Professor José Renato Ramos Barbosa — UFPR

Sistemas Dinâmicos Predador–Presa: Problemas e Soluções

Estabilidade de Equilíbrios, Invariantes no Espaço de Fases e Análise de Bifurcações em Biomatemática

Problema 1: Estabilidade dos Equilíbrios e Quantidades Conservadas no Modelo Clássico de Lotka–Volterra

Considere o sistema clássico predador–presa de Lotka–Volterra:

$$\frac{dx}{dt} = \alpha x - \beta xy$$
$$\frac{dy}{dt} = \delta xy - \gamma y$$

em que $x(t) \geq 0$ representa a população de presas, $y(t) \geq 0$ representa a população de predadores e $\alpha, \beta, \gamma, \delta > 0$ são constantes positivas.

(a) Determine todos os pontos de equilíbrio do sistema e classifique sua estabilidade linear por meio da matriz jacobiana.

(b) Deduza uma integral primeira explícita (uma quantidade conservada $H(x, y) = C$) para as trajetórias no primeiro quadrante ($x > 0, y > 0$) e utilize-a para provar que o equilíbrio interior é um centro não linear (órbitas periódicas fechadas), e não um foco (espiral).

Solução

(a) Pontos de Equilíbrio e Estabilidade Linear

Igualando ambas as derivadas temporais a zero, obtemos:

$$x(\alpha - \beta y) = 0$$
$$y(\delta x - \gamma) = 0$$

Da primeira equação, segue que $x = 0$ ou $y = \frac{\alpha}{\beta}$:

- Se $x = 0$, a segunda equação fornece $-\gamma y = 0 \implies y = 0$, resultando no equilíbrio trivial de extinção $E_0 = (0, 0)$.
- Se $y = \frac{\alpha}{\beta}$, a segunda equação fornece $\frac{\alpha}{\beta}(\delta x - \gamma) = 0 \implies x = \frac{\gamma}{\delta}$, resultando no equilíbrio de coexistência $E_1 = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$.

Em seguida, calculamos a matriz jacobiana $J(x, y)$ do campo vetorial $F(x, y) = \left(\frac{dx}{dt}, \frac{dy}{dt}\right)$:

$$J(x,y) = \begin{pmatrix} \frac{\partial}{\partial x}\left(\frac{dx}{dt}\right) & \frac{\partial}{\partial y}\left(\frac{dx}{dt}\right) \\ \frac{\partial}{\partial x}\left(\frac{dy}{dt}\right) & \frac{\partial}{\partial y}\left(\frac{dy}{dt}\right) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha - \beta y & -\beta x \\ \delta y & \delta x - \gamma \end{pmatrix}$$

- **Em $E_0 = (0, 0)$:**

$$J(0,0) = \begin{pmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & -\gamma \end{pmatrix}$$

Os autovalores são $\lambda_1 = \alpha > 0$ e $\lambda_2 = -\gamma < 0$. Como os autovalores são reais e possuem sinais opostos, E_0 **é um ponto de sela instável**.

- **Em** $E_1 = \left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right)$**:**

$$J\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right) = \begin{pmatrix} 0 & -\frac{\beta\gamma}{\delta} \\ \frac{\alpha\delta}{\beta} & 0 \end{pmatrix}$$

A equação característica é $\lambda^2 - \mathrm{tr}(J)\lambda + \det(J) = 0$, com $\mathrm{tr}(J) = 0$ e $\det(J) = \alpha\gamma > 0$. Portanto:

$$\lambda^2 + \alpha\gamma = 0 \implies \lambda = \pm i\sqrt{\alpha\gamma}$$

Como os autovalores são puramente imaginários, E_1 **é um centro linear**. Contudo, como centros lineares são equilíbrios não hiperbólicos, o teorema de Hartman–Grobman não se aplica: termos não lineares de ordem superior poderiam, em princípio, perturbar o centro linear e transformá-lo em uma espiral estável ou instável.

