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 4 — Modelos Contínuos

Tópicos 4.1 a 4.9

4.1 — Introdução e motivação: crescimento de microorganismos

Os modelos que vimos nos três capítulos anteriores trataram o crescimento de populações de forma discreta, a cada geração. Em alguns casos, no entanto, o número de indivíduos é tão grande que não é necessário sabermos exatamente o tamanho da população. Por exemplo, 1.587.845 indivíduos podem ser descritos como 1.590.000 sem maiores problemas. Nesse caso também é frequente que mortes e nascimentos ocorram de maneira quase constante, de modo que uma descrição da população a cada geração pode não ser adequada.

Modelos a tempo contínuo são construídos genericamente da seguinte forma: suponha que observamos a população em dois instantes de tempo próximos, t e $t+\Delta t$. Se a população cresce a uma taxa constante K, então podemos escrever

$$N(t+\Delta t) = N(t) + KN(t)\Delta t$$

onde, K = taxa de reprodução por unidade de tempo
= número de filhos por indivíduos por unidade de tempo

Dessa forma,

$K\Delta t N(t)$ = número de filhos gerados por toda população no intervalo Δt.

Exemplo: $K = 3$ filhos/ ano. Se a população é de 1000 indivíduos, calcule o crescimento populacional em 1 mês. Resposta: um mês é 1/12 de um ano. Então, $KN\Delta t = 3\times 1000\times 1/12 = 250$.

Em um único dia o crescimento médio da população é de $3 \times 1000 \times 1/365 \cong 8.2$.

Em uma hora, $3 \times 1000 \times 1/8760 = 0.34$.

Esses números devem ser entendidos como médias. É claro que não pode nascer 0.34 indivíduos por hora, mas a cada 3 horas esperamos que um indivíduo tenha nascido.

Nesse espírito, podemos voltar à equação

$$N(t+\Delta t) = N(t) + KN(t)\Delta t$$

e temos o limite de Δt pequeno:

$$\lim_{\Delta t \to 0} \frac{N(t+\Delta t) - N(t)}{\Delta t} = KN(t)$$

que é a definição da derivada

$$\boxed{\frac{dN}{dt} = KN}$$

Essa *equação diferencial* expressa uma relação entre $N(t)$ e sua derivada. Resolver uma equação diferencial significa encontrar a função $N(t)$ que satisfaz essa relação.

Nesse caso, a solução é simples

$$N(t) = N_0 e^{Kt}$$

pois

$$\frac{dN}{dt} = KN_0 e^{Kt} = KN$$

A população cresce exponencialmente. Quanto tempo leva para que a população dobre de tamanho? Para isso precisamos obter τ_2 tal que

$$N(t+\tau_2) = 2N(t)$$
$$N_0 e^{K(t+\tau_2)} = 2N_0 e^{Kt}$$
$$e^{K\tau_2} = 2 \qquad \Rightarrow \qquad \boxed{\tau_2 = \frac{\ln 2}{K}}$$

Vemos que essa descrição é bastante similar àquela que vimos no capítulo 1 para o crescimento celular (equação (3) da página ??) onde

$$M_n = a^n M_0$$

dava o número de células na geração com taxa de crescimento a. No modelo contínuo a população é multiplicada por a a cada intervalo

$$\tau_2 = \frac{\ln a}{K} \quad .$$

As dificuldades em construir e resolver modelos descritos por equações diferenciais são similares àquelas que encontramos nos modelos discretos. Nesse capítulo, vamos abordar esses problemas.

<u>Comentários importantes</u> :

1 – O modelo $\frac{dN}{dt} = KN$ não pode ser realista, pois a população não pode crescer indefinidamente.

2 – Se a taxa de crescimento varia com o tempo (por sazonalidade ou por outros motivos) então o problema

$$\frac{dN}{dt} = K(t)N(t)$$

tem solução

$$N(t) = N_0 e^{\int_0^t K(s)ds} \quad .$$

Para provar que essa é a solução correta precisamos do "teorema fundamental do cálculo" que diz que se $$F(x) = \int_{x_0}^{x} f(s)ds$$

então $$\frac{dF}{dx} = f(x) \quad .$$

Derivando a solução em relação ao tempo obtemos

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= \frac{d}{dt}\left[\int_0^t K(s)ds\right] N_0 e^{\int_0^t K(s)ds} \\ &= K(t)N(t) \end{aligned} \quad .$$

O teorema fundamental do cálculo também pode ser usado para resolver diretamente o problema. Para isso, primeiro vemos que se $f(s) = 1/s$, então

$$F(x) = \int_{x_0}^{x} \frac{ds}{s} \quad \text{implica} \quad \frac{dF}{dx} = \frac{1}{x} \quad .$$

A função cuja derivada é $1/x$ é o logaritmo natural, $\ln(x)$. Assim

$$\int_{x_0}^{x} \frac{ds}{s} = \ln(x) + c$$

onde a constante é ajustada para que a integral se anule para $x = x_0$:

$$\ln(x_0) + c = 0 \qquad \text{e} \qquad \mathrm{c = -ln(x_0)} \quad .$$

Assim,

$$\int_{x_0}^{x} \frac{ds}{s} = \ln(x) - \ln(x_0) = \ln(x/x_0) \quad .$$

Voltando à equação diferencial, rearranjamos os termos:

$$\frac{dN}{N} = K(t)dt \quad .$$

Vamos agora integrar de 0 à *t*. Para evitar confusão com o valor final do tempo, *t* , com a variável de integração, trocamos *t* por *s*

$$\int_{N_0}^{N(t)} \frac{dN}{N} = \int_0^t K(s)ds$$

onde

$$\begin{aligned} N_0 &= \text{ valor de } N(s) \text{ em } s = 0 \\ N(t) &= \text{ valor de } N(s) \text{ em } s = t \end{aligned} \quad .$$

Usando o resultado anterior vemos que

$$\ln\left(\frac{N(t)}{N_0}\right) = \int_0^t K(s)ds \qquad \text{e}$$

$$N(t) = N_0 e^{\int_0^t K(s)ds}$$

3 – Em geral não sabemos como *K* varia com o tempo, mas podemos inferir sua dependência com o tamanho da população ou com a quantidade de recursos disponíveis.

