NE449 - Tópicos Especiais em Ecologia II

Introdução aos Modelos Matemáticos em Ecologia

Marcus A. M. de Aguiar
Instituto de Física, Universidade Estadual de Campinas

Capítulo 2—Equações à Diferenças Não-Lineares

Tópicos 2.1 a 2.7

2.1 — Reconhecendo uma equação não-linear

No capítulo anterior vimos que sistemas lineares sempre possuem soluções da forma $x_n = C\lambda^n$, onde λ é uma das soluções da equação característica do problema. O comportamento do sistema é ditado pelo auto-valor dominante e há apenas três possibilidades básicas: $|\lambda| < 1$, e $x_n \to 0$; $|\lambda| > 1$, e x_n cresce indefinidamente; e o caso *crítico* $|\lambda| = 1$ onde x_n fica essencialmente constante.

Na natureza sabemos que comportamentos mais ricos ocorrem e, para descrevê-los temos que considerar equações mais complicadas. Aqui vão alguns exemplos:

$$x_{n+1} = r\,x_n(1 - x_n)$$

$$x_{n+1} = \frac{k\,x_n}{b + x_n}$$

$$x_{n+1} = x_n\,e^{-ax_n}$$

$$x_{n+1} = x_n \ln(x_n^2)$$

Qualquer tentativa de resolver essas equações com $x_n = C\lambda^n$ falha totalmente. Tente fazer isso e veja o que acontece.

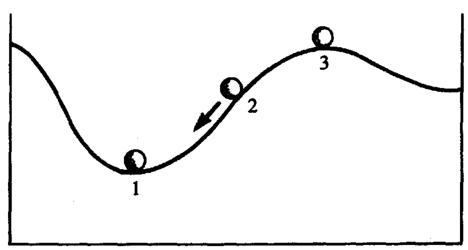
Equações lineares sempre podem ser escritas como

$$x_{n+1} = a_1 x_{n-1} + a_2 x_{n-2} + \cdots + a_m x_{n-m} + b \qquad .$$

Qualquer equação que envolva x_n^2, $x_n x_{n-1}$, $\ln(x_n)$, e^{x_n}, $\cos(x_n)$, $\frac{1}{a+x_n}$, etc é não linear. A consequência imediata é que se x_n^1 e x_n^2 são duas soluções dessas equações, $C_1 x_n^1 + C_2 x_n^2$ *não será solução*. Perdemos a propriedade de *superposição* que tínhamos com as equações lineares e vamos precisar de novos métodos de solução, incluindo métodos numéricos.

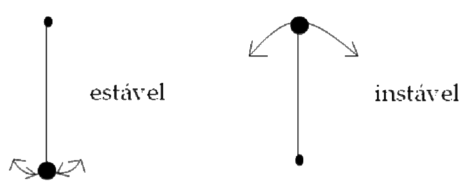
2.2 — Estados Estacionários, Estabilidade e Parâmetros Críticos

O conceito de estado estacionário é fundamental e denota a ausência de mudanças no sistema. Junto com ele vem o conceito de estabilidade, que podemos ilustrar da seguinte forma: considere uma bolinha sobre a superfície ondulada da figura abaixo



As posições 1 e 3 são de equilíbrio, mas claramente 3 é instável, pois qualquer *perturbação* sobre sua posição a fará rolar para fora dali.

Como sabemos que 1 é estável? Porque se a movermos um pouquinho ela voltará para sua posição. Outro exemplo é o pêndulo, que tem dois pontos de equilíbrio:



Uma equação não-linear de primeira ordem pode ser escrita de forma geral como

$$x_{n+1} = f(x_n)$$

e um ponto de equilíbrio, ou *ponto fixo*, é aquele que não muda, *i.e.*, onde $x_{n+1} = x_n$.

Chamando $\bar{x}$ esse ponto, ele deve satisfazer a equação

$$\bar{x} = f(\bar{x})$$

Para determinar se $\bar{x}$ é estável ou instável, temos que analisar o que acontece se deslocarmos o sistema da sua posição de equilíbrio. Basta deslocar um *pouquinho*. Assim fazemos

$$x_n = \bar{x} + x'_n$$

e, no passo seguinte, escrevemos

$$x_{n+1} = \bar{x} + x'_{n+1}$$

Se $|x'_{n+1}| > |x'_n|$ o sistema se afastou do equilíbrio e é instável. Caso contrário, se $|x'_{n+1}| < |x'_n|$ ele se aproxima do equilíbrio e é estável.

Substituindo nas equações:

$$x_{n+1} = f(x_n)$$

$$\begin{aligned} \bar{x} + x'_{n+1} &= f(\bar{x} + x'_n) \\ &\cong f(\bar{x}) + x'_n \frac{\partial f}{\partial x}\Big|_{\bar{x}}; \quad f(\bar{x}) = \bar{x} \\ &= \bar{x} + x'_n \frac{\partial f}{\partial x}\Big|_{\bar{x}} \end{aligned}$$

Ooops! O que aconteceu ali? Apareceu a derivada da função $f(x)$ calculada em $\bar{x}$. Esse é um dos preços a se pagar pelas equações não lineares. Vamos terminar o cálculo e depois vamos explicar o que isso significa.

Cancelando $\bar{x}$ dos dois lados obtemos

$$x'_{n+1} = x'_n \frac{\partial f}{\partial x}\Big|_{\bar{x}}$$

e temos nossa condição:

$$\boxed{\bar{x} \quad \text{é estável se} \quad \left| \frac{\partial f}{\partial x}\Big|_{\bar{x}} \right| < 1}$$

Exemplo 1 – Vamos considerar o sistema

$$x_{n+1} = r\,x_n(1 - x_n)\,; \qquad r > 0$$

chamado de *mapa logístico*. A função é

$$f(x) = rx(1 - x)\,.$$

Os pontos de equilíbrio são soluções de

$$\bar{x} = r\bar{x}(1 - \bar{x})$$

Uma solução é $\bar{x} = 0$. A outra solução satisfaz

$$1 = r(1 - \bar{x}) = r - r\bar{x}$$

e

$$\bar{x} = 1 - \frac{1}{r}$$

Vamos estudar a estabilidade de ambas:

(a) $\bar{x} = 0$. Fazemos

$$x_n = 0 + x'_n \quad ; \quad x_{n+1} = 0 + x'_{n+1}$$

$$0 + x'_{n+1} = r(0 + x'_n)$$

$$x'_{n+1} = rx'_n(1 - x'_n) = rx'_n - rx'^2_n$$

Como x'_n é bem pequeno, x'^2_n é ainda muito menor e pode ser desprezado. Assim

$$x'_{n+1} = rx'_n$$

e concluímos que $\overline{x} = 0$ é estável se $r < 1$ e instável se $r > 1$. O valor $r = 1$ é um "valor crítico".

