 \lambda_2$$

A origem de um sistema linear é (globalmente) assintoticamente estável \iff

$$\det A > 0 \quad \operatorname{tr} A < 0$$

Classificação dos sistemas lineares

$$A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \quad I = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$$

$$\det(A - \lambda I) =$$

$$= \det \begin{pmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{pmatrix} =$$

$$= \lambda^2 - \underbrace{(a + d)}_{\text{traço de A}} \lambda + \underbrace{(ad - bc)}_{\text{determinante de A}} = 0$$

$$\underbrace{\hspace{10em}}_{\text{traço de A}} \quad \underbrace{\hspace{10em}}_{\text{determinante de A}}$$

Classificação dos sistemas lineares

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}(\operatorname{tr} A \pm \sqrt{(\operatorname{tr} A)^2 - 4 \det A})$$

$$\operatorname{tr} A = \lambda_1 + \lambda_2 \quad \det A = \lambda_1 \lambda_2$$

$$\Delta = (\operatorname{tr} A)^2 - 4 \det A$$

$$\Delta < 0 \begin{cases} \operatorname{tr} A < 0 \Rightarrow X = 0 & \text{espiral estável} \\ \operatorname{tr} A > 0 \Rightarrow X = 0 & \text{espiral instável} \\ \operatorname{tr} A = 0 \Rightarrow X = 0 & \text{centro} \end{cases}$$

Modelos Biomatemáticos – p. 39

Classificação dos sistemas lineares

$$\Delta > 0 \begin{cases} \det A < 0 \Rightarrow X = 0 & \text{sela} \\ \det A > 0, \operatorname{tr} A < 0 \Rightarrow X = 0 & \text{nó estável} \\ \det A > 0, \operatorname{tr} A > 0 \Rightarrow X = 0 & \text{nó instável} \end{cases}$$

$$\Delta = 0 \begin{cases} \operatorname{tr} A < 0 \Rightarrow X = 0 & \text{nó estável} \\ \operatorname{tr} A > 0 \Rightarrow X = 0 & \text{nó instável} \end{cases}$$

Modelos Biomatemáticos – p. 40

Formas canónicas

Se $A \in M_2$ existe $P \in M_2$, *invertível* tal que

$$B = P^{-1}AP$$

toma uma das formas seguintes (*formas canónicas*):

$$\begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} \quad \begin{pmatrix} \alpha & 1 \\ 0 & \alpha \end{pmatrix} \quad \begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ -\beta & \alpha \end{pmatrix}$$

$\lambda_1, \lambda_2, \alpha, \beta \in \mathbb{R}$

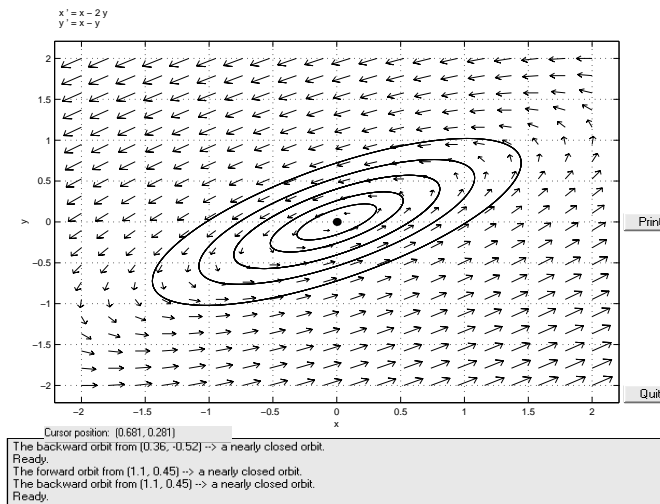
Se $Y(t)$ for solução de $Y' = BY$ então

$$X(t) = PY(t) \text{ é solução de } X' = AX$$

Retrato de fase

De forma pouco precisa,

o retrato de fase do sistema $X' = AX$ obtém-se a partir do retrato sistema $Y' = BY$ através de uma rotação e de uma dilatação



42-1

Teorema de Linearização

Sejam f e g funções $C^1(\mathbb{R}^2)$ e seja (x_0, y_0) um equilíbrio do sistema

