

Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Instituto de Matemática

PERMANÊNCIA E ESTABILIDADE
NA EQUAÇÃO DE LOTKA-VOLTERRA

por
IVÁN EDGARDO PAN

Dissertação submetida ao Curso de Pos-Graduação em
Matemática como requisito parcial para a obtenção do
grau de Mestre.

Orientador
Prof. Claus Ivo Doering

Porto Alegre, Agosto de 1992.

UFFRS
SISTEMA DE BIBLIOTECAS
BIBLIOTECA SETORIAL DE MATEMÁTICA

Abstract

We show a relation of several different concepts of stability (permanence, asymptotic stability and VL-stability) for the Lotka-Volterra equations and certain algebraic properties of the Interaction Matrix. We analyze the saturated equilibrium points.

Resumo

Estuda-se a relação entre vários conceitos de estabilidade (permanência, estabilidade assintótica e VL-estabilidade) para a equação de Lotka-Volterra e certas propriedades algébricas da Matriz de Interação. Analisa-se os pontos de equilíbrio saturados.

Agradecimentos

Em primeiro lugar, gostaria de agradecer à minha companheira Alice, que tanto me ajudou com o português deste trabalho, assim como me deu forças para correr sob a chuva de intermináveis sábados. Sábados povoados de teclas e letras verdes que foram dando vida às folhas que seguem.

Em segundo lugar, agradeço a meu orientador Claus por ter recebido com alegria a idéia de trabalharmos juntos e ter me apoiado incondicionalmente, conseguindo, em particular, a maior parte da bibliografia que necessitei.

Agradeço também, a todos aqueles que direta ou indiretamente fizeram possível esta etapa, e que seria difícil aqui nomear.

Finalmente, agradeço ao sol, à lua e às lampadinhas por brilhar.

INDICE

1.1	Equação de Volterra em dimensão 2	2
1.1.1	História do problema	2
1.1.2	Princípio de Volterra	4
1.1.3	A equação predador-presa com competição	5
2.1	Equação de Lotka-Volterra em dimensão n	9
2.1.1	Generalidades	9
2.1.2	Equilíbrio interior	12
2.1.3	A equação de Lotka-Volterra para cadeias de alimentos	15
2.1.4	O princípio de exclusão	17
2.2	Permanência e persistência para a equação de Lotka-Volterra	18
2.2.1	Critérios para permanência	18
2.2.2	Um teorema do índice para sistemas permanentes	26
2.2.3	Pontos de equilíbrios saturados e um teorema geral do índice	27
2.2.4	Condições necessárias para permanência	32
2.2.5	Condições suficientes para permanência	37
3.1	Estabilidade em comunidades com n espécies	45
3.1.1	Mutualismo e M -matrizes	45
3.1.2	Limitação uniforme e B -matrizes	50
3.1.3	VL-estabilidade e estabilidade global	58
3.1.4	P -matrizes e comunidades com estrutura especial	62

Introdução

1.1 Equação de Volterra em dimensão 2

1.1.1 História do problema

Nos anos posteriores à primeira guerra mundial, a quantidade de peixes predadores no mar Adriático, estava consideravelmente maior do que antes da guerra. As hostilidades entre Austria e Italia tinham interrompido a pesca numa grande extensão, mas por que isto foi mais favorável para os predadores que para as suas presas? Quando esta pergunta foi colocada para o famoso matemático Volterra, este propôs um sistema de equações diferenciais em duas variáveis x e y , que representam as densidades de presa e predador respectivamente: Volterra assumiu que a taxa de crescimento da população de presa, em ausência de predador, era dada por uma constante a , mas decrescia linearmente como função da densidade de predador, y . Isto fornece a equação :

$$\frac{\dot{x}}{x} = a - by \quad (a, b > 0).$$

Além do mais, foi suposto que a presa era a fonte fundamental de alimento do predador, de forma que em ausência da primeira, a segunda deveria morrer o que significa uma taxa de crescimento negativo; mas esta taxa seria proporcional à densidade de presa, ou seja:

$$\frac{\dot{y}}{y} = -c + dx \quad (c, d > 0).$$

As duas equações juntas fornecem o sistema:

$$\begin{cases} \dot{x} = x(a - by) \\ \dot{y} = y(-c + dx) \end{cases} \quad (1.1)$$

onde, por razões biológicas, tanto x quanto y não podem ser negativas, ou seja,

$$(x, y) \in \mathbf{R}_+^2 = \{(x, y) : x, y \geq 0\}.$$

Tomando alternadamente $x = 0$ e $y = 0$, vê-se claramente que os semi-eixos positivos, \vec{Ox} e \vec{Oy} , são trajetórias, sendo assim conjuntos invariantes, enquanto a origem é um ponto de equilíbrio. Existe um único ponto de equilíbrio interior, ou seja, em $\text{int}\mathbf{R}_+^n$, que é

$$p = (\bar{x}, \bar{y}) = \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b}\right).$$

Os sinais de \dot{x} e \dot{y} dependem de y ser maior que \bar{y} , e x maior que \bar{x} . Assim $\text{int}\mathbf{R}_+^n$ se divide em quatro regiões I, II, III, IV, como mostra a figura 1.1.

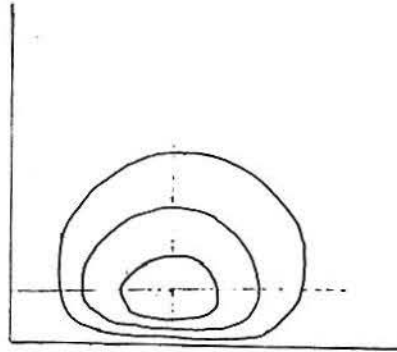


Figura 1.1

Vejamos que p é rodeado por órbitas periódicas que viajam de I para II, de II para III, etc...no sentido contrário ao dos ponteiros do relógio.

Se multiplicamos

$$\frac{\dot{x}}{x} = a - by$$

por $c - dx$ e

$$\frac{\dot{y}}{y} = -c + dx$$

por $a - by$, somando obtemos

$$\left(\frac{c}{x} - d\right)\dot{x} + \left(\frac{a}{y} - b\right)\dot{y} = 0$$

ou

$$\frac{d}{dt}(c \ln x - dx + a \ln y - by) = 0. \quad (1.2)$$

Fazendo

$$H(x) = \bar{x} \ln x - x, \quad G(y) = \bar{y} \ln y - y \quad (1.3)$$

e

$$V(x, y) = dH(x) + bG(y),$$

obtemos

$$\frac{d}{dt} V(x(t), y(t)) = 0,$$

ou seja

$$V(x(t), y(t)) = cte, \quad (1.4)$$

onde $(x(t), y(t))$ representa uma solução de (1.1). Assim V é uma constante de movimento para (1.1) em $int\mathbf{R}_+^n$, logo, as órbitas de (1.1) são as curvas de nível de V .

Dado que

$$\frac{dH}{dx}(\bar{x}) = \frac{\bar{x}}{x} - 1 \text{ e } \frac{d^2H}{dx^2} = -\frac{\bar{x}}{x^2} < 0,$$

H atinge o seu máximo em $x = \bar{x}$. De maneira completamente análoga, G atinge o seu máximo em $y = \bar{y}$. Então V tem um máximo estrito global em p . É fácil, então, ver que os conjuntos de nível de V são curvas fechadas em volta de p , logo as órbitas de (1.1) são periódicas. O cálculo do sentido das órbitas decorre facilmente de um estudo dos sinais de \dot{x} e \dot{y} nas regiões correspondentes.