(b) $\overline{x} = 1 - \dfrac{1}{r}$. Fazemos $x_n = 1 - \dfrac{1}{r} + x'_n$; $x_{n+1} = 1 - \dfrac{1}{r} + x'_{n+1}$

e obtemos

$$1 - \frac{1}{r} + x'_{n+1} = r\left(1 - \frac{1}{r} + x'_n\right)\left[1 - \left(1 - \frac{1}{r} + x'_n\right)\right]$$

$$1 - \frac{1}{r} + x'_{n+1} = r\left(1 - \frac{1}{r} + x'_n\right)\left(\frac{1}{r} - x'_n\right)$$

$$1 - \frac{1}{r} + x'_{n+1} = 1 - \frac{1}{r} + x'_n - r\left(1 - \frac{1}{r} + x'_n\right)x'_n$$

$$x'_{n+1} = x'_n - r\left(1 - \frac{1}{r}\right)x'_n - rx'^{\,2}_n$$

$$\approx x'_n\left[1 - r + 1\right] = (2 - r)x'_n$$

Assim, $\overline{x} = 1 - \dfrac{1}{r}$ é positivo somente se $r > 1$. Além disso, ele será estável se

$$1 < r < 3$$

Veja que ser $r > 3$, $|2 - r| > 1$. Então $r = 1$ e $r = 3$ são parâmetros críticos do problema.

Esse cálculo complicado que fizemos é resumido pela aproximação

$$f(\overline{x} + x'_n) \cong f(\overline{x}) + x'_n \frac{\partial f}{\partial x}\Big|_{\overline{x}} \quad .$$

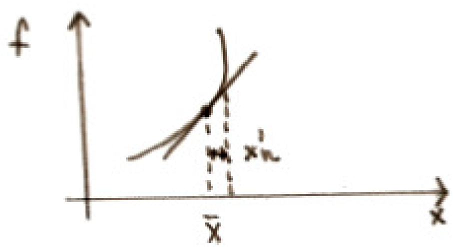
Como $f(x) = rx(1 - x) = rx - rx^2$

$$\frac{\partial f}{\partial x} = rx - 2rx$$

$$\frac{\partial f}{\partial x}\Big|_{\bar{x}=0} = r$$

$$\frac{\partial f}{\partial x}\Big|_{\bar{x}=1-1/r} = r - 2r\left(1-\frac{1}{r}\right) = 2 - r \qquad .$$

Graficamente estamos aproximando $f(x)$ nas vizinhanças de $\bar{x}$ por uma reta. O Apêndice 2.1 contém mais detalhes.



$$f(x) \cong f(\bar{x}) + a(x - \bar{x})$$
$$a = \frac{\partial f}{\partial x}\Big|_{\bar{x}}$$
$$x - \bar{x} = x'_n$$

Exemplo 2

$$x_{n+1} = \frac{k\,x_n}{b + x_n}; \qquad\qquad k,b > 0$$

Pontos fixos: $\bar{x} = \dfrac{k\bar{x}}{b+\bar{x}}$ $\qquad$ $(b+\bar{x})\bar{x} = k\bar{x}$

$$\boxed{\bar{x} = 0} \qquad \text{ou} \qquad b + \bar{x} = k \qquad \text{e} \qquad \boxed{\bar{x} = k - b}$$

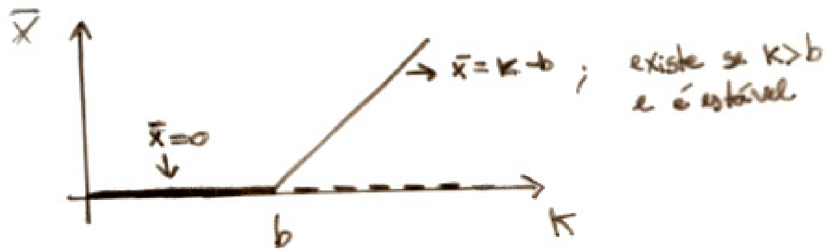
$$f(x) = \frac{kx}{b+x}$$

$$\frac{df}{dx} = \frac{k}{b+x} - \frac{kv}{(b+x)^2} = \frac{kb}{(b+x)^2}$$

Para $\bar{x} = 0$, $\qquad \dfrac{\partial f}{\partial x}\Big|_0 = \dfrac{k}{b}$ $\quad \rightarrow \quad$ estável se $\quad b > k$

Para $\bar{x} = k - b$, $\qquad \dfrac{\partial f}{\partial x}\Big|_{k-b} = \dfrac{b}{k}$ $\quad \rightarrow \quad$ estável se $\quad b < k$

Podemos construir um *diagrama de bifurcação*



Exercício: Construa o diagrama de bifurcação para o exemplo 1.

2.3 — A Equação Logística

Considere uma população com crescimento per capita α. Se $\alpha = r =$ constante, então a equação que descreve essa população é

$$y_{n+1} = r\,y_n \quad .$$

Se $r < 1$ a população se extingue e se $r > 1$ ela cresce indefinidamente. Suponha então que α depende de y e que

$$\alpha = r - d\,y$$

de forma que $\alpha \approx r$ se a população é pequena, mas diminua se $y > 0$. Quando $y = \frac{r}{d} \equiv K$ a taxa de crescimento se anula. Nesse caso pode ser estabelecido um controle populacional. Escrevendo

$$\begin{aligned} y_{n+1} &= (r - d\,y_n)\,y_n \\ &= \left(1 - \frac{y_n}{K}\right) r\,y_n \end{aligned} \quad .$$

Essa equação pode ser simplificada se definirmos

$$x_n = \frac{y_n}{K}$$

que mede a população em unidades de *K*. Assim, obtemos

$$\boxed{x_{n+1} = r\,x_n(1 - x_n)} \quad ; \qquad x_n \geq 0\,;\; r > 0$$

que é a equação logística que vimos no exemplo 1 da seção anterior.