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

Se

$$\det DF(x_0, y_0) < 0 \text{ ou}$$

$$\det DF(x_0, y_0) > 0 \text{ e } \operatorname{tr} DF(x_0, y_0) \neq 0$$

então o equilíbrio (x_0, y_0) tem as mesmas propriedades de estabilidade do que $(0, 0)$ para o sistema linearizado

Corolário

Nas hipóteses do Teorema de Linearização temos:

- $\det DF(x_0, y_0) > 0$ e $\text{tr}DF(x_0, y_0) < 0$

$\Rightarrow (x_0, y_0)$ é um equilíbrio estável

- $\det DF(x_0, y_0) < 0$ ou
 $\det DF(x_0, y_0) > 0$ e $\text{tr}DF(x_0, y_0) > 0$

$\Rightarrow (x_0, y_0)$ é um equilíbrio instável

Retrato de fase em torno de um equilíbrio

Do ponto de vista do retrato de fase *local*:

(Se f e g são $C^2(\mathbb{R}^2)$ então)

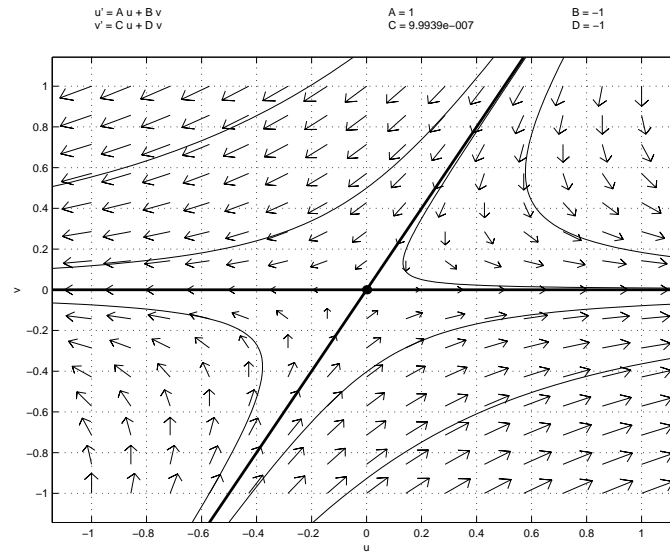
nas condições do teorema anterior, o retrato de fase do sistema não linear

em torno do equilíbrio (x_0, y_0) ' é semelhante'

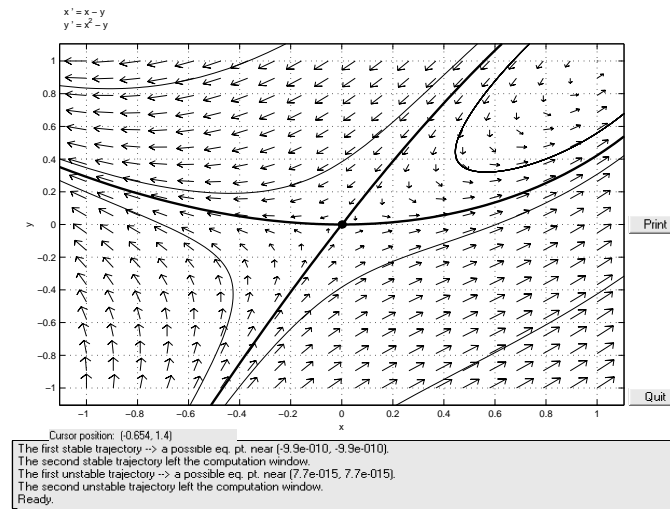
ao retrato de fase do sistema linearizado em torno do equilíbrio $(0, 0)$, isto é

$$X_1(t) = (x_0, y_0) + (u(t), v(t)) \approx (x_0, y_0) + (z_1(t), z_2(t))$$

onde $(z_1(t), z_2(t))$ é solução do sistema linearizado.