1.1.2 Princípio de Volterra

Pelo feito na seção anterior, as densidades de predador e presa, na equação (1.1), oscilam periodicamente, com frequências e amplitudes dependendo das condições iniciais. O tempo médio das densidades, porém, permanecerá constante e igual aos correspondentes valores de equilíbrio, isto é:

$$\frac{1}{T} \int_0^T x(t)dt = \bar{x}, \quad \frac{1}{T} \int_0^T y(t)dt = \bar{y}, \quad (1.5)$$

onde T é o período da oscilação. Este é o chamado princípio de Volterra, em homenagem a quem o demonstrou. Com efeito,

$$\frac{d}{dt}(\ln x) = \frac{\dot{x}}{x} = a - by,$$

e, integrando em $[0, T]$,

$$\ln x(T) - \ln x(0) = aT - b \int_0^T y(t) dt; \quad (1.6)$$

dado que $x(T) = x(0)$,

$$\frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt = \frac{a}{b} = \bar{y}.$$

Um resultado análogo vale para a densidade $x(t)$. Concluindo o raciocínio.

A explicação que Volterra deu para justificar o crescimento do predador e a diminuição da presa durante a guerra, foi a seguinte:

A pesca reduz a razão de crescimento da presa de a , para uma razão, digamos $a - k$ (supondo que a taxa de pesca é constante), e aumenta a razão de decrescimento dos predadores de c para $c + m$ (com $m > 0$), por diminuição de alimento. Porém, as constantes de interação, d e b , não trocam. A densidade média de predador passará então a ser $a - k/b$ e assim, menor que no estado não perturbado (sem pesca). De maneira análoga, a densidade de presa será $c + m/d$ e então maior que no estado não perturbado.

Observação1. O mesmo argumento que explica o crescimento do predador no caso da pesca, mostra que uma praga que é o alimento básico de uma ave, por exemplo, pode ter incentivado o seu crescimento pela utilização de insecticidas (este seria o fator externo que faria as vezes da pesca no outro caso).

Observação2. Como veremos no próximo capítulo, o princípio de Volterra permanece válido para uma classe de equações mais realistas (ver a seção abaixo).

1.1.3 A equação predador-presa com competição

Na equação (1.1) tem lugar o fato não realista de que, em ausência de predadores ($b = 0$) a população de presa cresce exponencialmente, ou seja, não esta limitada. Uma suposição mais realista, é assumir que no seio

da especie existe competiçã pelo habitat (espaço, alimento). Há um modelo matemático simples para isto. Tal modelo presupõe que a competiçã manifesta-se acarretando uma perda na taxa de crescimento da presa, que é proporcional com a propria densidade, ou seja,

$$\dot{x} = x(a - ex) \quad (e > 0).$$

Um raciocínio análogo vale para o predador, e assim (1.1) torna-se

$$\begin{cases} \dot{x} = x(a - ex - by) \\ \dot{y} = y(-c + dx - fy) \end{cases} \quad (1.7)$$

onde $e > 0$ e $f \geq 0$. De novo \mathbf{R}_+^n é invariante, e igualmente $int\mathbf{R}_+^n$. O bordo $\partial\mathbf{R}_+^n$ de \mathbf{R}_+^n , consiste de cinco órbitas, a saber: dois pontos de equilíbrio, $0 = (0, 0)$ e $p = (a/e, 0)$; dois intervalos, $(0, a/c)$ e $(a/c, \infty)$ do eixo x positivo e o eixo y positivo.

Apontando à análise do que acontece em $int\mathbf{R}_+^n$, ou seja, na presença das duas populações, nós olhamos para as isóclinas

$$\dot{x} = 0, \quad \dot{y} = 0.$$

A isóclina x é o conjunto onde $\dot{x} = 0$, quer dizer, onde o campo vetorial associado a (1.7) é vertical, isto é, onde

$$ex + by = a. \quad (1.8)$$

De forma semelhante, o campo é horizontal no conjunto

$$dx - fy = c. \quad (1.9)$$

Dependendo dos parâmetros, as isóclinas podem ou não se cortar em $int\mathbf{R}_+^n$. Nós estudaremos separadamente os dois casos.

Caso 1: As isóclinas não se cortam em $int\mathbf{R}_+^n$.

$int\mathbf{R}_+^n$ fica dividido em três regiões, I, II e III, (ver figura 2.1). Em I, dado que $\dot{x} < 0$, o campo aponta para a esquerda, logo, dado $q = (x_0, y_0)$ em I, a órbita por q tem que atravessar $\dot{y} = 0$ e passar para II. Com efeito, de outra forma a órbita ficaria no compacto limitado pelo eixo x , $\dot{y} = 0$ e $x = x_0$, e isto contradiz o teorema de Poinaré-Bendixson, que nessas condições assegura a existência de pontos de equilíbrio nesta região, o que é impossível.

Concluimos pois, que toda órbita que começa em I, passa a II.

Em II as duas derivadas são negativas. Um argumento parecido com o usado acima faz concluir que toda órbita que começa em II, passa a III, ou converge a p .

Finalmente, em III, $\dot{x} > 0$ e $\dot{y} < 0$, logo III é invariante positivamente, ou seja, nenhuma órbita pode abandoná-lo. Assim, toda órbita em III, converge a p .

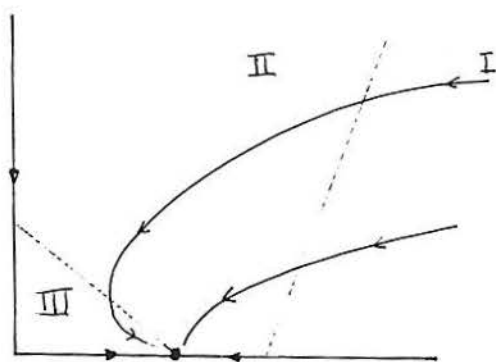


Figura 2.1

Caso 2: As isoclinas interseitam-se num ponto $p = (\bar{x}, \bar{y})$ em $\text{int}\mathbf{R}_+^n$.

p é um ponto de equilíbrio de (1.7). Neste caso, $\text{int}\mathbf{R}_+^n$ é dividido em quatro regiões, I, II, III e IV (ver figura 3.1).

Seja

$$V(x, y) = dH(x) + bG(y)$$

a função de (1.3).

$$\begin{aligned} \dot{V}(x, y) &= \frac{\partial V}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial V}{\partial y} \dot{y} \\ &= d\left(\frac{\bar{x}}{x} - 1\right)x(a - by - ex) + b\left(\frac{\bar{y}}{y} - 1\right)y(-c + dx - fy). \end{aligned}$$

Dado que \bar{x}, \bar{y} são soluções de (1.8) e (1.9), podemos trocar a e c por $e\bar{x} + b\bar{y}$ e $d\bar{x} - f\bar{y}$, respectivamente. Isto fornece

$$\begin{aligned} \bar{x} - xV(x, y) &= d(\bar{x} - x)(b\bar{y} + e\bar{x} - by - ex) + b(\bar{y} - y)(-d\bar{x} + f\bar{y} + dx - fy) \\ &= de(\bar{x} - x)^2 + bf(\bar{y} - y)^2 \geq 0. \end{aligned} \quad (1.10)$$

Pelo teorema de Liapunov, todo conjunto ω -limite de uma órbita em $\text{int}\mathbf{R}_+^n$, está contido em $\{(x, y) : \dot{V}(x, y) = 0\}$. Para $f > 0$, isto consiste

só do ponto p . Se $f = 0$, o tal conjunto é a semi-reta positiva $\bar{x} = x$, que denotamos por L . Mas o conjunto ω -limite deve ser um invariante em L . Como L tem dimensão um e $\dot{y} < 0$ ali, p será o único ponto ω -limite, e assim, p será assintoticamente estável.

Além do mais, a análise dos sinais permite observar que as soluções convergem em espirais até p .