4 – Como exemplo vamos supor que *K* dependa dos recursos *C* da forma

$$K(C) = kC \quad .$$

Os recursos, por sua vez, decrescem com o aumento da população:

$$C(t+\Delta t) - C(t) = -\alpha[N(t+\Delta t) - N(t)]$$

onde α mede quantos recursos são necessários para aumentar uma unidade da população. Dividindo por Δt

$$\frac{C(t+\Delta t)-C(t)}{\Delta t} = -\alpha\left[N(t+\Delta t)-N(t)\right]$$

ou

$$\frac{dC}{dt} = -\alpha\frac{dN}{dt} \quad .$$

Dessa forma, geramos um sistema de equações

$$\begin{cases} \dfrac{dN}{dt} = kCN \\ \dfrac{dC}{dt} = -\alpha\dfrac{dN}{dt} \end{cases}$$

<u>Solução</u> – A segunda equação pode ser re-escrita como

$$\frac{d}{dt}(c+\alpha N) = 0$$

ou

$$C(t)+\alpha N(t) = C_0 = \text{constante}$$

e

$$C(t) = C_0 - \alpha N(t) \quad .$$

A primeira equação fica

$$\begin{aligned} \frac{dN}{N} &= k(C_0-\alpha N)N \\ &= kC_0(1-\frac{\alpha}{C_0}N)N \end{aligned}$$

Chamando

$$r = kC_0 = \text{ taxa de crescimento}$$
$$B = \frac{C_0}{\alpha} = \text{capacidade de suporte}$$

obtemos

$$\frac{dN}{dt} = r(1 - N/B)N$$

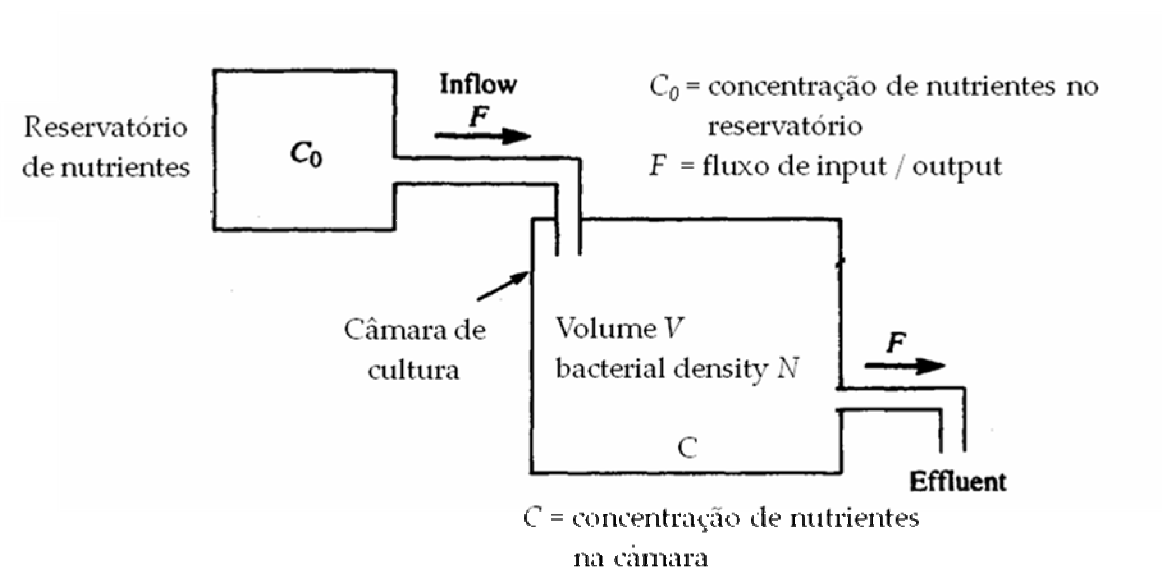
cuja solução é

$$\boxed{N(t) = \frac{N_0 B}{N_0 + (B - N_0)e^{-rt}}}.$$

Esse é o modelo logístico contínuo que encontramos no capítulo 2, página ??. Exercício: mostre que a solução está certa.

4.2 — Cultura de Bactérias em um Quemostato

Como um primeiro exemplo de sistema descrito por equações diferenciais, considere o esquema abaixo de um quemostato



Queremos descrever a densidade de bactérias N câmara e vamos supor que:

- o fluxo F é constante;

- a câmara é misturada, de forma que não ocorram variações espaciais importantes;

- os nutrientes serão tratados como uma única substância, que pode ser a mais importante da mistura;

- a taxa de crescimento das bactérias depende da concentração de nutrientes, $k = K(C)$.

4.3 — Formulando um Modelo

Vamos escrever nossas equações em duas etapas. Em primeiro lugar fazemos

$$\underbrace{\frac{dN}{dt}}_{\substack{\text{variação da}\\ \text{densidade na}\\ \text{câmara}}} = \underbrace{KN}_{\text{reprodução}} - \underbrace{FN}_{\substack{\text{fluxo que deixa}\\ \text{a câmara}}}$$

$$\underbrace{\frac{dC}{dt}}_{\substack{\text{variação da concentração}\\ \text{de nutrientes na câmara}}} = \underbrace{-\alpha KN}_{\substack{\text{parte consumida}\\ \text{na reprodução}}} \underbrace{-FC}_{\text{fluxo que sai}} \underbrace{+FC_0}_{\text{fluxo que entra}}$$

Apesar dessas equações descreverem a dinâmica de forma satisfatória, elas não estão corretas. O erro está na dimensão dos diversos elementos, que devem coincidir nas equações.

Vamos olhar a dimensão das quantidades envolvidas:

$$C,\ C_0 = \frac{massa}{volume}$$

$$N = \frac{n^{\text{o}}\ de\ bactérias}{volume}$$

$$F = \frac{volume}{tempo}$$

$$\alpha = massa$$

$$K = \frac{1}{tempo}$$

Assim, $\frac{dN}{dt}$ e KN tem unidade de $\frac{1}{volume * tempo}$ mas FN é $\frac{volume}{tempo} \times \frac{1}{volume} = \frac{1}{tempo}$. O termo correto é $\frac{FN}{V}$, não FN. Isso é porque queremos calcular como a densidade varia, e não o número total de bactérias.