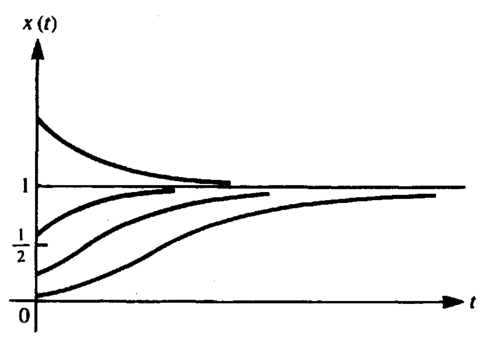
Essa equação possui uma versão contínua, descrita pela equação diferencial

$$\frac{dx}{dt} = r\,x\,(1 - x)$$

cuja solução é

$$x(t) = \frac{x(0)\,e^{rt}}{1 - x(0) + x(0)\,e^{rt}} \quad .$$

Note que $x(0) = 0$ e $x(0) = 1$ são soluções de equilíbrio dessa equação. A primeira é estável se $r < 0$ apenas, o que não faz sentido biológico. Para $r > 0$ $x = 1$ é sempre estável. Graficamente obtemos



Esse tipo de comportamento simples é bem diferente do que obtemos com a equação discreta. Já vimos que o ponto fixo $x = 1 - \frac{1}{r}$ só é estável se $1 < r < 3$. O que acontece quando $r > 3$?

Exercício: Para $r = 3.3$ e $x_0 = 0.5$, calcule (usando uma calculadora) $x_1, x_2, \ldots, x_{10}$. Você consegue identificar um padrão?

2.4 — Além de $r = 3$

Se você fez o exercício anterior, verificou que os valores de x_n não mais tendem à um ponto fixo, mas oscilam entre os valores 0.48 e 0.82 aproximadamente. Esse é um exemplo de uma *oscilação estável de período dois* ou *ciclo de período 2*.

Os valores dos dois pontos para os quais a solução converge, que chamaremos de $\bar{\bar{x}}_1$ e $\bar{\bar{x}}_2$ são tais que

$$\bar{\bar{x}}_2 = f(\bar{\bar{x}}_1)$$

$$\bar{\bar{x}}_1 = f(\bar{\bar{x}}_2)$$

i. e., um ponto leva ao outro.

Dessa forma, se aplicarmos a dinâmica duas vezes começando em $\bar{\bar{x}}_1$, voltamos a $\bar{\bar{x}}_1$. Então, $\bar{\bar{x}}_1$ é um ponto fixo dessa *dinâmica de dois passos*. Formalmente, pegamos a primeira equação acima e substituímos na segunda:

$$\bar{\bar{x}}_1 = f\big(f(\bar{\bar{x}}_1)\big)$$

Temos aqui uma *função composta* (veja o apêndice 2.3) onde, no lugar de *x* em $f(x)$ colocamos a expressão da própria $f(x)$:

$$\begin{aligned} f(x) &= r\,x(1-x) \\ f\big((f(x)\big) &= rf(x)\big(1-f(x)\big) \\ &= r\big[rx(1-x)\big]\big[1-rx(1-x)\big] \end{aligned}$$

Essa composição dá dois passos da dinâmica de uma só vez, mas é bem mais complicada. Os pontos fixos de $f\big(f(x)\big)$ são dados por

$$x = f\big(f(x)\big)$$

Vemos imediatamente que $x = 0$ é solução. Isso já era esperado, pois $x = 0$ é ponto fixo de $f(x)$ e deve permanecer $x = 0$ depois de dois passos.

Então esperamos que $x = 1 - 1/r$ também seja solução. Vamos usar esse fato:

$$
\begin{aligned}
x &= r^2 x(1-x)\left[1 - rx(1-x)\right] && \text{(cancelando } x\text{)} \\
1 &= r^2 (1-x)\left[1 - rx + rx^2\right] \\
1 &= r^2\left[1 - rx + r^2 - x + rx^2 - rx^3\right]
\end{aligned}
$$

ou

$$\boxed{rx^3 - 2rx^2 + x(1+r) - 1 + 1/r^2 = 0}$$

Esse polinômio de grau 3 pode ser reescrito como

$$(x - 1 + 1/r)\left(ax^2 + bx + c\right) = 0$$

pois para $x = 1 - 1/r$ a equação deve ser satisfeita. Vamos comparar essa equação com a anterior e descobrir *a*, *b* e *c*. Depois é só fazer

$$ax^2 + bx + c = 0$$

e determinar as soluções *não-triviais*: $\overline{\overline{x}}_1$ e $\overline{\overline{x}}_2$.

Abrindo a equação acima temos:

$$ax^3 + x^2(b - a + a/r) + x(c - b + b/r) + (-c + c/r) = 0$$

Então:

$$
\begin{aligned}
&\boxed{a = r} \\
&b - a + \frac{a}{r} = b - r + 1 = -2r \quad \rightarrow \quad \boxed{b = -r - 1} \\
&c - b + \frac{b}{r} = c + r + 1 - 1 - \frac{1}{r} = 1 + r \quad \rightarrow \quad \boxed{c = 1 + \frac{1}{r}}
\end{aligned}
$$

O termo que sobrou fica $\quad -c + \dfrac{c}{r} = -1 - \dfrac{1}{r} + \dfrac{1}{r} + \dfrac{1}{r^2} = -1 + \dfrac{1}{r^2} \quad$ como deveria ser. A equação que falta resolver é

$$rx^2 - (1+r)x + 1 + \frac{1}{r} = 0$$

cujas soluções são

$$\boxed{\bar{\bar{x}}_1, \bar{\bar{x}}_2 = \frac{r+1 \pm \sqrt{(r-3)(r+1)}}{2r}}$$

que são reais apenas se $r \geq 3$.