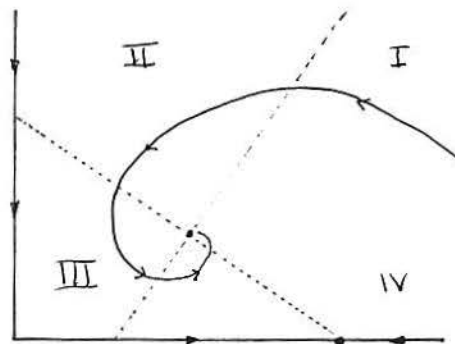


Figura 3.1

Com isto, damos por concluída esta introdução aos problemas que abordaremos nas partes posteriores. Para sermos mais precisos, neste trabalho faremos uma análise mais profunda da dinâmica da equação de Lotka-Volterra em dimensão n . Isto será feito em duas grandes etapas. Na primeira, estudaremos a permanência de tal equação, dando condições necessárias e suficientes para tal fenômeno acontecer, em termos de certas propriedades algébrico-geométricas tanto da matriz de interação (e as suas submatrizes principais) quanto da matriz jacobiana do campo associado à equação. Finalmente, relacionaremos vários conceitos de estabilidade com diferentes propriedades algébricas da matriz de interação. Para tudo isto, no que se refere a qualquer conceito de sistemas dinâmicos remetemos o leitor à referência [1]

Parte I

Permanência na equação de Lotka-Volterra

2.1 Equação de Lotka-Volterra em dimensão n

2.1.1 Generalidades

A equação de Lotka Volterra para n populações, é um sistema de equações diferenciais da forma:

$$\dot{x}_i = x_i(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j); \quad i = 1, \dots, n \quad (2.11)$$

onde x_i denota a densidade e r_i a taxa de crescimento ou decaimento (segundo o seu sinal) intrínseco da i -ésima população respectivamente; a_{ij} , por sua vez, descreve o efeito da j -ésima população sobre a i -ésima, cujo sinal será positivo ou negativo se tal efeito incentiva ou inibe o crescimento respectivamente. A matriz $A = (a_{ij})$ chama-se a matriz de interação, sendo as suas entradas, por isso chamadas coeficientes de interação.

O espaço de estados é o octante $\mathbf{R}_+^n = \{x \in \mathbf{R}_+^n: x_i \geq 0, i=1, \dots, n\}$. Os pontos do bordo, $\partial\mathbf{R}_+^n$, de \mathbf{R}_+^n estão nos planos coordenados $x_i = 0$, que correspondem aos estados onde a i -ésima espécie encontra-se ausente. Estas faces são invariantes, dado que $x_i(t) \equiv 0$ é a única solução da i -ésima equação em (2.11), satisfazendo $x_i(0) = 0$. Neste modelo pois, imigração não é possível. Assim $\partial\mathbf{R}_+^n$ e conseqüentemente \mathbf{R}_+^n , são invariantes. O interior

$\text{int}\mathbf{R}_+^n$ de \mathbf{R}_+^n , também resulta invariante, e desta forma, se $x_i(0) > 0$, então $x_i(t) > 0$ para todo t .

Observação 1. A restrição de (2.11) a uma face qualquer do bordo, novamente é uma equação de Lotka-Volterra.

Antes de dar qualquer conceito referente à equação (2.11), veremos que ela é equivalente à seguinte equação da dinâmica de jogos

$$\dot{x}_i = x_i[(Ax)_i - x \cdot Ax] ; i = 1, \dots, m \quad (2.12)$$

no conjunto $\hat{S}_m = \{ x \in \mathbf{R}^m : \sum_{i=1}^m x_i = 1, x_i \geq 0 \forall i, x_m > 0 \}$ com $m = n+1$. Para ver isto, observemos primeiramente que se adicionamos uma constante c_j na j -ésima coluna da matriz A em (2.12), esta não é alterada. Com efeito, se B é a matriz A alterada na j -ésima coluna, então

$$(Bx)_i = (Ax)_i + c_j x_j$$

e daí

$$Bx = Ax + c_j x_j \begin{pmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}$$

logo

$$x \cdot Bx = x \cdot Ax + c_j x_j \left(\sum_{i=1}^m x_i \right);$$

como $(\sum_{i=1}^m x_i) = 1$, concluímos que

$$x_i((Bx)_i - x \cdot Bx) = x_i((Ax)_i - x \cdot Ax)$$

e com isto a afirmação.

O que foi feito acima nos permite supor que a última linha em A é composta de zeros.

Agora, façamos $y_{n+1} \equiv 1$ e consideremos a transformação $y \rightsquigarrow x$ dada por

$$x_i = \frac{y_i}{\sum_{j=1}^{n+1} y_j}, i = 1, \dots, n+1$$

que leva o conjunto

$$\{y \in \mathbf{R}^{n+1} : y_{n+1} = 1, y_i \geq 0, i = 1, \dots, n\}$$

em \hat{S}_{n+1} . Evidentemente, tal transformação é inversível, e a sua inversa é dada pelas relações

$$y_i = \frac{y_i}{y_{n+1}} = \frac{x_i}{x_{n+1}}, \quad i = 1, \dots, n+1$$

de onde decorre que as duas são diferenciáveis. Pela regra do quociente:

$$\dot{y}_i = \left(\frac{x_i}{x_{n+1}} \right) = \frac{\dot{x}_i}{x_{n+1}} - \frac{x_i \dot{x}_{n+1}}{x_{n+1}^2}.$$

Pela nossa suposição com respeito à última fila de A e usando a equação (2.12), concluímos que

$$\dot{x}_{n+1} = -x_{n+1}x \cdot Ax$$

e daí

$$\begin{aligned} \dot{y}_i &= \frac{x_i}{x_{n+1}} (Ax)_i \\ &= y_i \sum_{j=1}^{n+1} a_{ij} x_j \end{aligned}$$

Se fazemos agora a mudança de variáveis $t = s/x_{n+1}$ e denotamos

$$z(s) = y(s/x_{n+1})$$

então

$$\frac{dz}{ds} = \frac{\dot{y}}{x_{n+1}}$$

de modo que

$$\begin{aligned} \frac{dz_i}{ds} &= \frac{\dot{y}_i}{x_{n+1}} \\ &= z_i (a_{i,n+1} + \sum_{j=1}^n a_{ij} z_j) \end{aligned}$$

pois $y_{n+1} = 1$. Se $r_i = a_{i,n+1}$, obtemos uma equação do tipo da equação (2.11), a saber:

$$\frac{dz_i}{ds} = z_i (r_i + \sum_{j=1}^n a'_{ij} z_j) \quad (2.13)$$

onde $a'_{ij} = a_{ij}$, neste caso. Analogamente desenvolve-se o argumento na direção contrária, e com isto, temos provado o seguinte:

Teorema 2.1.1..1 *Existe um difeomorfismo de \hat{S}_{n+1} sobre \mathbf{R}_+^n que leva as soluções da equação (2.12) sobre as soluções da equação (2.11).*

Q.E.D.

Observação2. O infinito em \mathbf{R}_+^n corresponde a $x_{n+1} = 0$ em \hat{S}_{n+1} .

Observação3. Em geral, na equação (2.13)

$$r_i = a_{i,n+1} \text{ e } a'_{ij} = a_{ij} - a_{n+1,j}.$$

2.1.2 Equilíbrio interior

Definição 2.1.2..1 *Um ponto de equilíbrio da equação (2.11) chama-se de equilíbrio interior se pertencer ao conjunto $\text{int}\mathbf{R}_+^n$.*

É imediato que tais pontos são as soluções de:

$$r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j = 0; \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.14)$$

cujas componentes são positivas.

Para a equação de Lotka-Volterra, vale o seguinte:

Teorema 2.1.2..1 *$\text{int}\mathbf{R}_+^n$ contém pontos α ou ω -limite se e só se existe um ponto de equilíbrio interior.*

Prova. A volta é trivial, pois o mesmo ponto de equilíbrio coincide com seu α e ω -limite.

Para a ida, seja L a aplicação afim $x \rightsquigarrow y$ em \mathbf{R}^n , definida pelas equações

$$y_i = r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j; \quad i = 1, \dots, n \quad (2.15)$$

e seja K o convexo que resulta de aplicar L ao conjunto $\text{int}\mathbf{R}_+^n$.

Suponhamos que todo ponto de equilíbrio de (2.11) não é interior, ou seja, $0 \notin K$. Pelo teorema de Hahn-Banach, existe um hiperplano H por 0, disjunto de K . Então, existe $c = (c_1, \dots, c_n)$ em H^\perp , tal que $c \cdot y > 0, \forall$

$y \in K$.