Da mesma forma, $\frac{dC}{dt}$ e αKN tem dimensões de $\frac{massa}{volume * tempo}$, mas FC e FC_0 tem dimensão de $\frac{massa}{tempo}$ e temos de dividir por V para termos a variação da densidade de nutrientes, não de sua massa total.

As equações corretas são:

$$\frac{dN}{dt} = KN - \frac{FN}{V}$$

$$\frac{dC}{dt} = -\alpha KN - \frac{FC}{V} + \frac{FC_0}{V}$$

4.4 — Taxa de Consumo de Nutrientes com Saturação

Para tornar o modelo um pouco mais realista podemos admitir que o crescimento das bactérias aumenta se a concentração de nutrientes aumenta. No entanto, se a concentração fica muito alta, ocorre uma saturação do crescimento.

Um tipo de mecanismo que incorpora esse efeito é a cinética de Michaelis-Menten:

$$K(C) = K_{\max}\left(\frac{C}{C_n + C}\right)$$

onde $K_{\max}$ tem dimensão de $\frac{1}{tempo}$ e C_n de $\frac{massa}{volume}$. Para baixas concentrações, quando $C << C_n$,

$$K(C) \approx \frac{K_{\max}}{C_n} C$$

que representa um crescimento linear com inclinação $\frac{K_{\max}}{C_n}$.

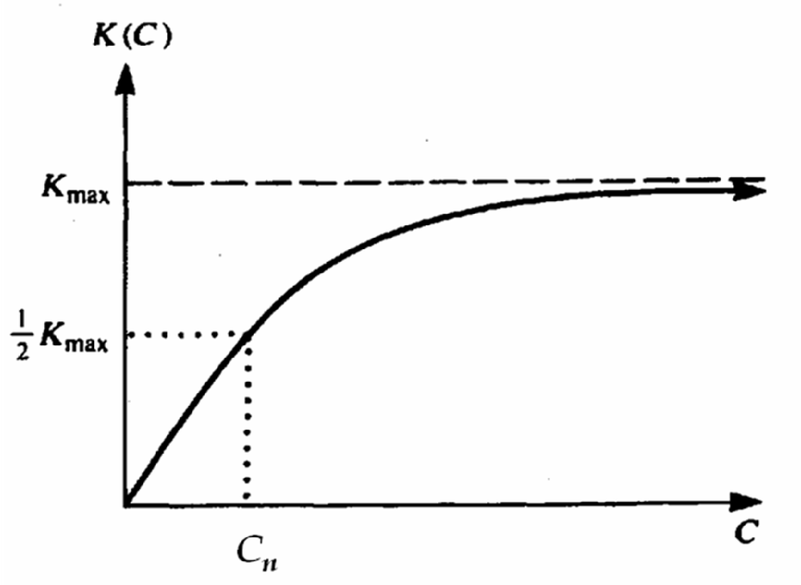
Para altas concentrações, quando $C >> C_n$,

$$K(C) \approx K_{\max} = \text{constante}.$$

O valor C_n é tal que, quando $C = C_n$ obtemos

$$K(C_n) = \frac{K_{\max}}{2}.$$

O gráfico abaixo ilustra o comportamento geral de $K(C)$



As equações completas ficam então

$$\frac{dN}{dt}=\left(\frac{K_{\max}}{C_n+C}\right)CN-\frac{FN}{V}$$

$$\frac{dC}{dt}=-\frac{\alpha K_{\max}}{C_n+C}CN-\frac{FC}{V}+\frac{FC_0}{V}$$

que tem 2 variáveis (N e C) e 6 parâmetros (K_{max} , C_n , F , V , α , C_0). Veremos a seguir que nem todos são de fato independentes.

4.5 — Análise Dimensional

Como vimos nos capítulos anteriores, é sempre conveniente escolher unidades de medida que simplifiquem as equações e que ressaltem as quantidades importantes.

Vamos ilustrar o procedimento com as equações do quemostato. Vamos definir

$$N = N'\hat{N}$$
$$C = C'\hat{C}$$
$$t = t'\tau$$

onde N', C' e t' são variáveis adimensionais e $\hat{N}, \hat{C}$ e τ são as unidades. Por exemplo, $\hat{N} = 10^5$ células por litro. Então, se $N' = 3$ sabemos que existem 300.000 células por litro.

Substituindo nas equações obtemos

$$\frac{\hat{N}}{\tau}\frac{dN'}{dt'} = \frac{K_{\max}}{C_n + C'\hat{C}} C' N' \hat{C}\hat{N} - \frac{FN'}{V}\hat{N}$$

$$\frac{\hat{C}}{\tau}\frac{dC'}{dt'} = \frac{-\alpha K_{\max}}{C_n + C'\hat{C}} C' N' \hat{C}\hat{N} - \frac{FC'}{V}\hat{C} + \frac{FC_0}{V}$$

ou

$$\frac{dN'}{dt'} = \frac{\tau K_{\max}}{C_n/\hat{C} + C'} C' N' - \frac{\tau F N'}{V}$$

$$\frac{dC'}{dt'} = \frac{-\alpha\tau K_{\max}\hat{N}/\hat{C}}{C_n/\hat{C} + C'} C' N' - \frac{\tau F C'}{V} + \frac{\tau F}{V}\frac{C_0}{\hat{C}}$$

Vamos agora escolher $\hat{C}, \hat{N}$ e τ de forma a simplificar essas equações:

$$\hat{C} = C_n$$
$$\tau = V/F$$
$$\hat{N} = \frac{\hat{C}}{\alpha\tau K_{\max}} = \frac{C_n}{\alpha\tau K_{\max}}$$

Com isso

$$\tau K_{\max} = \frac{VK_{\max}}{F} \equiv \alpha_1$$

$$\frac{\tau F}{V}\frac{C_0}{\hat{C}} = \frac{C_0}{C} \equiv \alpha_2$$

e

$$\boxed{\begin{aligned} \frac{dN'}{dt'} &= \alpha_1\left(\frac{C'}{1+C'}\right)N' - N' \\ \frac{dC'}{dt'} &= -\left(\frac{C'}{1+C'}\right)N' - C' + \alpha_2 \end{aligned}}$$

O que mostra que a dinâmica depende apenas de 2 parâmetros livres, α_1 e α_2. Mudando os 6 parâmetros iniciais de forma a manter α_1 e α_2 fixos não altera o comportamento do sistema, mas apenas muda as escalas.