Para $r = 3.3$ obtemos os valores

$$\bar{\bar{x}}_1 = 0.82$$

$$\bar{\bar{x}}_2 = 0.48$$

Finalmente estudamos a estabilidade dessa solução de período 2. Como mostramos no apêndice 2.3.

$$\frac{d}{dx}\left[f\left(f(x)\right)\right] = f'(x) \cdot f'\left(f(x)\right)$$

Para $x = \bar{\bar{x}}_1$, $f(\bar{\bar{x}}_1) = \bar{\bar{x}}_2$ e obtemos

$$\begin{aligned} \frac{d}{dx}\left[f\left(f(x)\right)\right] &= f'(\bar{\bar{x}}_1) \cdot f'(\bar{\bar{x}}_2) \\ &= (r - 2r\bar{\bar{x}}_1)(r - 2r\bar{\bar{x}}_2) \end{aligned}$$

Das soluções que encontramos vemos que

$$\left.\begin{aligned} 2r\bar{\bar{x}} &= r + 1 \pm \sqrt{(r-3)(r+1)} \\ r - 2r\bar{\bar{x}} &= -1 \pm \sqrt{(r-3)(r+1)} \end{aligned}\right. \quad (+ \text{ para } \bar{x}_1; - \text{ para } \bar{x}_2)$$

$$\begin{aligned} (r - 2r\bar{\bar{x}}_1)(r - 2r\bar{\bar{x}}_2) &= \left(-1 - \sqrt{(r-3)(r+1)}\right)\left(-1 + \sqrt{(r-3)(r+1)}\right) \\ &= 1 - (r-3)(r+1) \end{aligned}$$

Para $r = 3.3$ obtemos $1 - 1.29 = -0.29$, que tem módulo menor que 1 e é estável. Para $r = 3.5$, no entanto obtemos -1.25 que já é instável. Para encontrarmos o valor máximo de r para o qual o ponto de período 2 é estável fazemos

$$1-(r-3)(r+1)\equiv -1$$

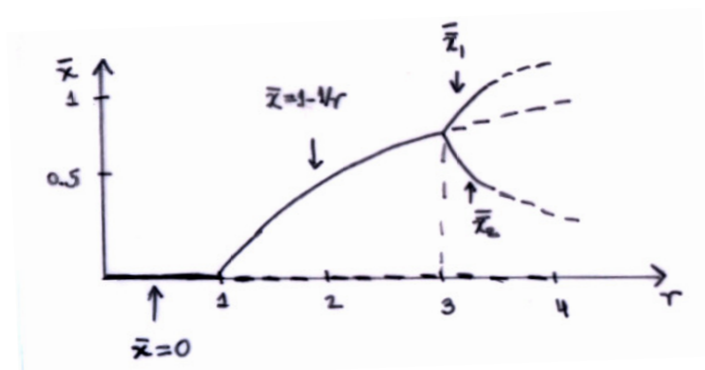
o que resulta $$r^2-2r-5=0$$ e

$$r=+1\pm\frac{1}{2}\sqrt{4+20}=1+\sqrt{6}\quad \text{ou}$$

$$r_{\max}=3.4495 \quad .$$

Exercício: construa um gráfico de bifurcação com essas informações.

Solução

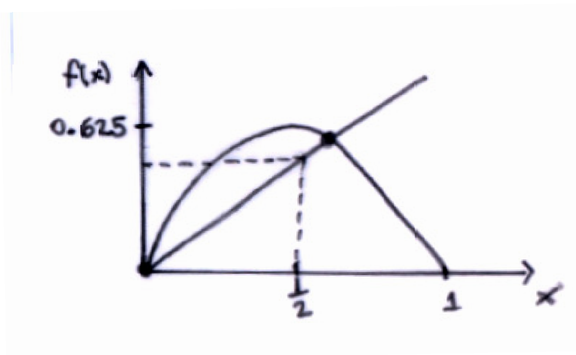


2.5 — Métodos Gráficos

Parte dos resultados que vimos nas seções passadas podem ser visualizados desenhando-se a função $f(x)$ responsável pela dinâmica. Vamos ilustrar o procedimento com a equação logística

$$x_{n=1}=f(x_n)$$
$$f(x)=rx(1-x)$$

O gráfico de $f(x)$ para $r=2.5$



que é uma parábola com máximo em $x = 1/2$ e $f(1/2) = 1/2$. A reta auxiliar está a 45°, representando a função $g(x) = x$. Os pontos onde

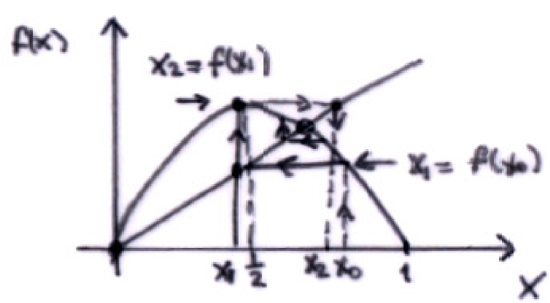
$$f(x) = g(x)$$

são aqueles onde

$$rx(1 - x) = x$$

e são pontos fixos do problema, indicados por círculos.