Definimos $V: \text{int}\mathbf{R}_+^n \rightarrow \mathbf{R}$ como sendo

$$V(x) = \sum_{i=1}^n c_i \ln x_i.$$

Se $x(t)$ é uma solução de (2.11), então

$$\begin{aligned} \dot{V} &= \sum_{i=1}^n c_i \frac{\dot{x}_i}{x_i} \\ &= \sum_{i=1}^n c_i L(x)_i \\ &= \sum_{i=1}^n c_i y_i \\ &= c \cdot y \end{aligned}$$

onde $c \cdot y > 0, \forall y \in K$.

Por outro lado, se $x, z \in \text{int}\mathbf{R}^n$ são pontos tais que $z \in \omega(x)$, então $\dot{V}(z) = 0$ pelo teorema de Liapunov, o que fornece uma contradição. Análogo para $\alpha(x)$.

Q.E.D.

Observação1. Em geral, (2.14) admitirá solução em $\text{int}\mathbf{R}^n$ ou não admitirá solução alguma, devido às restrições biológicas. Ademais, só no caso degenerado, em que $\det A = 0$, existirá mais de uma solução não trivial: haverá um contínuo de pontos de equilíbrios.

Se existe um único ponto p de equilíbrio interior e se nenhuma das espécies extingue-se ou cresce desmedidamente, então as densidades de população, em media, convergem a p . Este é o principio de Volterra, cujo enunciado matemático é o conteúdo do nosso próximo teorema.

Teorema 2.1.2..2 *Seja $x(t)$ uma solução da equação de Lotka-Volterra, (2.11). Suponhamos que (2.11) tem um único ponto de equilíbrio interior,*

p.

Se existem constantes a e A , tais que $0 < a < x_i < A \forall i$ e $\forall t > 0$ então

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T x_i(t) dt = p_i ; i=1, \dots, n.$$

Prova. Escrevamos (2.11) na forma

$$(\ln x_i)' = r_i + \sum_j a_{ij} x_j$$

e integremo-la entre 0 e T . Logo ao dividir por T , obtemos

$$\frac{\ln x_i(T) - \ln x_i(0)}{T} = r_i + \sum_j a_{ij} z_j(T) \quad (2.16)$$

onde

$$z_j(T) = \frac{1}{T} \int_0^T x_j(t) dt.$$

Obviamente temos que $a < z_j(T) < A$ para todo j e todo $T > 0$.

Agora consideremos uma seqüência arbitrária T_k convergendo a $+\infty$. A seqüência limitada $z_j(T_k)$ admite uma subseqüência convergente. Por “diagonalização” obtemos uma seqüência – que continuamos a denotar T_k – tal que $z_j(T_k)$ converge para todo j a um limite que denotaremos \bar{z}_j . A seqüência $\ln x_i(T_k) - \ln x_i(0)$ também é limitada. Passando (2.16) ao limite, temos

$$0 = r_i + \sum_j a_{ij} \bar{z}_j.$$

Então o ponto $z_j = (\bar{z}_1, \dots, \bar{z}_n)$ é um equilíbrio. Dado que $\bar{z}_j \geq a > 0$, ele pertence a $\text{int}\mathbf{R}_+^n$ e então coincide com p . Isto conclui a prova.

Q.E.D.

Observação3. A unicidade de p é crucial.

Observação4. A prova do teorema dá um método para obter pontos de equilíbrio interior da equação (2.11), quando valerem as hipóteses do teorema.

2.1.3 A equação de Lotka-Volterra para cadeias de alimentos

Uma comunidade de n espécies diz-se que tem estrutura trófica em cadeia, ou que forma uma cadeia de alimentos, se existe uma ordem nela, tal que a espécie j -ésima serve de alimento para a ($j+1$ -ésima) espécie $j+1$ -ésima.

Assumindo coeficientes de interação (tanto intra quanto extra-específicos) constantes na comunidade, as equações que regem a dinâmica da mesma são:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= x_1(r_1 - a_{11}x_1 - a_{12}x_2) \\ &\dots\dots\dots \\ \dot{x}_j &= x_j(-r_j + a_{j,j-1}x_{j-1} - a_{jj}x_j - a_{j,j+1}x_{j+1}) \\ &\dots\dots\dots \\ \dot{x}_n &= x_n(-r_n + a_{n,n-1}x_{n-1} - a_{nn}x_n) \end{aligned}$$

onde $r_i, a_{ij} > 0, \forall i=1, \dots, n$ e $j=2, \dots, n-1$. Diz-se que tal sistema é um sistema com estrutura trófica (para ampliar o conceito de estrutura trófica ver [2, pag 87]).

Teorema 2.1.3..1 *Se o sistema com estrutura trófica admite um único ponto p de equilíbrio interior então ele é assintoticamente estável.*

Prova. Escrevemos o sistema acima na forma $\dot{x}_i = x_i w_i$. Vejamos que a expressão

$$V(x) = \sum_{i=1}^n c_i(x_i - p_i \ln x_i), \tag{2.17}$$

fornece uma função de Liapunov para tal sistema em certo ponto $c = (c_1, \dots, c_n)$.

Para isto,

$$\begin{aligned} \dot{V}(x) &= \sum_{i=1}^n c_i(\dot{x}_i - p_i \frac{\dot{x}_i}{x_i}) \\ &= \sum_{i=1}^n c_i(x_i w_i - p_i w_i) \\ &= \sum_{i=1}^n c_i(x_i - p_i)w_i \end{aligned}$$

ou seja:

$$\dot{V}(x) = \sum_{i=1}^n c_i (x_i - p_i) w_i \quad (2.18)$$

Dado que p é um ponto de equilíbrio, temos

$$r_j = a_{j,j-1} p_{j-1} - a_{j,j+1} p_{j+1} - a_{jj} p_j$$

para $j=2, \dots, n-1$ e uma expressão análoga para $j=1, n$. Isto implica

$$w_j = a_{j,j-1} (x_{j-1} - p_{j-1}) - a_{jj} (x_j - p_j) - a_{j,j+1} (x_{j+1} - p_{j+1}).$$

Pondo $y_j = x_j - p_j$ e usando (2.18), obtemos

$$\dot{V} = - \sum_{j=1}^n c_j a_{jj} y_j^2 + \sum_{j=1}^{n-1} y_j y_{j+1} (-c_j a_{j,j+1} + c_{j+1} a_{j+1,j}). \quad (2.19)$$

Por último, escolhemos as constantes $c_j > 0$, tais que

$$\frac{c_{j+1}}{c_j} = \frac{a_{j,j+1}}{a_{j+1,j}}, j = 1, \dots, n$$

e assim, (2.19) implica

$$\dot{V} = - \sum_{j=1}^n a_{jj} (x_j - p_j)^2 \leq 0.$$

Finalmente, pelo teorema de Liapunov, o conjunto ω -limite de toda órbita em $\text{int}\mathbf{R}^n$, consiste do equilíbrio p .

Q.E.D.

Observação. Em ausencia de competição intra-específica ($a_{jj} = 0$, $j = 1, \dots, n$), p continua sendo atrator global em $\text{int}\mathbf{R}_+^n$, pois, neste caso V resulta uma integral primeira ($\dot{V} \equiv 0$), a qual fornece estabilidade.

2.1.4 O princípio de exclusão

O princípio de exclusão assegura que se n populações dependem linearmente de m recursos, com $m < n$, então, pelo menos uma delas vai se extinguir (em [3, pag 49] se fazem comentários interessantes a respeito da aplicabilidade do mencionado princípio).