Vamos omitir as linhas em N' e C' para não carregar demais a notação.

4.6 — Soluções Estacionárias

Impondo as condições $dN/dt = 0$ e $dC/dt = 0$ podemos obter as soluções estacionárias do problema:

$$\frac{dN}{dt} = \alpha_1 \frac{C}{1+C} N - N \equiv 0$$

$$\frac{dC}{dt} = -\frac{C}{1+C} - C + \alpha_2 \equiv 0$$

Uma “solução trivial”é

$$N = 0$$
$$C = \alpha_2$$

que chamamos de (N_1, C_1) com $N_1 = 0$ e $C_1 = \alpha_2$.

Se $N \neq 0$ podemos cancelar N na primeira equação e obter

$$\frac{\alpha_1 C}{1+C} - 1 = 0$$

$$\alpha_1 C = 1 + C \qquad \rightarrow \qquad C = \frac{1}{\alpha_1 - 1} \equiv C_2$$

Substituindo na segunda equação obtemos

$$\frac{CN}{1+C} = \alpha_2 - C$$

$$CN = (1+C)(\alpha_2 - C)$$

Como

$$N = \frac{1+C_2}{C_2} = \left(1 + \frac{1}{\alpha_1 - 1}\right)(\alpha_1 - 1) = \alpha_1(\alpha_1 - 1) \quad ,$$

.

$$N_2 = \alpha_1(\alpha_1 - 1)\left(\alpha_2 - \frac{1}{\alpha_1 - 1}\right)$$

As duas soluções estacionárias possíveis são:

1.

$$(N_1, C_1) = (0, \alpha_2) \qquad \rightarrow \qquad \text{zero bactérias}$$

nutrientes $C = \alpha_2 \hat{C} = \frac{C_0}{C_n} C_n = ??$

2.

$$(N_2, C_2) = \left(\alpha_1(\alpha_1 - 1)\left(\alpha_2 - \frac{1}{\alpha_1 - 1}\right), \frac{1}{\alpha_1 - 1}\right)$$

onde $\alpha_1 > 1$ e $\alpha_2 > \dfrac{1}{\alpha_1 - 1}$ para que N_2 e C_2 sejam positivos.

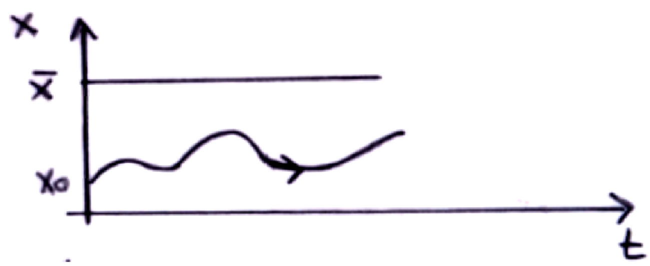
4.7 — Estabilidade e Linearização

O estudo da estabilidade de soluções estacionárias de equações diferenciais é bastante similar ao estudo da estabilidade de pontos fixos em sistemas discretos.

Vamos começar com um problema de uma única variável *x* dado por

$$\frac{dx}{dt} = f(x) \quad .$$

Uma condição inicial arbitrária x_0 dá origem a uma trajetória $x(t)$ com $x(0) = x_0$. Um ponto estacionário $\overline{x}$ é onde $f(\overline{x}) = 0$ e a "trajetória" resultante não muda, $x(t) = \overline{x}$ para todo *t*:



Queremos ver o comportamento do sistema nas vizinhanças de $\overline{x}$. Para isso fazemos

$$x(t) = \overline{x} + x(t)$$

onde *x(t)* é pequeno.

Substituindo na equação diferencial obtemos

$$\frac{d}{dt}\left(\bar{x}+x(t)\right)=f(\bar{x}+x)$$

ou

$$\frac{dx}{dt}\approx f(\bar{x})+\frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x})x=\frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x})x$$

pois $f(\bar{x})=0$. Chamando

$$\alpha\equiv\frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x})$$

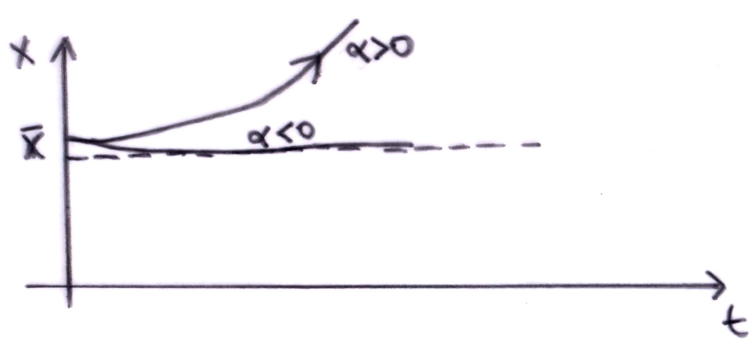
obtemos

$$\frac{dx}{dt}=\alpha x$$

cuja solução é $$\boxed{x(t)=x_0e^{\alpha t}}\,.$$

Assim, a solução estacionária $\bar{x}$ será

$$\begin{cases}\text{Estável} & \text{se} \quad \alpha=\dfrac{\partial f}{\partial x}(\bar{x})<0\\ \text{Instável} & \text{se} \quad \alpha=\dfrac{\partial f}{\partial x}(\bar{x})>0\end{cases}$$



Quando o problema envolve mais de uma equação diferencial a análise da estabilidade fica um pouco mais complicada. Vamos supor que temos um sistema de duas equações, como no caso do quemostato:

$$\frac{dX}{dt} = F(X, Y)$$

$$\frac{dY}{dt} = G(X, Y)$$

Vamos tratar esse problema de duas maneiras. A primeira é mais direta, mas difícil de aplicar em sistemas com mais de duas equações. A segunda maneira pode ser aplicada sempre.