45-1



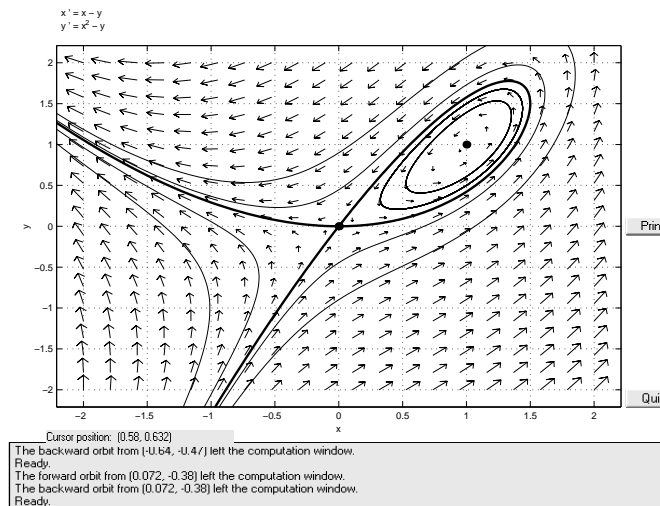
45-2

Retrato de fase em torno de um equilíbrio

Se $(0, 0)$ é uma sela, espiral (estável ou instável), nó (estável ou instável) para o sistema linearizado

então diz-se que (x_0, y_0) é uma sela, espiral (estável ou instável), nó (estável ou instável) para o sistema não linear

Modelos Biomatemáticos – p. 46



Do local ao global

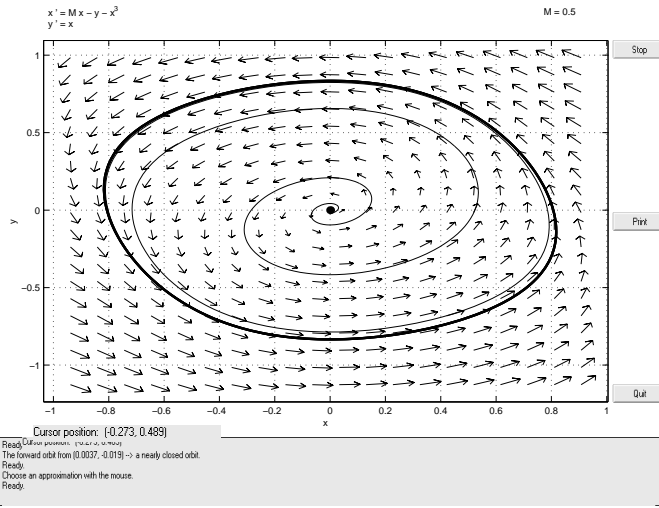
As trajectórias podem ter diversos comportamentos assintóticos ($t \rightarrow \pm\infty$).

O conjunto α -limite e o conjunto ω -limite de uma trajectória são os conjuntos de pontos que são aproximados pela trajectória quando $t \rightarrow -\infty$ e $t \rightarrow +\infty$, respectivamente

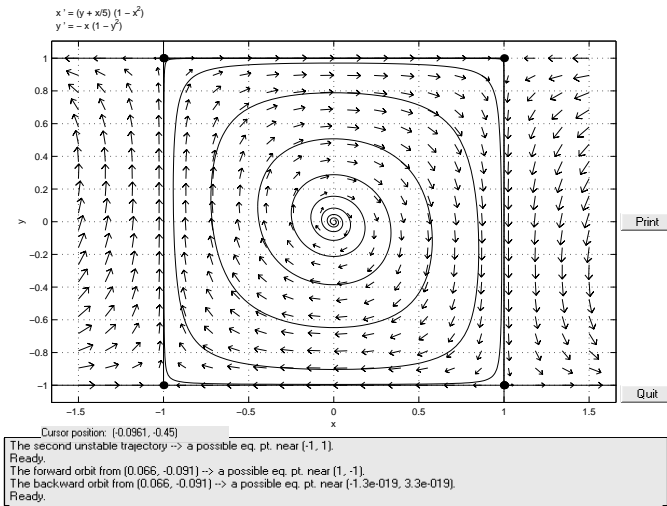
Conjuntos limite

Se uma trajectória for limitada quando $t \rightarrow +\infty$ ($t \rightarrow -\infty$) o seu conjunto ω -limite (α -limite) pode ser:

- um equilíbrio
- uma trajectória fechada. Se a própria trajectória não for fechada o seu conjunto limite diz-se *ciclo limite*
- um conjunto feito de equilíbrios e de trajectórias que os ligam (cycle-graph)



48-1



48-2

Teorema de Poincaré-Bendixson

Se para $t \geq t_0$ uma trajetória é limitada e não se aproxima de um ponto singular, então ou é uma órbita fechada ou se aproxima de uma órbita fechada quanto $t \rightarrow +\infty$.