A hipótese da dependência linear dos recursos, significa que a taxa de crescimento da i -ésima população, é da forma

$$\frac{\dot{x}_i}{x_i} = b_{i1}R_1 + \dots + b_{im}R_m - \alpha_i \quad ; \quad i = 1, \dots, n \quad (2.20)$$

onde as constantes $\alpha_i > 0$, indicam as taxas de decaimento em ausencia de qualquer recurso. R_k é a abundancia do k -ésimo recurso, e depende das densidades evidentemente. Se tal dependência é linear, ou seja, se

$$R_k = \bar{R}_k - \sum_{i=1}^n x_i a_{ki} \quad (2.21)$$

onde $\bar{R}_k, a_{ki} > 0$; então (2.20) é um caso especial da equação de Lotka-Volterra. Nós não assumiremos (2.21), mas somente pedimos que os recursos sejam esgotáveis, ou seja, que as densidades permaneçam limitadas o tempo todo e que os parâmetros α_i sejam genéricos.

Teorema 2.1.4..1 *Se $m < n$, e $x(t)$ é uma solução limitada de (2.20), então existe $i \in \{1, \dots, n\}$ tal que $\lim_{T \rightarrow \infty} x_i(T) = 0$.*

Prova. Por ser $m < n$, o sistema

$$\sum_{i=1}^n c_i b_{ij} = 0; \quad j = 1, \dots, m$$

possui um subespaço de dimensão $n - m > 0$ de soluções $c = (c_1, \dots, c_n)$ não triviais. Podemos então, por genericidade, escolher c tal que

$$\sum_{i=1}^n c_i \alpha_i = a > 0$$

onde os α_i são como em (2.20).

Portanto

$$\begin{aligned}
 \sum_{i=1}^n c_i (\ln x_i)' &= \sum_{i=1}^n c_i \frac{\dot{x}_i}{x_i} \\
 &= \sum_{i=1}^n c_i \left(\sum_{j=1}^n b_{ij} R_j - \alpha_i \right) \\
 &= \sum_{j=1}^m \left[\left(\sum_{i=1}^n c_i b_{ij} \right) R_j - \sum_{i=1}^n c_i \alpha_i \right] \\
 &= -a.
 \end{aligned}$$

Integrando em $[0, T]$,

$$\prod_{i=1}^n x_i(T)^{c_i} = C \exp(-aT) \quad (2.22)$$

para alguma constante C .

Se T tende a infinito, o lado direito da equação (2.22) tende a zero. Como os x_i são limitadas, existe i_0 tal que $\liminf_{T \rightarrow \infty} x_i(T) = 0$.

Q.E.D.

2.2 Permanência e persistência para a equação de Lotka-Volterra

2.2.1 Critérios para permanência

Definiremos os conceitos de permanência e persistência, para uma classe de equações diferenciais que contém como caso particular a equação de Lotka-Volterra.

Definição 2.2.1.1 Chamamos de equação ecológica a toda equação do tipo

$$\dot{x}_i = x_i f_i \quad ; \quad i = 1, \dots, n \quad (2.23)$$

com x em \mathbf{R}_+^n , e onde $f = (f_1, \dots, f_n)$ é tão regular quanto for necessário.

Observação1. Se A é uma matriz, e $r = (r_1, \dots, r_n)$ um vetor de \mathbf{R}^n , então o caso $f(x) = r + Ax$ fornece a equação de Lotka-Volterra como caso particular.

Definição 2.2.1..2 *Sejam uma equação diferencial*

$$x = g(x) \tag{2.24}$$

definida em um subconjunto B de \mathbf{R}^n e um subconjunto aberto U de B . Dizemos que (2.24) é permanente em U , se existe um subconjunto compacto K de U tal que K contém $\omega(x)$ para todo $x \in U$.

Quando $U = B$ dizemos simplesmente que (2.24) é permanente.

No caso da equação (2.23) considerada em $\text{int}\mathbf{R}_+^n$, a definição acima é equivalente a dizer que existem $\delta > 0$ e $D > 0$ tais que se $x_i(0) > 0 \forall i$ então

$$\liminf_{t \rightarrow \infty} x_i(t) > \delta \quad \forall i \tag{2.25}$$

$$0 < \limsup_{t \rightarrow \infty} x_i(t) \leq D \quad \forall i \tag{2.26}$$

Definição 2.2.1..3 *Se $x_i \geq 0 \forall i$, implica (2.26), dizemos que a órbita de $x = x(0)$ é uniformemente limitada.*

Observação2. (2.25) significa que toda espécie que estiver inicialmente presente não será extinta e que, se alguma aparecer por causa de uma mutação, prosperará.

Definição 2.2.1..4 *(2.23) diz-se fortemente persistente, se vale (2.25) com $\delta = 0$, e (2.26). Se no lugar de (2.25) colocamos $\limsup_{t \rightarrow \infty} x_i(t) > 0$ para toda órbita em $\text{int}\mathbf{R}_+^n$, então (2.23) diz-se persistente.*

Em seguida, mostramos un critério de suficiência para permanência em (2.23), mas antes necessitamos de uma definição.

Definição 2.2.1..5 Consider-se a equação diferencial

$$\dot{x} = g(x) \quad (2.27)$$

definida num aberto G de R^n , e P uma função real definida em \bar{G} tal que P é positiva em G e se anula em ∂G .

P chama-se uma Função Média de Liapunov para (2.27) se existe uma função contínua $\Psi : \bar{G} \rightarrow R$, tal que:

$$\frac{\dot{P}(x)}{P(x)} = \Psi(x), \forall x \in G; \text{ e} \quad (2.28)$$

$$\int_0^T \Psi(x(t)) dt > 0 \forall x \in \partial G, \text{ para algum } T. \quad (2.29)$$

Se além disso, ∂G é compacto,

$$\int_0^T \Psi(x(t)) dt > 0 \forall x \in \omega(y), y \in \partial G, \text{ para algum } T > 0, \quad (2.30)$$

onde $x(t)$ é solução de (2.27).

Observação3. O valor $P(x)$ “mede” a distância de x ao bordo. Se nós tivéssemos $\Psi > 0$ em ∂G (e assim, por continuidade, valeria (2.29)), então, numa vizinhança de ∂G teríamos $\dot{P}(x) > 0$, e com isso P cresceria ao longo das órbitas, ou seja, estas seriam repelidas pelo bordo. Neste caso P atuaria como uma função de Liapunov. Porém, é bastante difícil achar uma tal função . A versão mais fraca definida acima atua “em tempo medio” como uma função de Liapunov.

Para começar, provaremos um teorema mais geral de permanência e logo deduziremos o nosso resultado como corolário.

Teorema 2.2.1..1 Seja $S_n = \{ x \in R^n : \sum_{i=0}^n x_i = 1, x_i \geq 0 \forall i \}$ e consideremos um sistema dinâmico em S_n , que deixe o bordo invariante. Se existe uma função media de Liapunov, então o tal sistema é permanente em $\text{int}S_n$.

Prova. Seja Ψ como na definição acima e $x \in \partial S_n$ um ponto arbitrário. Se existe $T > 0$ tal que

$$\int_0^T \Psi(x(t)) dt > 0$$

então existe T_0 tal que

$$\int_0^{T_0} \Psi(x(t)) dt > 0 \text{ e } \Psi(x(T_0)) \neq 0.$$

Logo,

$$\frac{d}{dt} \left(\int_0^T \Psi(x(t)) dt \right) \Big|_{t=T_0} = \Psi(x(T_0))$$

que é não nulo. Assim, T pode ser escolhido, localmente, como uma função contínua $T(x)$ de ∂S_n . O ínfimo τ de T em ∂S_n é positivo, pois ∂S_n é compacto.

Para $h > 0$, definimos

$$U_h = \{x \in S_n : \exists T > \tau \text{ tal que } \frac{1}{T} \int_0^T \Psi(x(t)) dt > h\};$$

e para $x \in U_h$, definimos

$$T_h(x) = \inf \{T > \tau : \frac{1}{T} \int_0^T \Psi(x(t)) dt > h\}.$$

Agora vejamos que U_h é aberto e que T_h é semi-contínua superiormente, ou seja que $\forall x \in U_h$, $\alpha > 0$, existe um $\delta > 0$ tal que

$$|x - y| < \delta$$

para algum $y \in S_n$, temos

$$y \in U_h \text{ e } T_h(y) < T_h(x) + \alpha. \quad (2.31)$$

De fato, para α e x , há um

$$T \in [\tau, T_h(x) + \alpha)$$

tal que

$$\epsilon = \frac{1}{T} \int_0^T \Psi(x(t)) dt - h > 0$$

pela condição do ínfimo.