Em ambos os métodos os pontos de equilíbrio devem satisfazer as equações

$$F(\overline{X}, \overline{Y}) = 0$$
$$G(\overline{X}, \overline{Y}) = 0$$

e queremos estudar a dinâmica das vizinhanças de $\overline{X}$ e $\overline{Y}$:

$$X(t) = \overline{X} + x(t)$$
$$Y(t) = \overline{Y} + y(t)$$

Substituindo nas equações precisaremos calcular

$$\begin{aligned} F(X,Y) &= F(\overline{X} + x, \overline{Y} + y) \\ &\cong F(\overline{X}, \overline{Y}) + \frac{\partial F}{\partial x}(\overline{X}, \overline{Y})x + \frac{\partial F}{\partial y}(\overline{X}, \overline{Y})y \\ &= a_{11}x + a_{12}y \end{aligned}$$

onde

$$F(\overline{X}, \overline{Y}) = 0$$
$$a_{11} = \frac{\partial F}{\partial x}(\overline{X}, \overline{Y})$$
$$a_{12} = \frac{\partial F}{\partial y}(\overline{X}, \overline{Y})$$

Da mesma forma

$$G(X,Y) \cong a_{21}x + a_{22}y \qquad \text{com}$$

$$\begin{aligned} a_{21} &= \frac{\partial G}{\partial x}(\overline{X},\overline{Y}) \\ a_{22} &= \frac{\partial G}{\partial y}(\overline{X},\overline{Y}) \end{aligned} \quad .$$

O sistema de equações se reduz à

$$\frac{dx}{dt} = a_{11}x + a_{12}y$$

$$\frac{dy}{dt} = a_{21}x + a_{22}y$$

e esse procedimento é chamado "linearização"das equações em torno do ponto estacionário.

(I) Redução a uma única equação

Derivando a equação para x em relação ao tempo obtemos

$$\begin{aligned} \frac{d^2x}{dt^2} &= a_{11}\frac{dx}{dt} + a_{12}\frac{dy}{dt} \\ &= a_{11}\frac{dx}{dt} + a_{12}\left[a_{21}x + a_{21}y\right] \\ &= a_{11}\frac{dx}{dt} + a_{12}a_{21}x + a_{12}a_{22}\left[\frac{dx}{dt} - a_{11}x\right]\frac{1}{a_{12}} \end{aligned}$$

onde usamos as equações para y e para x nas linhas 2 e 3. Re-arranjando os termos obtemos

$$\frac{d^2x}{dt^2} - \beta\frac{dx}{dt} + \gamma x = 0$$

onde

$$\begin{aligned} \beta &= a_{11} + a_{22} \\ \gamma &= a_{11}a_{12} - a_{21}a_{22} \end{aligned} \quad .$$

Tenhamos agora uma solução da forma $x(t) = Ce^{\lambda t}$:

$$\frac{dx}{dt} = \lambda Ce^{\lambda t} = \lambda x$$

$$\frac{d^2x}{dt^2} = \lambda^2 Ce^{\lambda t} = \lambda^2 x$$

e obtemos

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

$$\lambda_{\pm} = \frac{\beta \pm \sqrt{\delta}}{2}$$

onde o discriminante é

$$\delta = \beta^2 - 4\gamma \quad .$$

A solução geral é

$$x(t) = C_{+}e^{\lambda_{+}t} + C_{-}e^{\lambda_{-}t} \quad .$$

Para que $(\overline{X}, \overline{Y})$ seja estável a parte real de λ_{-} e λ_{+} deve ser negativa. Voltaremos a isso em breve.

Exercício: Obtenha $y(t)$ usando a solução geral de *x(t)* e a equação

$$\frac{dx}{dt} = a_{11}x + a_{12}y$$

(II) Método de Auto-valores e Autovetores

Podemos re-escrever o sistema da página ?? em forma matricial:

$$\frac{d\mathbf{X}}{dt} = \mathbf{AX}$$

onde

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

A solução $\mathbf{X}(t)$ pode ser expressa como

$$\mathbf{X}(t) = D_1 \mathbf{v}_1 e^{\lambda_1 t} + D_2 \mathbf{v}_2 e^{\lambda_2 t}$$

onde

$$\begin{aligned} \mathbf{A}\mathbf{v}_1 &= \lambda_1 \mathbf{v}_1 \\ \mathbf{A}\mathbf{v}_1 &= \lambda_1 \mathbf{v}_1 \end{aligned}.$$

$\mathbf{v}_1$ e $\mathbf{v}_2$ são autovetores de $\mathbf{A}$, λ_1 e λ_2 seus autovalores, e D_1 e D_2 constantes arbitrárias.

De fato, veja que

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} &= \lambda_1 D_1 \mathbf{v}_1 e^{\lambda_1 t} + \lambda_2 D_2 \mathbf{v}_2 e^{\lambda_2 t} \\ &= \mathbf{A}\mathbf{v}_1 D_1 e^{\lambda_1 t} + \mathbf{A}\mathbf{v}_2 D_2 e^{\lambda_2 t} \\ &= \mathbf{A}\left[D_1 \mathbf{v}_1 e^{\lambda_1 t} + D_2 \mathbf{v}_2 e^{\lambda_2 t}\right] = \mathbf{AX} \end{aligned}$$