(b) A Função Conservada $H(x, y)$ e o Uso da Matriz Hessiana

Para decidir rigorosamente a natureza não linear de E_1 no primeiro quadrante aberto ($x > 0, y > 0$), dividimos $\frac{dy}{dt}$ por $\frac{dx}{dt}$ a fim de obter a equação diferencial das órbitas no plano de fases:

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

Separando as variáveis e integrando ambos os membros:

$$\left(\frac{\alpha}{y} - \beta\right) dy = \left(\delta - \frac{\gamma}{x}\right) dx \implies \alpha \ln y - \beta y = \delta x - \gamma \ln x + C_0$$

Reorganizando os termos, definimos a função escalar $H : \mathbb{R}^2_{>0} \to \mathbb{R}$ por:

$$H(x, y) = \delta x - \gamma \ln x + \beta y - \alpha \ln y$$

Por que utilizamos a função $H(x, y)$? Ao longo de qualquer solução $(x(t), y(t))$ do sistema, a derivada total de H em relação ao tempo é identicamente nula:

$$\frac{d}{dt}H(x(t), y(t)) = \frac{\partial H}{\partial x}\frac{dx}{dt} + \frac{\partial H}{\partial y}\frac{dy}{dt} = \left(\delta - \frac{\gamma}{x}\right) x(\alpha - \beta y) + \left(\beta - \frac{\alpha}{y}\right) y(\delta x - \gamma) = 0$$

Isso significa que $H(x, y)$ é uma *integral primeira* (ou quantidade conservada, análoga à energia mecânica em sistemas hamiltonianos): cada trajetória do sistema está inteiramente contida em uma única curva de nível $H(x, y) = C$, não podendo espiralar para dentro ou para fora entre diferentes níveis de H.

Por que utilizamos a matriz hessiana de $H(x, y)$? Saber apenas que as trajetórias permanecem sobre curvas de nível $H(x, y) = C$ ainda não basta para garantir que essas curvas sejam fechadas ao redor de E_1 (por exemplo, curvas de nível perto de um ponto de sela de H seriam hipérboles abertas). Para demonstrar que as curvas de nível próximas a E_1 são laços fechados concêntricos, precisamos provar que E_1 é um *ponto de mínimo local estrito e não degenerado* de $H(x, y)$. Pela análise multivariada, aplicamos o teste da segunda derivada:

1. Primeiro, verificamos que E_1 é um ponto crítico de H, pois seu vetor gradiente anula-se em E_1:

$$\nabla H(x, y) = \left(\delta - \frac{\gamma}{x},\ \beta - \frac{\alpha}{y}\right) \implies \nabla H\left(\frac{\gamma}{\delta}, \frac{\alpha}{\beta}\right) = (0, 0)$$

2. Segundo, calculamos a matriz hessiana de $H(x, y)$, formada por suas derivadas parciais de segunda ordem:

$$\mathrm{Hess}(H)(x, y) = \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 H}{\partial x^2} & \frac{\partial^2 H}{\partial x \partial y} \\ \frac{\partial^2 H}{\partial y \partial x} & \frac{\partial^2 H}{\partial y^2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\gamma}{x^2} & 0 \\ 0 & \frac{\alpha}{y^2} \end{pmatrix}$$

Como $\frac{\gamma}{x^2} > 0$ e $\frac{\alpha}{y^2} > 0$ para todo $(x, y) \in \mathbb{R}^2_{>0}$, a matriz hessiana é estritamente definida positiva em E_1 (e em todo o primeiro quadrante, tornando H estritamente convexa). Pelo Lema de Morse e pelo critério da hessiana definida positiva, $H(x, y)$ atinge um mínimo global estrito e não degenerado em E_1. Consequentemente, as superfícies (curvas) de nível $H(x, y) = C$ com $C > H(E_1)$ são difeomorfas a circunferências concêntricas ao redor de E_1, provando que **todas as trajetórias no primeiro quadrante aberto são órbitas periódicas fechadas**.