Pela continuidade uniforme de Ψ , dado $\epsilon > 0$ existe $\delta_0 > 0$ tal que

$$|x - y| < \delta_0 \implies |\Psi(x) - \Psi(y)| < \epsilon.$$

Como as soluções de uma equação diferencial dependem de forma contínua das condições iniciais, existe $\eta > 0$, tal que

$$|x - y| < \eta \implies |x(t) - y(t)| < \delta_0$$

com $0 \leq t \leq T$, e daí

$$|\Psi(x) - \Psi(y)| < \epsilon, \quad 0 \leq t \leq T.$$

Por tanto

$$\begin{aligned} \frac{1}{T} \int_0^T \Psi(y(t)) dt &> \frac{1}{T} \int_0^T \Psi(x(t)) dt - \epsilon \\ &= h \end{aligned}$$

e assim conclui-se (2.31), já que automaticamente y esta em U_h .

Por (2.29), $\{U_h : h > 0\}$ é um recobrimento por abertos do compacto ∂S_n tal que

$$h_1 < h_2 \implies U_{h_2} \subset U_{h_1}$$

logo existe $h > 0$ tal que U_h é uma vizinhança de ∂S_n (em S_n).

$S_n \setminus U_h$ também é compacto, então P atinge o seu mínimo neste conjunto. Se escolhermos $p > 0$ menor que este mínimo, então

$$I_p = \{x \in S_n : 0 < P(x) \leq p\} \subset U_h.$$

Vejamos agora que se $x \in I_p$, então existe $t > 0$ tal que

$$x(t) \notin I_p.$$

$$x(t) \in I_p \quad \forall t > 0, \quad \text{logo } x(t) \in U_h \quad \forall t > 0$$

logo, para tais $x(t)$, existirá um $T \geq \tau$, tal que

$$\begin{aligned} \frac{1}{T} \int_0^T \Psi(x(t+s)) ds &= \frac{1}{T} \int_t^{T+t} \Psi(x(s)) ds \\ &> h. \end{aligned}$$

Mas $\Psi = (\ln P)'$ em $\text{int}S_n$, e assim

$$\begin{aligned} h &< \frac{1}{T} \int_t^{T+t} (\ln P)'(x(s)) ds \\ &= \frac{1}{T} [\ln P(x(T+t)) - \ln P(x(t))] \end{aligned}$$

e daí

$$P(x(t)) \exp Th < P(x(T+t)),$$

ou seja

$$P(x(t)) \exp h\tau \leq P(x(t)) \exp hT < P(x(T+t)).$$

Isto mostra que P é não limitada, o que fornece uma contradição.

Denotamos por \bar{I}_p ao conjunto $I_p \cup \partial S_n$. Para concluir a prova, basta mostrar que existe um $q \in (0, p)$ tal que

$$x(0) \notin \bar{I}_p \implies x(t) \notin I_q, \forall t \geq 0$$

pois

$$\forall x \in \text{int}S_n, \exists p : x \notin \bar{I}_p.$$

Seja t_0 o mínimo do conjunto

$$\{t > 0 : x(t) \in \bar{I}_p\},$$

\bar{T} uma cota superior da função T_h em \bar{I}_p (compacto) e $x(t_0) = y$. É claro que $P(y) = p$.

Seja m o mínimo do conjunto

$$\{\Psi(z) : z \in S_n\}.$$

Se $m \geq 0$ o teorema é evidente pois P não decresce ao longo de $x(t)$. Se $m < 0$, fazemos $q = p \exp m\bar{T}$. Para $t \in (0, \bar{T})$,

$$\frac{1}{t} \int_0^t \Psi(y(s)) ds \geq m$$

e então, como acima

$$P(y(t)) \geq P(y) \exp mt > \exp m\bar{T} = q.$$

Portanto, $y(t)$ não entra em I_q , para $t \in (0, \bar{T})$. Mais ainda, dado que $y \in I_p$, existe um tempo $T \in [\tau, \bar{T})$ tal que

$$P(y(T)) \geq p \exp h\tau > p$$

já que

$$h < \frac{1}{T} \int_0^T \Psi(x(t)) dt < m \text{ e } \tau < T$$

e com isto

$$\exp h\tau < \exp hT < \exp hm.$$

Em um tempo $t_0 + T$, então, a órbita de x deixa I_p sem ter entrado em I_q .

Reiterando o argumento acima, se conclui que a órbita não atinge nunca $I(q)$.

Q.E.D.

Observação4. É claro que se P e Ψ estão definidas em \hat{S}_n e $\{x_n = 0\} \cap S_n$ é repulsor, o teorema vale.

Como corolário da prova temos o seguinte lema que nos será útil mais adiante

Lema 2.2.1..1 *Na definição acima, (2.29) é redundante, quando ∂G é compacto.*

Prova. Usando o mesmo argumento da prova do teorema, existe $h > 0$ tal que U_h é uma vizinhança de $\omega(x)$ (em S_n) $\forall x \in \partial S_n$. Existe t_1 tal que $x(t) \in U_h \forall t \geq t_1$. Seja $y = x(t_1)$. $y \in U_h$ logo existe $T > 0$ tal que

$$\frac{1}{T} \int_0^T \Psi(y(t)) dt = \frac{1}{T} \int_0^T \Psi(x(t + t_1)) dt.$$

Fazendo a mudança de variáveis $u = t + t_1$, obtemos

$$\frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} \Psi(x(u)) du > h,$$

onde $t_2 - t_1 = T$. Por recorrência existe $t_k \geq t_{k-1} + \tau$ tal que

$$\frac{1}{t_k - t_{k-1}} \int_{t_{k-1}}^{t_k} \Psi(x(u)) du > h, \quad \forall k = 2, \dots$$

Se k é grande, em tempo médio

$$\frac{1}{t_k} \int_0^{t_k} \Psi(x(u)) du > 0.$$

Q.E.D.

Teorema 2.2.1..2 *Suponhamos que a equação (2.23) verifica as seguintes hipóteses:*

1. *Existem soluções uniformemente limitadas.*
2. *Existe uma função media de Liapunov para ela.*

Então é permanente.

Prova. Seja P a função de Liapunov media, tal que $\dot{P}/P = \Psi$ é contínua no interior de \mathbf{R}_+^n . Se $g : \hat{S}_{n+1} \rightarrow \mathbf{R}_+^n$ é a conjugação do teorema (2.1.1..1), definimos uma função Q em \hat{S}_{n+1} com valores reais, como sendo $Q(x) = (P \circ g)(x)$. É claro que Q é diferenciável no interior de \hat{S}_{n+1} e continua em \hat{S}_{n+1} . além do mais,

$$\begin{aligned}\dot{Q}(x) &= dQ(x) \cdot \dot{x} \\ &= d(P \circ g)(x) \cdot \dot{x} \\ &= dP(g(x)) \cdot dg(x) \cdot \dot{x} \\ &= dP(g(x)) \cdot \dot{y} \\ &= \dot{P}(y) \\ &= \dot{P}(g(x))\end{aligned}$$

então

$$\begin{aligned}\dot{Q}(x) &= \dot{P}(g(x)) \\ &= P(g(x))\Psi(g(x))\end{aligned}$$

logo a função $\psi = \Psi \circ g$, verifica $\dot{Q}/Q = \psi$ em $int\hat{S}_{n+1}$. Concluimos então , que Q é uma função de Liapunov estrita em \hat{S}_{n+1} . Pela hipótese da limitação uniforme, o conjunto $\{x_{n+1} = 0\} \cap S_{n+1}$ é um repulsor e daí, pela observação 4 ao pé do teorema (2.2.1..1), a prova está completa.