A dinâmica de uma condição inicial x_0 qualquer também pode ser visualizada no gráfico. O próximo ponto é $x_1 = f(x_0)$ e é obtido levando o ponto x_0 verticalmente até $f(x)$. Para trazer esse ponto de volta ao eixo x usamos a reta auxiliar, pois $g(x_1) = x_1$:

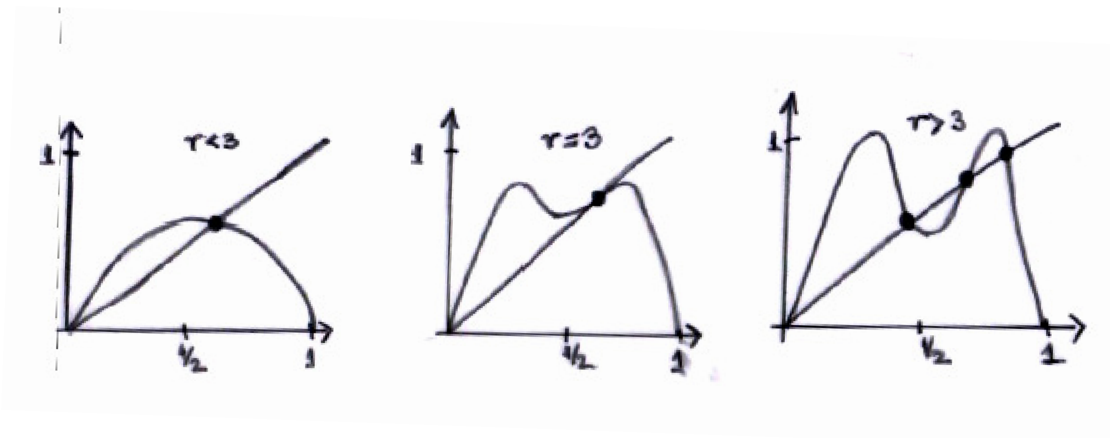


Obtido x_1, vamos até $x_2 = f(x_1)$ e o rebatemos de volta ao eixo x. A sequência mostra que a *órbita* de x_0 vai se aproximando do ponto fixo.

O mesmo procedimento pode ser feito para o sistema

$$x_{n+2} = f(f(x_n))$$
$$= r[rx(1-x)][1-rx(1-x)]$$

que corresponde à duas iterações (dois passos) do sistema original. As figuras abaixo mostram $f(f(x))$ para valores de $r<3$; $r=3$; $r>3$:



Quando $r=3$ a reta $g(x)=x$ tangencia ao ponto fixo marcado com o círculo. A partir desse ponto podem-se identificar três pontos fixos onde só havia um. O ponto fixo central corresponde ao original, que ficou instável. Os outros dois são $\overline{\overline{x}}_1$ e $\overline{\overline{x}}_2$, que calculamos anteriormente.

Exercício: desenhe a órbita do ponto $x_0 = 0.75$ para $r = 3.2$. O que você espera que aconteça nesse caso?

Conforme *r* aumenta novos pontos fixos de ordem maior aparecem, até que, para $r \geq 3.7$ a dinâmica fica extremamente complicada, sem padrões facilmente reconhecíveis. Dizemos que a dinâmica é caótica quando as órbitas de duas condições iniciais muito próximas se afastam rapidamente uma da outra.

Exercício: Calcule os 10 primeiros pontos para $x_0 = 0.7$ e $x_0 = 0.71$; para $r = 2.5$ e para $r = 3.9$. Compare as duas sequências.

Exercício: Calcule os pontos fixos e estude a estabilidade dos sistemas

$$x_{n+1} = \sqrt{x_n}$$

$$x_{n+1} = x_n^2$$

2.6 — Sistemas de Equações Não-Lineares

Sistemas com duas variáveis podem ser escritos como

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= f(x_n, y_n) \\ y_{n+1} &= g(x_n, y_n) \end{aligned}$$

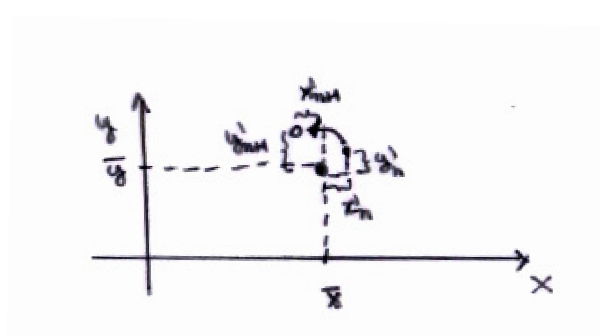
e analogamente para mais variáveis. A metodologia de estudo dessas equações é similar à que utilizamos para uma única equação:

(A) Procuramos os pontos fixos dados por

$$\begin{aligned} x &= f(x, y) \\ y &= f(x, y) \end{aligned}$$

A solução dessas equações nem sempre é fácil.

(B) Se $(\overline{x}, \overline{y})$ corresponde a um ponto fixo, estudamos sua estabilidade considerando pequenas perturbações e vendo se elas se afastam do ponto fixo ou se re-aproximam dele:



Fazemos $\begin{aligned} x_n &= \overline{x} + x'_n \\ y_n &= \overline{y} + y'_n \end{aligned}$ e $\begin{aligned} x_{n+1} &= \overline{x} + x'_{n+1} \\ y_{n+1} &= \overline{y} + y'_{n+1} \end{aligned}$

Temos agora que monitorar duas quantidades, x' e y'. Como fazer isso?

$$\bar{x} + x'_{n+1} = f(\bar{x} + x'_n, \bar{y} + y'_n)$$
$$y + x'_{n+1} = g(\bar{x} + x'_n, \bar{y} + y'_n)$$

Como as funções *f* e *g* são funções de duas variáveis, temos que derivar em relação à ambas:

$$\bar{x} + x'_{n+1} \approx f(\bar{x}, \bar{y}) + \frac{\partial f}{\partial x} x'_n + \frac{\partial f}{\partial y} y'_n$$
$$\bar{y} + y'_{n+1} \approx g(\bar{x}, \bar{y}) + \frac{\partial g}{\partial x} x'_n + \frac{\partial g}{\partial y} y'_n$$

Usando que $\bar{x} = f(\bar{x}, \bar{y})$, $\bar{y} = g(\bar{x}, \bar{y})$ e definindo

$$a_{11} = \frac{\partial f}{\partial x} \qquad a_{12} = \frac{\partial f}{\partial y}$$
$$a_{21} = \frac{\partial g}{\partial x} \qquad a_{22} = \frac{\partial g}{\partial y}$$

(veja que todas as derivadas são calculadas em x' e y') obtemos

$$x'_{n+1} = a_{11} x'_n + a_{12} y'_n$$
$$y'_{n+1} = a_{12} x'_n + a_{22} y'_n$$

que é um sistema linear! Usando a notação vetorial

$$\mathbf{w} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}; \qquad \mathbf{A} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{w}_{n+1} = \mathbf{A}\mathbf{w}_n$$

As soluções desse sistema são da forma $C\lambda^n$. Se $|\lambda| < 1$ a solução tende a zero e o ponto fixo $(\bar{x}, \bar{y})$ será estável. Se $|\lambda| > 1$ as perturbações crescem e $(\bar{x}, \bar{y})$ será instável.