Proposição

No interior de um ciclo (=órbita fechada) tem de haver um equilíbrio e se esse equilíbrio for único não pode ser uma sela

Modelos Biomatemáticos – p. 49

Critério de Dulac

Suponhamos que D seja uma região simplesmente conexa (= 'sem buracos') no plano e suponhamos que exista uma função $B(x, y) \in C^1(D)$ tal que a expressão

$$\frac{\partial(Bf)}{\partial x} + \frac{\partial(Bg)}{\partial y}$$

é sempre positiva ou sempre negativa em D

Então *não existem órbitas fechadas em D*

Modelos Biomatemáticos – p. 50

Modelos predador-presa gerais

$$(*) \begin{cases} x' = xf(x, y) \\ y' = yg(x, y) \end{cases}$$

f e g não são explicitamente dadas mas satisfazem algumas hipóteses gerais que são apropriadas para modelar um sistema predador-presa

A.N. Kolmogorov *Sulla teoria di Volterra sulla lotta per l' esistenza* Giorn. Inst. Ital. Attuari, **7**, 49-58 (1936)

Modelos Biomatemáticos – p. 51

O modelo presa-predador de Lotka e Volterra

Umberto D'Ancona (biólogo): observou as seguintes variações na percentagem de peixes predadores no total de peixe pescado no porto de Fiume (Mar Adriático):

Ano	Percentagem
1914	11,9
1915	21,4
1916	22,1
1917	21,2
1918	36,4
1919	27,3
1920	16,0
1921	15,9
1922	14,8
1923	10,7

Modelos Biomatemáticos – p. 52

Conjecturou que o aumento dessa percentagem estivesse relacionado com a diminuição da pesca durante a guerra.

Falou do problema ao genro, Vito Volterra (matemático) que construiu e analisou o modelo (que agora tem o seu nome) no trabalho:

(1926) *Variazioni e fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi*, Mem. acad. Sc. Lincei

Sistema predador-presa de Lotka-Volterra:

$$\begin{cases} x' = rx - \mu xy \\ y' = -dy + h\mu xy \end{cases} \quad x, y \geq 0.$$

Equilíbrios:

$$O = (0, 0), \quad \bar{P} = \left(\frac{d}{h\mu}, \frac{r}{\mu} \right)$$

Linearização

$$DF(x, y) = \begin{pmatrix} r - \mu y & -\mu x \\ h\mu y & -d + h\mu x \end{pmatrix}$$

$$DF(0, 0) = \begin{pmatrix} r & 0 \\ 0 & -d \end{pmatrix} \implies (0, 0) \text{ é um ponto de sela}$$

$$DF\left(\frac{d}{h\mu}, \frac{r}{\mu}\right) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{d}{h} \\ hr & -0 \end{pmatrix}, \quad \lambda = \pm i\sqrt{dr} \implies$$

o teorema de linearização é inconclusivo

Numa vizinhança de um ponto (x_0, y_0) onde $f(x_0, y_0) \neq 0$ uma trajectória $(x(t), y(t))$ pode ser representada como gráfico de uma função $y = y(x)$. Essa função satisfaz:

$$\begin{cases} y'(x) = \frac{g(x, y)}{f(x, y)} = \frac{y(-d + h\mu x)}{x(r - \mu y)} \\ y(x_0) = y_0, \quad x_0, y_0 > 0 \end{cases}$$

Observamos que

$$y'(x) = \frac{y(-d + h\mu x)}{x(r - \mu y)} = \left(\frac{-d}{x} + h\mu \right) \left(\frac{y}{r - \mu y} \right)$$

e logo $y(x)$ é solução de uma equação de variáveis separáveis.

A solução geral dessa equação é dada pela relação implícita:

$$r \log y - \mu y + d \log x - \mu h x = C, \quad C \in \mathbb{R}$$

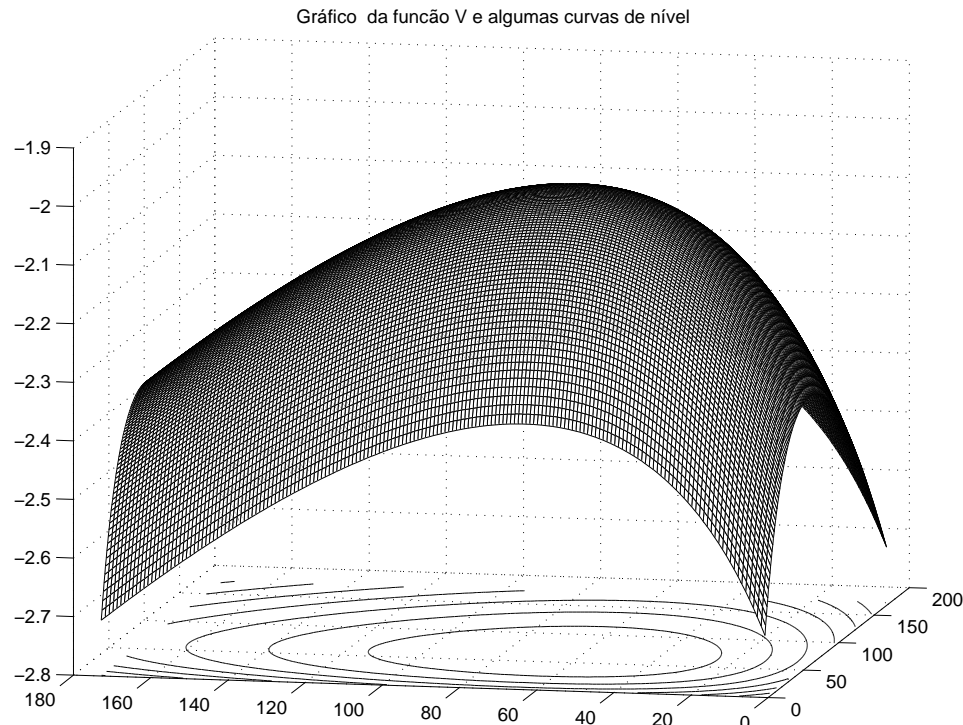
Se definirmos

$$V(x, y) := r \log y - \mu y + d \log x - \mu h x,$$

as órbitas do sistema L-V estão contidas nas curvas de nível da função V , isto é satisfazem a relação:

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

Curvas de nível de V



Modelos Biomatemáticos – p. 59

Curvas de nível de V

Em geral, pode-se provar que:

Se $C = \max V(x, y)$ a curva $V(x, y) = C$ reduz-se ao ponto de equilíbrio $\bar{P} = \left(\frac{d}{h\mu}, \frac{r}{\mu}\right)$

Se $C < \max V(x, y)$ a curva $V(x, y) = C$ intersecta a recta $y = \frac{r}{\mu}$ em dois pontos \Rightarrow as órbitas não podem ser espirais.

As órbitas não podem ser ilimitadas, visto que o valor de V sobre uma trajectória ilimitada seria ilimitado (e não poderia ficar constante $= C$).

Modelos Biomatemáticos – p. 60

Estas considerações levam-nos a concluir (informalmente!) que todas as trajectórias do sistema L-V (com a excepção do equilíbrio) são curvas fechadas que correspondem a soluções $(x(t), y(t))$ periódicas de período T (que depende da órbita).

Uma notável propriedade do sistema L-V é a seguinte:

qualquer que seja a solução periódica $(x(t), y(t))$, se denotarmos por T o seu período temos:

$$\text{número médio de presas} = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \frac{d}{h\mu},$$

$$\text{número médio de predadores} = \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{r}{\mu}$$

Uma possível resposta ao problema de D'Ancona:

o “efeito Volterra”

O efeito da pesca é o de aumentar a taxa de mortalidade per capita de predadores e presas.

O sistema altera-se da seguinte forma:

$$\begin{cases} x' = (r - \epsilon_1)x - \mu xy \\ y' = -(d + \epsilon_2)y - h\mu xy \end{cases} \quad x, y \geq 0.$$

Neste novo sistema (=em presença da pesca)

$$\bar{x} = \frac{d + \epsilon_2}{h\mu} > \frac{d}{h\mu}, \text{ aumento número médio de presas}$$

$$\bar{y} = \frac{r - \epsilon_1}{\mu} < \frac{r}{\mu}, \text{ diminuição número médio de predadores}$$

Modelos Biomatemáticos – p. 63

Efeito Volterra

Uma intervenção sobre o sistema presa-predador que aumente a taxa de mortalidade de ambas as espécies leva a um aumento do número médio de presas e a uma diminuição do número médio de predadores

Modelos Biomatemáticos – p. 64