Os autovalores de $\mathbf{A}$ são dados por

$$\det\begin{vmatrix} a_{11}-\lambda & a_{12} \\ a_{21} & a_{22}-\lambda \end{vmatrix} = 0$$

ou

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

que é a mesma equação do método I. Então $\lambda_1 = \lambda_+$, $\lambda_1 = \lambda_-$ e chegamos ao mesmo tipo de resultado. Se o sistema inicial de equações consiste de k equações diferenciais, teremos uma matriz $\mathbf{A}_{k\times k}$, com k autovalores e autovetores. A solução nesse caso é

$$\mathbf{X}(t) = \sum_{n=1}^{k} D_k \mathbf{v}_k e^{\lambda_k t}.$$

Exemplo

$$\frac{dx_1}{dt} = 3x_1 - x_2$$

$$\frac{dx_2}{dt} = 6x_1 - 4x_2$$

$$A = \begin{pmatrix} 3 & -1 \\ 6 & -4 \end{pmatrix}$$

Autovalores: $\det\begin{vmatrix} 3-\lambda & -1 \\ 6 & -4-\lambda \end{vmatrix} \quad ; \quad \lambda^2 + \lambda - 6 = 0$

$$\lambda = \frac{1}{2}\left[-1 \pm \sqrt{1+24}\right] = \frac{1}{2}(-1 \pm 5)$$

$$\lambda_1 = 2 \quad ; \quad \lambda_2 = -3$$

Autovetores

$$\begin{pmatrix} 3 & -1 \\ 6 & -4 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} v_{11} \\ v_{12} \end{pmatrix} = 2\begin{pmatrix} v_{11} \\ v_{12} \end{pmatrix}$$

. Tomando a primeira equação, $3v_{11} - v_{12} = 2v_{11}$, obtemos $v_{11} = v_{12} \equiv 1$ e $v_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$.

$$\begin{pmatrix} 3 & -1 \\ 6 & -4 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} v_{21} \\ v_{22} \end{pmatrix} = -3\begin{pmatrix} v_{21} \\ v_{22} \end{pmatrix}$$

e $3v_{21} - v_{22} = -3v_{21}$ $v_{21} = v_{12}/6$. Escolhendo $v_{22} = 6, v_{21} = 1$ e $v_2 = \begin{pmatrix} 1 \\ 6 \end{pmatrix}$.

Note que os autovetores estão indefinidos por uma constante multiplicativa. Assim,

$$\begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix} \quad \text{ou} \quad \begin{pmatrix} 2 \\ 2 \end{pmatrix} \quad \text{ou} \quad \begin{pmatrix} 743 \\ 743 \end{pmatrix}$$

representam a mesma direção no plano $x_1 - x_2$. Em geral, escolhe-se o valor da constante impondo que a norma do vetor seja um. Não vamos nos preocupar com isso agora.

Assim,

$$X(t) = D_1 e^{2t}\mathbf{v}_1 + D_2 e^{-3t}\mathbf{v}_2 \qquad \text{ou}$$

ou

$$x_1(t) = D_1 e^{2t} + D_2 e^{-3t}$$
$$x_2(t) = D_1 e^{2t} + 6D_2 e^{-3t}$$

.

Se conhecermos $x_1(0)$ e $x_2(0)$ podemos determinar D_1 e D_2.

4.8 — Critério de Estabilidade

Vimos na seção anterior que o comportamento de um sistema de equações diferenciais na vizinhança de um ponto de equilíbrio é determinado pelos auto-valores da chamada matriz Jacobiana (página ??). Para que a solução de equilíbrio seja estável, as pequenas variações ao seu redor devem ir para zero.

No caso de uma única variável, o critério de estabilidade foi dado na pagina ??.

Para duas variáveis fizemos

$$X(t) = \overline{X} + x(t)$$
$$Y(t) = \overline{Y} + y(t)$$

e vimos que $x(t)$ e $y(t)$ podem ser escritas como combinações de $e^{\lambda+t}$ e $e^{\lambda-t}$ (páginas ??) onde

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

Vamos então considerar dois casos:

(I) λ_- e λ_+ são reais, portanto $\beta^2 \geq 4\gamma$.
(II) λ_- e λ_+ são complexo conjugados, $\lambda_{\pm} = r \pm ic$ com $r = \beta/2$, $c = \sqrt{4\gamma - \beta^2}$ e $\beta^2 < 4\gamma$.

No caso (II), para que as soluções decresçam com o tempo, basta que $r < 0$, ou seja, que $\beta < 0$. Então:

$$\boxed{\text{Se } \beta^2 < 4\gamma \text{ e } \beta < 0 \text{ a solução } \overline{X}, \overline{Y} \text{ é estável}}$$

No caso (I) devemos ter $\beta < 0$, senão λ_+ seria necessariamente positiva e a solução $x(t)$, $y(t)$ cresceria com o tempo. No entanto, isso não basta, pois $\beta < 0$ garante $\lambda_- < 0$ mas não λ_+. Para isso devemos impor que

$$\lambda_+ = \frac{\beta + \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < 0$$

$$= \frac{-|\beta| + \sqrt{\beta^2 - 4\gamma}}{2} < 0 \qquad\qquad \text{(pois } \beta < 0\text{)}$$

$$|\beta| > \sqrt{\beta^2 - 4\gamma} \quad .$$

Elevando ao quadrado obtemos $\beta^2 > \beta^2 - 4\gamma$ ou $\boxed{\gamma > 0}$.
Então:

$$\boxed{\text{Se } \beta^2 > 4\gamma \ , \ \beta < 0 \ \text{ e } \ \gamma > 0 \ , \text{ a solução } \overline{X}, \overline{Y} \text{ é estável}}$$

Essas duas condições (I) e (II) podem ser unificadas na seguinte regra geral:

$$\boxed{\text{A solução } \overline{X}, \overline{Y} \text{ é estável se } \beta < 0 \ \text{ e } \ \gamma > 0} \ .$$

Resumo: Dado o sistema de equações

$$\frac{dX}{dt} = F(X, Y)$$

$$\frac{dY}{dt} = G(X, Y)$$

os pontos de equilíbrio são determinados por

$$F(\overline{X}, \overline{Y}) = 0$$
$$G(\overline{X}, \overline{Y}) = 0$$

Chamando

$$a_{11} = \frac{\partial F}{\partial X}(\overline{X},\overline{Y})$$
$$a_{12} = \frac{\partial F}{\partial Y}(\overline{X},\overline{Y})$$
$$a_{21} = \frac{\partial G}{\partial X}(\overline{X},\overline{Y})$$
$$a_{22} = \frac{\partial G}{\partial Y}(\overline{X},\overline{Y})$$

o ponto $(\overline{X},\overline{Y})$ será estável se

$$\beta = a_{11} + a_{22} < 0 \qquad \text{e}$$
$$\gamma = a_{11}a_{22} - a_{21}a_{12} > 0 \ .$$