Problema 2: Crescimento Logístico das Presas e Transição de Estabilidade (Nó vs. Espiral)

O modelo clássico pressupõe crescimento exponencial ilimitado das presas na ausência de predadores. Introduza uma capacidade de suporte $K > 0$ para as presas, obtendo o sistema:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= rx\left(1 - \frac{x}{K}\right) - axy \\ \frac{dy}{dt} &= bxy - my \end{aligned}$$

em que $r, K, a, b, m > 0$.

(a) Determine a condição de limiar sobre K necessária para que exista um equilíbrio interior de coexistência E^* biologicamente viável ($x^* > 0$ e $y^* > 0$).

(b) Supondo que esse limiar seja satisfeito, prove que E^* é sempre localmente assintoticamente estável e encontre a condição exata que separa a convergência monotônica (**nó estável**) das oscilações amortecidas (**espiral estável**).

Solução

(a) Existência do Equilíbrio de Coexistência

Igualando $\frac{dx}{dt} = 0$ e $\frac{dy}{dt} = 0$, obtemos três equilíbrios:

- $E_0 = (0, 0)$ (extinção total),
- $E_1 = (K, 0)$ (extinção dos predadores, com as presas na capacidade de suporte),
- Resolvendo $bx^* - m = 0$ e $r\left(1 - \frac{x^*}{K}\right) - ay^* = 0$, encontramos o equilíbrio de coexistência:

$$E^* = \left(\frac{m}{b},\ \frac{r}{a}\left(1 - \frac{m}{bK}\right)\right)$$

Para que E^* pertença estritamente ao primeiro quadrante ($y^* > 0$), exigimos:

$$1 - \frac{m}{bK} > 0 \implies K > \frac{m}{b}$$

Interpretação Ecológica: A capacidade de suporte K do ambiente deve superar a densidade mínima de presas $\frac{m}{b}$ necessária para sustentar a população de predadores frente à sua taxa natural de mortalidade m. Em $K = \frac{m}{b}$, o equilíbrio E^* colide com E_1 em uma **bifurcação transcrítica**.

(b) Estabilidade Assintótica e Transição Nó–Espiral

Calculamos a matriz jacobiana do sistema:

$$J(x,y) = \begin{pmatrix} r\left(1-\frac{2x}{K}\right) - ay & -ax \\ by & bx - m \end{pmatrix}$$

Avaliando J em $E^* = (x^*, y^*)$ e utilizando as identidades de equilíbrio $bx^* - m = 0$ e $r\left(1-\frac{x^*}{K}\right) - ay^* = 0$, obtemos:

$$J_{11} = r - \frac{2rx^*}{K} - ay^* = \left[r\left(1-\frac{x^*}{K}\right) - ay^*\right] - \frac{rx^*}{K} = -\frac{rx^*}{K}$$

Logo, a matriz jacobiana em E^* reduz-se a:

$$J(E^*) = \begin{pmatrix} -\frac{rx^*}{K} & -ax^* \\ by^* & 0 \end{pmatrix}$$

Analisamos o traço T e o determinante D de $J(E^*)$:

$$T = \mathsf{tr}(J(E^*)) = -\frac{rx^*}{K} = -\frac{rm}{bK}, \qquad D = \mathsf{det}(J(E^*)) = abx^*y^* = \frac{rm}{b}\left(1-\frac{m}{bK}\right)$$

Como $K > \frac{m}{b}$ e todos os parâmetros são positivos, temos $T < 0$ e $D > 0$. Além disso, ambos os autovalores possuem parte real estritamente negativa, provando que E^* **é sempre localmente assintoticamente estável** (sempre que existir).