Os autovalores são determinados resolvendo

$$\det(\mathbf{A}\text{-}\lambda) = 0 \qquad\qquad \text{ou}$$

$$\lambda^2 - \beta\lambda + \gamma = 0$$

onde

$$\beta = a_{11} + a_{22}$$
$$\gamma = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$$

2.7 — Critério de estabilidade para $n = 2$

No caso de duas equações não-lineares, a equação de autovalores tem solução

$$\lambda_{\pm} = \frac{\beta \pm \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2}$$

supondo que $\beta > 0$. Então a maior raiz é λ_+ e queremos que

$$\lambda_+ = \frac{\beta}{2} + \frac{1}{2}\sqrt{\beta^2 - 4\gamma} < 1$$

onde supomos λ_+ real. Para que isso ocorra devemos ter, primeiro,

$$\frac{\beta}{2} < 1, \quad \text{ou} \quad \beta < 2$$

Se isso ocorrer, ainda devemos ter

$$\frac{1}{2}\sqrt{\beta^2 - 4\gamma} < 1 - \frac{\beta}{2}$$

ou

$$\frac{1}{4}\left(\beta^2 - 4\gamma\right) < 1 - \beta + \frac{\beta^2}{4}$$

$$-\gamma < 1 - \beta \qquad \Rightarrow \qquad \beta < 1 + \gamma$$

Combinando com a condição anterior obtemos

$$\boxed{2 > 1 + \gamma > \beta}$$

Exercício: Repita o cálculo para $\beta < 0$ e mostre que, em geral, a condição de estabilidade é

$$2 > 1 + \lambda > |\beta|$$

Exemplo: Considere o sistema hospedeiro-parasitóide

$$H_{t+1} = FH_t\left(1 + \frac{aP_t}{k}\right)^{-k}$$
$$P_{t+1} = H_t - \frac{H_{t+1}}{F}$$

com *a*, *F*, *k* positivos. Encontre os pontos fixos e determine sua estabilidade. (problema 11 do livro).

$$\begin{cases} H = FH\left(1 + \dfrac{aP}{k}\right)^{-k} \\ P = H - \dfrac{H}{F} \end{cases}$$

$H = P = 0$ é uma solução. Se $H \neq 0$ então a primeira equação fica

$$1 = F\left(1 + \frac{aP}{k}\right)^{-k}$$

$$\left(1+\frac{aP}{k}\right)^{k}=F \qquad \Rightarrow \qquad \overline{P}=\frac{k}{a}\left(F^{1/k}-1\right)$$

que existe se $\boxed{F>1}$.

Da segunda equação obtemos

$$H\left(1-F^{-1}\right)=P \qquad \Rightarrow \qquad \boxed{\overline{H}=\left(\frac{F}{F-1}\right)\frac{k}{a}\left(F^{1/k}-1\right)}$$

Chamando

$$f(H,P)=FH\left(1+\frac{aP}{k}\right)^{-k}$$
$$g(H,P)=H-H\left(1+\frac{aP}{k}\right)^{-k}$$

temos, para o ponto não-trivial,

$$a_{11}=\frac{\partial f}{\partial H}\Big|_{\overline{H},\overline{P}}=F\left(1+\frac{a\overline{P}}{k}\right)^{-k}=1$$

$$a_{12}=\frac{\partial f}{\partial P}\Big|_{\overline{H},\overline{P}}=-kF\overline{H}\left(1+\frac{a\overline{P}}{k}\right)^{-k-1}\frac{a}{k}=\frac{-\overline{H}a}{1+a\overline{P}/k}=$$
$$=-a\left(\frac{F}{F-1}\right)\frac{k}{a}\left(F^{1/k}-1\right)\frac{1}{F^{1/k}}=\frac{-kF}{(F-1)}\frac{F^{1/k}-1}{F^{1/k}}$$

$$a_{21}=\frac{\partial g}{\partial H}\Big|_{\overline{H},\overline{P}}=1-\left(1+\frac{a\overline{P}}{k}\right)^{-k}=1-\frac{1}{F}=\frac{F-1}{F}$$

$$a_{22}=\frac{\partial g}{\partial P}\Big|_{\overline{H},\overline{P}}=\frac{k}{F-1}\frac{F^{1/k}-1}{F^{1/k}}$$

$$\beta=a_{11}+a_{22}= \quad 1+\frac{k}{(F-1)}\frac{F^{1/k}-1}{F^{1/k}}$$

$$\gamma = \frac{k}{(F-1)}\frac{F^{1/k}-1}{F^{1/k}} + \frac{F-1}{F}\frac{kF}{F-1}\frac{F^{1/k}-1}{F^{1/k}}$$
$$= k\frac{F^{1/k}-1}{F^{1/k}}\left[\frac{1}{F-1}+1\right] = k\left(\frac{F^{1/k}-1}{F^{1/k}}\right)\left(\frac{F}{F-1}\right)$$

A estabilidade vai depender dos valores de k e F. Para o ponto $\overline{H} = \overline{P} = 0$ obtemos

$$a_{11} = F$$
$$a_{12} = a_{21} = a_{22} = 0$$

que é estável para $F < 1$. O parâmetro crítico $F = 1$ corresponde a um ponto de bifurcação.