4.9 — Estabilidade do Quemostato

As equações do quemostato são

$$\frac{dN}{dt} = \frac{\alpha_1 C}{1+C}N - N \equiv F(N,C)$$

$$\frac{dC}{dt} = -\frac{C}{1+C} - C + \alpha_2 \equiv G(N,C)$$

Encontramos duas soluções estacionárias (página ??):

- $N_1 = 0 \ , \ C_1 = \alpha_2$
- $N_2 = \alpha_1(\alpha_1 - 1)\left(\alpha_2 - \frac{1}{\alpha_1 - 1}\right) \ , \ C_2 = \frac{1}{\alpha_1 - 1}$

Se $\alpha_1 > 1$ e $\alpha_2 > \frac{1}{\alpha_1 - 1}$.

As derivadas que precisamos são:

$$\frac{\partial F}{\partial N} = \frac{\alpha_1 C}{1+C} - 1$$
$$\frac{\partial F}{\partial C} = \frac{\alpha_1 N}{(1+C)^2}$$
$$\frac{\partial G}{\partial N} = -\frac{C}{1+C}$$
$$\frac{\partial G}{\partial C} = -\frac{N}{(1+C)^2} - 1$$

Análise da estabilidade de (N_1, C_1)

$$a_{11} = \frac{\alpha_1 C_1}{1+C_1} = \frac{\alpha_1 \alpha_2}{1+\alpha_2} - 1$$

$$a_{12} = \frac{\alpha_1 N_1}{(1+C_1)^2} = 0$$

$$a_{21} = -\frac{C_1}{1+C_1} = -\frac{\alpha_2}{1+\alpha_2}$$

$$a_{22} = -\frac{N_1}{(1+C_1)^2} - 1 = -1$$
$$\beta = a_{11} + a_{22} = \frac{\alpha_1 \alpha_2}{1+\alpha_2} - 2$$

$$\gamma = a_{11} a_{22} - a_{12} a_{21} = 1 - \frac{\alpha_1 \alpha_2}{1+\alpha_2}$$

$$\beta^2 - 4\gamma = \left(\frac{\alpha_1 \alpha_2}{1+\alpha_2}\right)^2 > 0$$

A condição $\gamma > 0$ implica em

$$\frac{\alpha_1 \alpha_2}{1+\alpha_2} < 1$$

$$\alpha_1 \alpha_2 < 1 + \alpha_2$$

$$\alpha_2 (\alpha_1 - 1) < 1$$

$$\boxed{\alpha_2 < \frac{1}{\alpha_1 - 1}}$$

Além disso, usando

$$\frac{\alpha_1 \alpha_2}{1+\alpha_2} = 1 - \gamma$$

podemos escrever

$$\beta = (1-\gamma) - 2 = -\gamma - 1$$

e a condição $\gamma > 0$ já garante que $\beta < 0$. Assim, (N_1, C_1) será estável se

$$\alpha_2 < \frac{1}{\alpha_1 - 1} \quad .$$

Nessas condições a solução (N_2, C_2) não existe. Quando ela passa a existir (N_1, C_1) fica instável.

Análise da estabilidade de (N_2, C_2)

$$a_{11} = \frac{\alpha_1 C_2}{1+C_2} - 1 = 0$$

$$a_{12} = \frac{\alpha_1 N_2}{(1+C_2)^2} = \frac{\alpha_1(\alpha_1 - 1)^2}{\alpha_1^{\ 2}} \alpha_1(\alpha_1 - 1)\left[\alpha_2 - \frac{1}{\alpha_1 - 1}\right] = (\alpha_1 - 1)^2[\alpha_2(\alpha_1 - 1) - 1]$$

$$a_{21} = -\frac{C_2}{1+C_2} = -\frac{1}{\alpha_1}$$

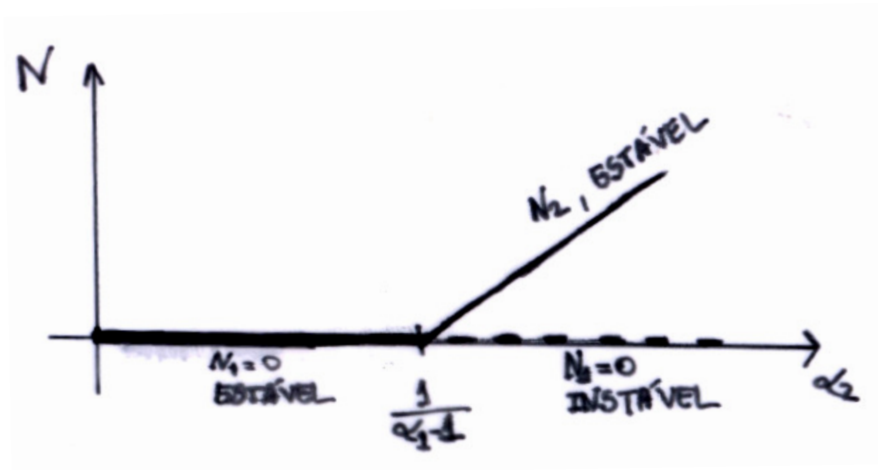
$$a_{22} = -\frac{N_2}{(1+C_2)^2} - 1 = -\frac{(\alpha_1 - 1)^2}{\alpha_1}[\alpha_2(\alpha_1 - 1) - 1] - 1$$

$\beta = a_{22} = -\frac{(\alpha_1 - 1)^3}{\alpha_1}\left[\alpha_2 - \frac{1}{\alpha_1 - 1}\right] - 1 < 0$ sempre que $\alpha_1 > 0$ e $\alpha_2 > \frac{1}{\alpha_1 - 1}$, que são as condições de existência de (N_2, C_2).

$\gamma = \frac{1}{\alpha_1}(\alpha_1 - 1)^3\left[\alpha_2 - \frac{1}{\alpha_1 - 1}\right] > 0$ nas mesmas condições.