Os autovalores são dados por $\lambda = \frac{T \pm \sqrt{T^2 - 4D}}{2}$. A transição entre um nó estável ($\Delta = T^2 - 4\Delta > 0$) e uma espiral estável ($\Delta = T^2 - 4D < 0$) ocorre quando o discriminante se anula ($\Delta = T^2 - 4D = 0$):

$$\left(-\frac{rm}{bK}\right)^2 - 4\left[\frac{rm}{b}\left(1-\frac{m}{bK}\right)\right] = 0$$

Colocando $\frac{rm}{b} > 0$ em evidência e multiplicando a equação por K^2, obtemos uma equação quadrática em K:

$$\frac{rm}{bK^2} - 4 + \frac{4m}{bK} = 0 \implies 4K^2 - \frac{4m}{b}K - \frac{rm}{b} = 0$$

Aplicando a fórmula quadrática e descartando a raiz negativa ($K > 0$), encontramos o limiar crítico:

$$K_{\text{crít}} = \frac{\frac{4m}{b} + \sqrt{\frac{16m^2}{b^2} + \frac{16rm}{b}}}{8} = \frac{m}{2b}\left(1 + \sqrt{1 + \frac{4b}{r}}\right)$$

Regime da Capacidade de Suporte	**Sinal do Discriminante**	**Classificação do Retrato de Fases em E^***
$0 < K \leq \frac{m}{b}$	—	E^* não existe em $\mathbb{R}^2_{>0}$; $E_1 = (K, 0)$ é estável
$\frac{m}{b} < K < K_{\text{crít}}$	$\Delta = T^2 - 4D > 0$	**Nó Estável** (convergência monotônica)
$K > K_{\text{crít}}$	$\Delta = T^2 - 4D < 0$	**Espiral Estável** (oscilações amortecidas)

Problema 3: Resposta Funcional de Holling Tipo II e o Paradoxo do Enriquecimento (Bifurcação de Hopf)

No modelo de Rosenzweig–MacArthur, os predadores apresentam saturação devido ao tempo de manipulação das presas, descrita por uma resposta funcional de Holling Tipo II. Em forma

adimensional, o sistema é dado por:

$$\frac{dx}{dt} = x\left(1 - \frac{x}{k}\right) - \frac{xy}{1+x}$$
$$\frac{dy}{dt} = \beta\left(\frac{x}{1+x} - \alpha\right) y$$

em que $k > 0$ é a capacidade de suporte adimensional, $\beta > 0$ representa a razão entre escalas temporais e eficiência de conversão, e $0 < \alpha < 1$ é o limiar adimensional de mortalidade dos predadores.

(a) Descreva as isóclinas nulas (nullclines) não triviais no primeiro quadrante e determine o equilíbrio interior de coexistência $E^* = (x^*, y^*)$.

(b) Tomando k como parâmetro de bifurcação, prove que o sistema sofre uma **bifurcação de Hopf** em uma capacidade de suporte crítica k_H e interprete o "Paradoxo do Enriquecimento" ecológico que ocorre quando $k > k_H$.

Solução

(a) Isóclinas Nulas Não Triviais e Equilíbrio de Coexistência

- **Isóclina nula das presas ($\frac{dx}{dt} = 0,\ x \neq 0$):**

$$1 - \frac{x}{k} - \frac{y}{1+x} = 0 \implies y = (1+x)\left(1 - \frac{x}{k}\right)$$

  No plano (x, y), trata-se de uma parábola com concavidade voltada para baixo, raízes em $x = -1$ e $x = k$, intercepto vertical em $(0, 1)$ e vértice (ponto de máximo) localizado em:

$$x_{\text{vértice}} = \frac{k-1}{2}$$

  Para $k > 1$, a isóclina nula das presas possui inclinação positiva no intervalo $0 < x < \frac{k-1}{2}$ (região desestabilizadora causada pela saciedade dos predadores) e inclinação negativa em $\frac{k-1}{2} < x < k$.

- **Isóclina nula dos predadores ($\frac{dy}{dt} = 0,\ y \neq 0$):**

$$\frac{x}{1+x} - \alpha = 0 \implies x^* = \frac{\alpha}{1-\alpha}$$

  Trata-se de uma reta vertical no plano (x, y).

Substituindo x^* na isóclina nula das presas, obtemos o equilíbrio de coexistência:

$$E^* = \left(\frac{\alpha}{1-\alpha},\ \frac{1}{1-\alpha}\left(1 - \frac{x^*}{k}\right)\right)$$

Para que E^* esteja situado no primeiro quadrante aberto ($y^* > 0$), devemos ter $k > x^* = \frac{\alpha}{1-\alpha}$.