Exemplo: Nível de CO_2 no sangue e volume de ventilação

Esse é um exemplo bastante completo que aparece no capítulo do livro, no problema 1.18 e 2.17. Chamemos

C_n = concentração de CO_2 no sangue na n-ésima respiração

m = taxa constante de produção de CO_2 pelo metabolismo

V_n = volume de ar na respiração n

$L(C_n, V_n)$ = quantidade de CO_2 eliminado na respiração n

$T(C_n)$ = volume de respiração $n + 1$ devido a quantidade C_n de CO_2 no sangue

As equações dinâmicas são:

$$C_{n+1} = \underbrace{C_n}_{CO_2 \text{ que havia}} - \underbrace{L(C_n, V_n)}_{\text{parte eliminada}} + \underbrace{m}_{\text{parte produzida}}$$

$$V_{n+1} = T(C_n)$$

Modelo 1 — Linear

Vamos supor que

$$\begin{aligned} L(C_n, V_n) &= \beta V_n \\ T(C_n) &= \alpha C_n \end{aligned}$$

Nesse caso

$$\begin{cases} C_{n+1} = C_n - \beta V_n + m \\ V_{n+1} = \alpha C_n \end{cases}$$

ou

$$C_{n+1} = C_n - \alpha \beta C_{n-1} + m$$

que ainda pode ser re-escrita como

$$\boxed{C_{n+1} - C_n + \alpha \beta C_{n-1} = m}$$

Essa é uma equação linear não-homogênea, pois $m \neq 0$. A solução geral de uma equação do tipo

$$C_{n+1} + AC_n + BC_{n-1} = D$$

(com A, B, D constantes) é

$$C_n = A_1 \lambda_+^n + A_2 \lambda_-^n + \frac{D}{1 + A + B}$$

onde $\lambda_\pm$ são soluções da equação homogênea

$$\lambda^2 + A\lambda + B = 0\,.$$

Para provar, basta substituir C_n na equação:

$$\left[A_1\lambda_+^{n+1} + A_2\lambda_-^{n+1} + \frac{D}{1+A+B}\right] + A\left[A_1\lambda_+^{n} + A_2\lambda_-^{n} + \frac{D}{1+A+B}\right]$$
$$+ B\left[A_1\lambda_+^{n-1} + A_2\lambda_-^{n-1} + \frac{D}{1+A+B}\right] =$$

$$\frac{A_1}{\lambda_+^{n+1}}\left[\lambda_+^2 + A\lambda_+ + B\right] + \frac{A_2}{\lambda_-^{n-1}}\left[\lambda_-^2 + A\lambda_- + B\right] + \frac{D}{1+A+B}\left[1 + A + B\right] = D$$

pois $\quad \lambda_+^2 + A\lambda_+ + B = 0$ e $\quad \lambda_-^2 + A\lambda_- + B = 0$.

No nosso caso a equação homogênea é

$$\lambda^2 - \lambda + 2\beta = 0$$

$$\lambda_\pm = \frac{1}{2}\left[1 \pm \sqrt{1 - 4\alpha\beta}\right]$$

Então temos:

(a) se $4\alpha\beta < 1$

λ_+ e λ_- são reais e ambos menores que 1. Portanto, λ_+^n e λ_-^n tendem a zero e

$$C_n \to \frac{m}{\alpha\beta}$$

(b) se $4\alpha\beta > 1$

λ_+ e λ_- são complexos da forma

$$\lambda_\pm = \frac{1}{2} \pm \frac{i}{2}\sqrt{4\alpha\beta - 1} = re^{\pm i\theta}$$

$$r = \sqrt{\alpha\beta} \qquad \text{e} \qquad \mathrm{tg}\,\theta = \sqrt{4\alpha\beta - 1}$$

As soluções oscilam e tendem à $\dfrac{m}{\alpha\beta}$ se $r<1$. Se $r>1$, *i.e.*, se $\alpha\beta>1$ as soluções crescem indefinidamente.

Modelo 2 — Não-Linear

Vamos agora supor que $L(C_n, V_n) = \beta V_n C_n$. Nesse caso a equação muda para

$$\begin{aligned} C_{n+1} &= C_n - \beta V_n C_n + m \\ V_{n+1} &= \alpha C_n \end{aligned}$$

ou

$$\boxed{C_{n+1} = C_n - \alpha\beta C_n C_{n-1} + m}$$

O estado de equilíbrio ocorre quando

$$C_{n-1} = C_n = C_{n+1} \equiv \overline{C}$$

i.e.,

$$\overline{C} = \overline{C} - \alpha\beta\overline{C}^2 + m$$

ou

$$\overline{C} = \sqrt{\frac{m}{\alpha\beta}}$$

Para estudar a estabilidade fazemos

$$C_n = \overline{C} + x_n, \qquad x_n \text{ pequeno.}$$

Substituindo na equação e desprezando termos de x_n^2:

$$\overline{C} + x_{n+1} = \overline{C} + x_n - \alpha\beta(\overline{C} + x_n)(\overline{C} + x_{n-1}) + m$$

ou

$$x_{n+1} = x_n - \alpha\beta\overline{C}(x_n + x_{n-1})$$

veja que $-\alpha\beta\overline{C}^2 + m = 0$. Re-escrevendo como

$$x_{n+1} - x_n(1 - \alpha\beta\overline{C}) + \alpha\beta\overline{C}x_{n-1} = 0$$

obtemos a seguinte equação característica:

$$\lambda^2 - \lambda(1 - \alpha\beta\overline{C}) + \alpha\beta\overline{C} = 0\,.$$

O critério de estabilidade na página ?? diz que se

$$2 > 1 + \alpha\beta\overline{C} > \left|1 - \alpha\beta\overline{C}\right|$$

a solução será estável. Isso implica que

$$0 < \alpha\beta\overline{C} < 1 \qquad \text{ou}$$

$$\boxed{0 < \alpha\beta m < 1}$$

Modelo 3

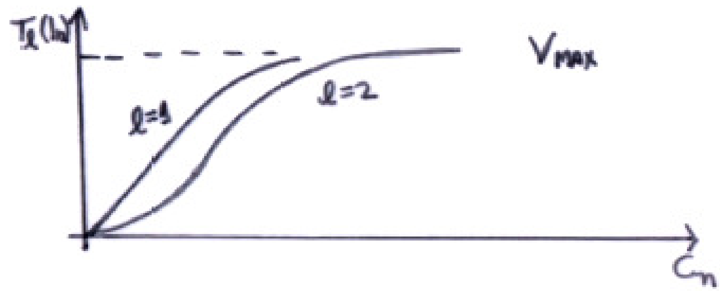
Suponha agora que

$$T_l(C_n) = \frac{C_n^l V_{\max}}{K^l + C_n^l}$$

onde l = inteiro e K = constante positiva. Para $l = 0$

$$T_0(C_n) = \frac{V_{\max}}{2} = \text{const.}$$

Para $l = 1, 2, \ldots$ etc., obtemos o seguinte comportamento:



A equação para C_n fica

$$C_{n+1} = C_n - \frac{\beta C_n C_{n-1}^l V_{\max}}{K^l + C_{n-1}^l} + m\,.$$

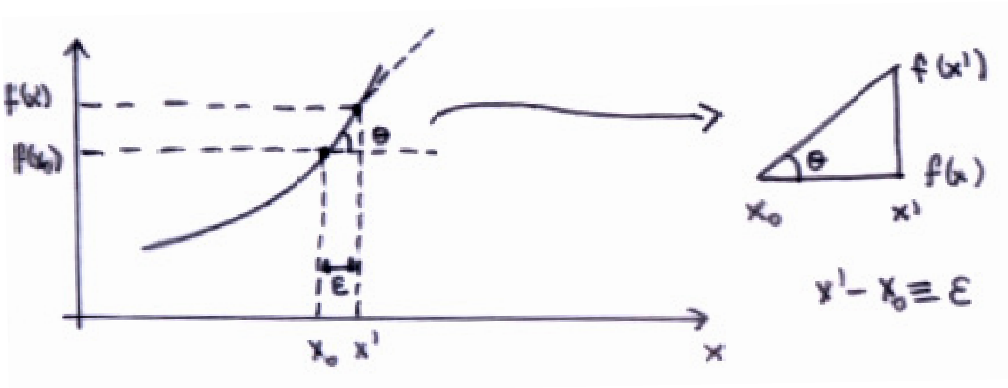
Mostre que o equilíbrio $\overline{C}$ é determinado pela equação

$$\beta V_{\max} \overline{C}^{\,l+1} = m\left(\overline{C}^{\,l} + K^l\right)$$

e resolva a equação para $l = 0$ e $l = 1$.

Apêndice 2.1 — Derivada de uma função

Considere uma função suave como na figura abaixo. Para x' próximo de x_0 podemos aproximar $f(x)$ por uma reta.



A derivada de $f(x)$ no ponto x_0 é a tangente do ângulo θ que essa reta faz com o eixo de x:

$$\left.\frac{df}{dx}\right|_{x_0} \equiv f'(x_0) = tg\theta = \frac{f(x') - f(x_0)}{x' - x_0} = \frac{f(x_0 - \varepsilon) - f(x_x)}{\varepsilon}$$

onde devemos considerar ε bem pequeno, de forma que ε^2 (ou potências maiores) possam ser desprezados.

Veja que isso nos dá

$$f'(x_0) = \frac{f(x') - f(x_0)}{x' - x_0} \qquad \text{ou}$$

$$f(x') = f(x_0) + (x' - x_0) f(x_0)$$

que é a equação da reta que procuramos. Re-escrevendo:

$$f(x_0 + \varepsilon) = f(x_0) + \varepsilon f'(x_0)$$

Apêndice 2.2 — Derivadas importantes

(A) $f(x) = x^2$

$$f'(x_0) = \frac{(x_0+\varepsilon)^2 - x_0^2}{\varepsilon} = \frac{x_0^2 + 2x_0\varepsilon - x_0^2}{\varepsilon} = 2x_0$$

(jogamos fora ε^2; faremos o mesmo abaixo)

(B) $f(x) = x^3$

$$f'(x_0) = \frac{(x_0+\varepsilon)^3 - x_0^3}{\varepsilon} = \frac{x_0^3 + 3x_0^2\varepsilon - x_0^3}{\varepsilon} = 3x_0^2$$

(C) $f(x) = x^n$

$$f'(x_0) = \frac{(x_0+\varepsilon)^n - x_0^n}{\varepsilon} = \frac{x_0^n + n\varepsilon x_0^{n-1} - x_0^n}{\varepsilon} = nx_0^{n-1}$$

(D) $f(x) = \sin x$

$$f'(x_0) = \frac{\sin(x_0+\varepsilon) - \sin x_0}{\varepsilon} = \frac{\sin x_0 \cos\varepsilon + \sin\varepsilon \cos x_0 - \sin x_0}{\varepsilon}$$

para ε pequeno $\sin\varepsilon \approx \varepsilon$ e $\cos\varepsilon \approx \varepsilon$. Assim,

$$f'(x_0) = \cos x_0$$

(E) $f(x) = \cos x$, $\qquad f'(x) = -\sin x$

(F) $f(x) = e^{\alpha x}$, $\qquad f'(x) = \alpha e^{\alpha x}$

Apêndice 2.3 — Funções Compostas e suas Derivadas

Sejam $f(x) = x^2$

$$g(x) = \frac{1}{1+x}$$

$$h(x) = \sin x$$

Então $g(f(x)) = \frac{1}{1+x^2}$

$$f(g(x)) = \left(\frac{1}{1+x}\right)^2$$

$$g(h(x)) = \frac{1}{1+\sin x}$$

$$f(h(x)) = (\sin x)^2$$

A derivada de $f(g(x))$ é: $\frac{d}{dx}[f(g(x))] = \frac{\partial f}{\partial x}\Big|_{g(x)} \cdot \frac{\partial g}{\partial x}\Big|_{x}$

Prova:

$$\frac{d}{dx}[f(g(x))] = \frac{f(g(x+\varepsilon)) - f(g(x))}{\varepsilon}$$
$$= \frac{f(g(x)+\varepsilon g'(x)) - f(g(x))}{\varepsilon}$$

Chamando $g(x) = y$ e $\varepsilon g'(x) = \varepsilon'$

$$f(g(x)+\varepsilon g'(x)) = f(y+\varepsilon') = f(y) + \varepsilon' f'(y)$$
$$= f(g(x)) + \varepsilon g'(x) f'(g(x))$$

Substituindo na derivada temos

$$\frac{d}{dx}[f(g(x))] = g'(x) f'(g(x)) \quad .$$