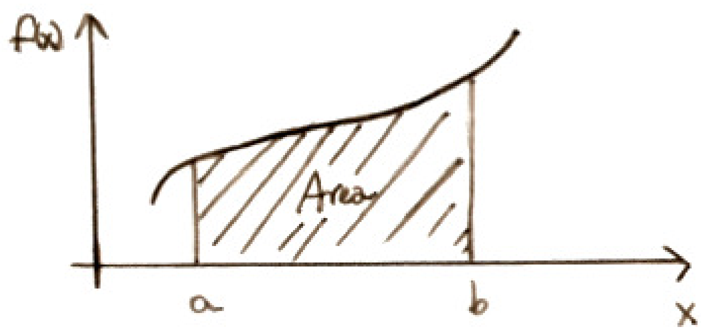
Assim, (N_2, C_2) é estável sempre que existir.

Podemos ilustrar essa bifurcação em um gráfico de N *versus* α_2 para $\alpha_1 > 1$. Se $\alpha_2 < \frac{1}{\alpha_1 - 1}$ apenas a solução (N_1, C_1) existe, com $N_1 = 0$, e é estável. Se $\alpha_2 > \frac{1}{\alpha_1 - 1}$ a solução (N_2, C_2) aparece estável e (N_1, C_1) fica instável:



Apêndice

Vamos rever brevemente o conceito de integral e sua relação com as derivadas. A integral de uma função $f(x)$ entre os pontos $x=a$ e $x=b$ é a área sob a curva descrita por $f(x)$:



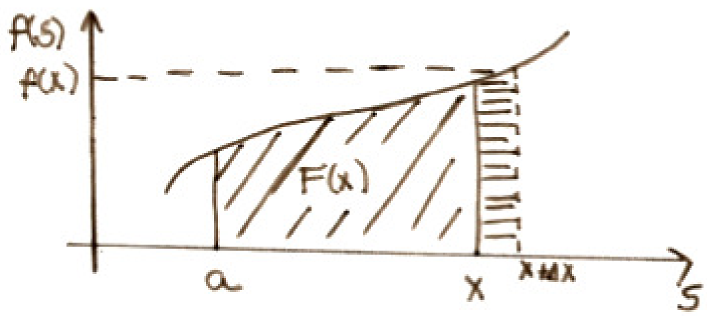
$$Área = \int_a^b f(x)dx \quad .$$

Muitas vezes é útil descrever a área em função do ponto final $x = b$. Claramente, se mudamos o ponto final de $x=b$ para $x=b+c$, o valor da área muda.

Vamos então chamar

$$F(x) = \int_a^x f(s)ds \quad .$$

Como o ponto final foi chamado de *x*, a variável que descreve o eixo das abscissas foi renomeado para *s*:



$$F(x) = \int_a^x f(s)ds \quad .$$

Vamos agora calcular a derivada de $F(x)$, a área de $f(s)$ entre a e x, em função de x:

$$\frac{dF}{dn} = \lim_{\Delta x \to 0} \frac{F(x+\Delta x) - F(x)}{\Delta x} \quad .$$

O numerador é a diferença entre a área entre a e $x+\Delta x$ e a área entre a e x. Isso dá a área extra achurada na figura acima. Como Δx é pequeno essa área pode ser aproximada por um retângulo de lados Δx e $f(x)$:

$$\frac{dF}{dx} = \lim_{\Delta x \to 0} \frac{\Delta x f(x)}{\Delta x} = f(x) \quad .$$

O resultado é conhecido como teorema fundamental do cálculo:

Se

$$F(x) = \int_a^x f(s)ds$$

então .

$$\frac{dF}{dx} = f(x)$$

O resultado da integral deve ser tal que sua derivada é a própria função que estamos integrando! Note, no entanto, que o ponto inicial $s = a$ desapareceu e precisamos recuperá-lo. Para isso basta notar que $F(a) = 0$, pois a área entre a e a é nula.

Exemplos

(1)

$$\int_a^x \frac{ds}{s} = \ln(x) - \ln(a) = \ln(x/a)$$

pois $F(x) - \ln(n) - \ln(a)$ satisfaz

$$\frac{dF}{dx} = \frac{1}{x} \quad \text{e} \quad F(a) = 0$$

(2)

Como $\frac{d}{dx}(\cos x) = -\sin x$

$$\int_a^x \sin(s)ds = -\cos x + \cos a$$

(3)

Como $\frac{d}{dx}\left(\frac{1}{x}\right) = -\frac{1}{x^2}$

$$\int_a^x \frac{ds}{s^2} = -\frac{1}{x} + \frac{1}{a}$$

(4)

Dado que $$\frac{d}{dx}(x^4) = 4x^3$$.

$$\int_a^x s^3 ds = \frac{1}{4}x^4 - \frac{1}{4}a^4$$

Sabendo algumas derivadas podemos calcular várias integrais. Como último exemplo vamos considerar a equação diferencial

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{B}\right) = \frac{r}{B}N(B-N)$$

e reescrevê-la como

$$\frac{BdN}{N(B-N)} = rdt$$

ou ainda .

$$\int_{N_0}^{N(t)} \frac{BdN'}{N'(B-N')} = r\int_0^t ds = rt$$

Como $$\frac{B}{N'(B-N')} = \frac{1}{N'} + \frac{1}{B-N'}$$,

$$\int_{N_0}^{N(t)} \frac{dN'}{N'} + \int_{N_0}^{N(t)} \frac{dN'}{B-N'} = rt$$ e

$$\ln\left(\frac{N(t)}{N_0}\right) - \ln\left(\frac{B-N(t)}{B-N_0}\right) = rt$$

$$\ln\left[\frac{N(t)(B-N_0)}{N_0(B-N(t))}\right] = rt$$

$$N(t)(B-N_0) = e^{rt} N_0 (B-N(t))$$
$$N(t)\left[(B-N_0) + N_0 e^{rt}\right] = N_0 B e^{rt}$$
$$N(t) = \left[(B-N_0)e^{-rt} + N_0\right] = N_0 B$$ ou
$$N(t) = \frac{N_0 B}{N_0 + (B-N_0)e^{-rt}}$$

que é a solução que escrevemos na página ??.