(b) Análise da Bifurcação de Hopf e o Paradoxo do Enriquecimento

Calculamos a matriz jacobiana $J(x, y)$:

$$J(x,y) = \begin{pmatrix} 1 - \frac{2x}{k} - \frac{y}{(1+x)^2} & -\frac{x}{1+x} \\ \frac{\beta y}{(1+x)^2} & \beta\left(\frac{x}{1+x} - \alpha\right) \end{pmatrix}$$

Avaliando J em $E^* = (x^*, y^*)$, onde $\frac{x^*}{1+x^*} = \alpha$ e $\frac{y^*}{1+x^*} = 1 - \frac{x^*}{k}$, temos:

$$J_{11} = 1 - \frac{2x^*}{k} - \frac{1}{1+x^*}\left(1 - \frac{x^*}{k}\right) = \frac{x^*}{1+x^*} - \frac{x^*(1+2x^*)}{k(1+x^*)} = \alpha\left(1 - \frac{1+2x^*}{k}\right)$$

Os demais elementos em E^* são $J_{12} = -\alpha$, $J_{21} = \frac{\beta y^*}{(1+x^*)^2} > 0$ e $J_{22} = 0$, resultando em:

$$J(E^*) = \begin{pmatrix} \alpha\left(1 - \frac{1+2x^*}{k}\right) & -\alpha \\ \frac{\beta y^*}{(1+x^*)^2} & 0 \end{pmatrix}$$

Verificamos agora as três condições para a ocorrência de uma bifurcação de Hopf ao variar k:

1. **Condição do determinante ($D > 0$):**

$$D(k) = \det(J(E^*)) = \frac{\alpha\beta y^*}{(1+x^*)^2} > 0 \quad \text{para todo } k > x^*$$

2. **Condição do traço ($T(k_H) = 0$):**

$$T(k) = \mathrm{tr}(J(E^*)) = \alpha\left(1 - \frac{1+2x^*}{k}\right) = 0$$

   Resolvendo para k, obtemos o valor crítico da bifurcação de Hopf:

$$k_H = 1 + 2x^* = 1 + \frac{2\alpha}{1-\alpha} = \frac{1+\alpha}{1-\alpha}$$

   Geometricamente, $T = 0$ ocorre exatamente quando a isóclina nula vertical dos predadores $x^* = \frac{k_H - 1}{2}$ intercepta a isóclina nula parabólica das presas em seu vértice.

3. **Condição de transversalidade ($\frac{dT}{dk}\big|_{k=k_H} \neq 0$):**

$$\frac{dT}{dk} = \frac{\alpha(1+2x^*)}{k^2} \implies \left.\frac{dT}{dk}\right|_{k=k_H} = \frac{\alpha}{1+2x^*} > 0$$

   Como os autovalores complexos conjugados $\lambda(k) = \frac{T(k) \pm i\sqrt{4D(k) - T(k)^2}}{2}$ cruzam o eixo imaginário transversalmente com velocidade não nula $\frac{d(\mathrm{Re}\,\lambda)}{dk} > 0$, ocorre uma **bifurcação de Hopf supercrítica** em $k = k_H$.

Interpretação Ecológica (Paradoxo do Enriquecimento):

- Quando $x^* < k < k_H$, temos $T < 0$, de modo que E^* é localmente assintoticamente estável e ambas as populações convergem para um estado estacionário de coexistência.
- Quando $k > k_H$ (por exemplo, ao enriquecer artificialmente um ecossistema com nutrientes para elevar a capacidade de suporte k das presas), temos $T > 0$: o equilíbrio E^* perde estabilidade e torna-se uma espiral instável envolvida por um **ciclo limite estável**. Contraintuitivamente, o enriquecimento ambiental provoca oscilações populacionais de grande amplitude (ciclos de explosão e colapso), levando ambas as espécies perigosamente próximas de zero nos vales de cada ciclo e aumentando o risco de extinção por flutuações estocásticas.