Q.E.D.

2.2.2 Um teorema do índice para sistemas permanentes

Nesta seção vamos relacionar a permanência de (2.23) com o índice do seu campo vetorial associado. Para definição de índice de um campo com respeito a um conjunto e as suas propriedades básicas indicamos as referências [4, pags 162–164] e [5].

Teorema 2.2.2..1 *Seja U um subconjunto aberto arbitrário de $\text{int}\mathbf{R}_+^n$ contendo todos os pontos ω -limites interiores da equação (2.23), e seja f o campo vetorial associado a tal equação . Se (2.23) é permanente, então f tem grau $(-1)^n$ com respeito a U . Em particular, existe um ponto de equilíbrio em $\text{int}\mathbf{R}_+^n$.*

Prova. Pela permanência, existe um subconjunto compacto K de $\text{int}\mathbf{R}_+^n$ tal que

$$\omega(x) \subset \text{int}K, \forall x \in \text{int}\mathbf{R}_+^n.$$

Seja $\tau(x)$ o tempo da primeira entrada em K :

$$\tau(x) = \inf\{t \geq 0 : x(t) \in \text{int}K\};$$

claramente τ está bem definida em $\text{int}\mathbf{R}_+^n$, pela escolha de K . Pela continuidade do fluxo τ é semi-continua superiormente, e com isso, localmente limitada. Assim τ é limitada em K (compacto) e faz sentido definir T como o seu máximo em K . T será o tempo máximo necessário para que as órbitas que deixam K , retornem a K .

Seja

$$K^+ = \{x(t) : x \in K, 0 \leq t \leq T\}$$

a imagem de $K \times [0, T]$ pelo fluxo de (2.23); K^+ é compacto positivamente invariante.

Seja B um subconjunto de $\text{int}\mathbf{R}_+^n$ homeomorfo a uma bola fechada, contendo K^+ ; o tempo de entrada $\tau(x)$ atinge novamente uma cota superior T' em B .

Se h é o campo vetorial associado com (2.23), definimos a seguinte homotopia:

$$h_t = \begin{cases} h(x) & \text{se } t=0 \\ \frac{1}{t}(x(t) - x(0)) & \text{se } t > 0 \end{cases}$$

Se $x \in \partial B$,

$$\exists t' \text{ tal que } x(t') \in K \ (\omega(x) \subset K).$$

x não é de equilíbrio, já que se fosse estaria em K ; e $x(t) \neq x(0) \forall t > 0$ pois não existem pontos periódicos em ∂B . Desta forma

$$h_t(x) \neq 0 \ \forall x \in \partial B, t \in R.$$

Pelo feito acima, concluímos, fazendo uso da invariância homotópica do índice, que o grau do campo h_t está bem definido para $t \in [0, T']$ e é independente de t .

$$\text{Para } t = T', x(t) \in K \ \forall x \in \partial B$$

logo h_t aponta para dentro de ∂B e daí

$$\deg h_0(x) = \deg h_t(x) = \deg h(x) = (-1)^n$$

em qualquer conjunto aberto limitado que contenha K .

Q.E.D.

Este é o que chamaremos teorema do índice, dado que no caso dos pontos de equilíbrio de f em U serem isolados (e finitos), o grau de f com respeito a U será igual à soma dos índices dos pontos de equilíbrio.

2.2.3 Pontos de equilíbrios saturados e um teorema geral do índice

Definição 2.2.3..1 *Seja p um ponto de equilíbrio da equação (2.23),*

$$\dot{x}_i = x_i f_i ; i = 1, \dots, n.$$

Diz-se que p é saturado, se $f_i(p) \leq 0$ quando $p_i = 0 \forall i$.

Observação 1.

a). Para $p_i > 0$, $f_i(p) = 0$ evidentemente, e então todo ponto de equilíbrio em $\text{int}\mathbf{R}_+^n$ é trivialmente saturado.

b). Para pontos de equilíbrios de $\partial\mathbf{R}_+^n$, a saturação significa que a seleção

não incentiva espécies que não estão aí.

A saturação traduz-se numa condição nos valores próprios da matriz jacobiana do campo associado com a equação (2.23), pois o coeficiente ij da jacobiana em p é da forma

$$\frac{\partial \dot{x}_i}{\partial x_j} = \delta_{ij} f_i(p) + p_i \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(p). \quad (2.32)$$

Fazendo $i = j$ e $i \neq j$ respectivamente, junto com $p_i = 0$, concluímos que $f_i(p)$ é o valor próprio do vetor próprio (esquerdo) e_i . Nós chamamo-lo de valor próprio transversal. Ele mede a razão de aproximação à face $x_i = 0$, perto do ponto de equilíbrio p . Assim, equivalentemente, um ponto de equilíbrio será saturado se e só se todos os seus valores próprios transversais são não positivos.

Daqui em diante (2.23') será (2.23) com soluções uniformemente limitadas. A mesma notação será utilizada para qualquer uma das equações.

Teorema 2.2.3..1 *Existe pelo menos um ponto de equilíbrio saturado para a equação (2.23'). Além do mais, se todos os seus pontos de equilíbrios são regulares, a soma de seus índices é $(-1)^n$ (e então seu número é ímpar).*

Prova. Pela limitação uniforme existe $D > 0$, tal que

$$x \in \text{int}\mathbf{R}_+^n \implies \omega(x) \subset Q$$

onde Q é o paralelepípedo

$$0 \leq x_i \leq D, \quad i = 1, \dots, n.$$

Perturbemos levemente o campo associado à equação (2.23') ao somar uma perturbação ϵh , onde $\epsilon > 0$ e h é um campo em $\text{int}\mathbf{R}_+^n$ tal que a sua coordenada i seja positiva em uma pequena vizinhança da face i de Q (em \mathbf{R}_+^n) e zero em outra parte (ver figura 1.2). Obtemos a equação perturbada

$$\dot{x}_i = x_i f_i(x) + \epsilon h_i, \quad i = 1, \dots, n. \quad (2.33)$$

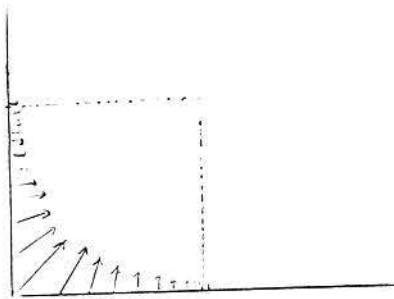


Figura 1.2

Se $\epsilon > 0$ é pequeno, a equação (2.33) é permanente. Pelo teorema do índice, para cada $\epsilon > 0$, existe pelo menos um ponto crítico $p(\epsilon)$ em $\text{int}\mathbf{R}_+^n$, ou seja

$$f_i(p(\epsilon))p(\epsilon) = -\epsilon h_i(p(\epsilon))$$

e então

$$f_i(p(\epsilon)) = -\frac{\epsilon h_i(p(\epsilon))}{p(\epsilon)} < 0. \quad (2.34)$$

Por continuidade, qualquer p ponto de acumulação de $p(\epsilon)$ com $\epsilon \rightarrow 0$, verificará $f_i(p) \leq 0$, o qual mostra a primeira afirmação.

Se todo ponto de equilíbrio de (2.23') é regular, haverá só uma quantidade finita destes pois deverão estar em um compacto pela limitação uniforme. Seja g^ϵ o campo associado à equação (2.33). Derivando temos

$$Jg_i^\epsilon = Jg_i^0 + \epsilon Jh.$$

Se p é um ponto de equilíbrio regular de (2.23'), o ponto $(p, 0)$ será solução de $g_i^\epsilon(x) = 0$ e se ϵ é pequeno $\det Jg_i^\epsilon \neq 0$ em uma vizinhança de $(p, 0)$. Pelo teorema da função implícita, o ponto p será limite de uma família (única) $p(\epsilon)$ de pontos de equilíbrio regulares (e interiores) de (2.33). Como o índice não muda (pela regularidade) quando ϵ tende a zero

$$\text{ind}(g^\epsilon) = \text{ind}(g^0) = (-1)^n.$$

Q.E.D.

Observação2. O $\epsilon > 0$ pequeno, biologicamente representa uma imigração.

Observação3. O fato dos pontos de equilíbrios saturados serem regulares, traduz-se no fato dos valores próprios transversais $f_i(p)$ serem distintos de zero; para ver isso basta calcular a jacobiana do campo em um desses pontos.

A situação com pontos de equilíbrios saturados "degenerados" (com pelo menos um valor próprio transversal igual a zero) é mais complicada, como mostra o seguinte exemplo.

Exemplo . Consideremos a equação de Lotka-Volterra na reta, a saber

$$\dot{x} = ax + r.$$

O único valor próprio transversal é r , e o espaço de fases é a semireta positiva. É claro então que se $r = 0$, o retrato de fases pode ser constante com órbitas pontuais ou a origem e uma órbita convergindo assintoticamente nela ou a origem e uma órbita divergindo ao infinito repelida por ela, segundo o coeficiente a seja zero, negativo ou positivo respectivamente.

Definição 2.2.3..2 A equação (2.23)

$$\dot{x}_i = x_i f_i ; i = 1, \dots, n,$$

diz-se robustamente persistente, se existir um $\epsilon > 0$, tal que, para toda função $g : U \rightarrow R$, diferenciável, se

$$|f(x) - g(x)| < \epsilon, \quad \left| \frac{\partial f}{\partial x_j}(x) - \frac{\partial g}{\partial x_j}(x) \right| < \epsilon, \quad \forall i \neq j, \forall x \in U = \text{int}R_+^n,$$

então $\dot{x} = g(x)$ é persistente.

A definição acima diz que (2.23) é persistente se pequenas perturbações da f na topologia C^1 continuam persistentes.

Observação5. No caso $f(x) = Ax + r$, (2.23) será robustamente persistente se e só se continuar persistente com pequenas perturbações dos a_{ij} .

Agora estendemos o teorema do índice para sistemas robustamente persistentes.

Teorema 2.2.3..2 Se a equação (2.23') é robustamente persistente, então existe um ponto de equilíbrio interior. Mais ainda, o seu grau é $(-1)^n$ com respeito a qualquer subconjunto aberto U de $\text{int}R_+^n$ que contenha todos os seus pontos de equilíbrios interiores.

Prova. Para começar mostramos que não há pontos de equilíbrio saturados no bordo. Se $p \neq 0$ for um tal ponto, então perturbamos (2.23) na forma:

$$\dot{x}_i = x_i(f_i(x) - \epsilon_i), \quad i = 1, \dots, n \quad (2.35)$$

onde

$$\epsilon_i = \begin{cases} \epsilon & \text{se } p_i = 0 \\ 0 & \text{se } p_i > 0 \end{cases}$$

sendo $\epsilon > 0$.

Se ϵ é pequeno, o sistema perturbado será persistente, mas em p terá valores próprios transversais negativos; assim p , que continua sendo de equilíbrio, será hiperbólico nas direções transversais, ou seja existem pontos interiores cujas órbitas convergem a p , o qual contradiz a persistência.

Se $p = 0$ é saturado, por (2.35) resulta hiperbólico, e de novo é impossível.

Consideremos o seguinte conjunto:

$$S = \{x \in \mathbf{R}_+^n : x \text{ é crítico saturado}\}$$

Mostramos que $S \subset \text{int}\mathbf{R}_+^n$, de onde sai a primeira parte pelo teorema do índice. S é fechado evidentemente, pela própria definição. Mais ainda, S é compacto, pela limitação uniforme. Sejam $U \subset V$ abertos tais que:

1. $S \subset U$, com U homeomorfo a uma bola.
2. Os fechos \bar{U} e \bar{V} de U e V , são compactos contidos em $\text{int}\mathbf{R}_+^n$.

$\bar{V} \setminus U$ é, então, compacto e

$$f(x) > 0, \forall x \in \bar{V} \setminus U$$

pois x não pode ser saturado ($x \notin S$); logo

$$\exists c > 0 \text{ tal que } \max_i \{ |f_i(x)| \} \geq c > 0, \forall x \in \bar{V} \setminus U.$$

Comparando isto com (2.34) observamos que a equação perturbada (2.33) não pode ter pontos de equilíbrio em $\bar{V} \setminus U$ se ϵ é escolhido adequadamente.

O grau de (2.34) coincide (por homotopia) com o grau de (2.23) com respeito a U e é, então, $(-1)^n$.

Q.E.D.

Observação. No caso $f(x) = Ax + r$, como f é uma função afim,

$$\max_i \{ |f_i(x)| \} \geq c > 0, \forall x \in \bar{V} \setminus U$$

garante que f é inversível e daí a unicidade do ponto de equilíbrio interior.

2.2.4 Condições necessárias para permanência

Teorema 2.2.4..1 *Se a equação de Lotka-Volterra (2.11) é permanente, então existe um único ponto de equilíbrio interior \hat{x} . Mais ainda, para cada x em $\text{int}\mathbb{R}_+^n$,*

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt = \hat{x}$$

Prova. O teorema do índice (2.2.2.1), implica a existencia de pelo menos um ponto de equilíbrio interior \hat{x} . Se existirem dois, então a linha reta l que os liga, consistirá só de pontos de equilíbrios. Como l intercepta $\partial\mathbb{R}_+^n$, chegamos numa contradição, pois $\partial\mathbb{R}_+^n$ é repulsor, e então não pode ter pontos de equilíbrio arbitrariamente próximos. A unicidade do ponto de equilíbrio interior e a permanência, garantem que (2.11) está nas hipóteses do princípio de Volterra (teorema (2.1.2..2)).

Q.E.D.

Teorema 2.2.4..2 *Suponhamos que (2.11) é permanente e denotemos por D a matriz jacobiana do campo associado a tal equação, calculada no único ponto de equilíbrio interior \hat{x} . Então*

$$(-1)^n \det D > 0 \tag{2.36}$$

$$\text{tr}D < 0 \tag{2.37}$$

$$(-1)^n \det A > 0. \tag{2.38}$$

Prova. \hat{x} é a única solução de $-r = Ax$, logo A é não singular. Pelo teorema do índice, $\text{ind}(\hat{x}) = (-1)^n$.

Sejam $(d_{ij}) = D$ e $(a_{ij}) = A$.

$$\frac{\partial}{\partial x_j} (x_i [r_i + (Ax)_i]) = \delta_{ij} (r_i + (Ax)_i) + x_i a_{ij}$$

Sustituindo \hat{x} na equação acima, concluímos que $d_{ij} = \hat{x}_i a_{ij}$, e daí que D também é não singular.

Agora $ind(\hat{x})$ é o sinal de $\det D$, ou seja

$$\begin{aligned} (-1)^n &= sinal(\det D) \\ &= \frac{\det D}{|\det D|} \end{aligned}$$

e daí segue-se (2.36).

Se X é a matriz diagonal associada ao vetor $(\hat{x}_1, \dots, \hat{x}_n)$, então $D = XA$, e daí

$$\det D = \hat{x}_1 \cdots \hat{x}_n \det A.$$

Como

$$\hat{x}_1 \cdots \hat{x}_n > 0, \quad (-1)^n \det A > 0$$

e temos que (2.38) também vale.

Para mostrar (2.37), suponhamos que (2.11) é permanente e multipliquemos a direita pela função positiva

$$B(x) = \prod_{i=1}^n x_i^{s_i-1}$$

onde os s_i serão escolhidos depois. A equação resultante

$$\dot{x} = h_i(x), \quad i = 1, \dots, n \quad (2.39)$$

onde

$$h_i = x_i(r_i + \sum_{i=1}^n a_{ij}x_j)B(x), \quad (2.40)$$

difere de (2.11) só numa mudança na velocidade, e continua sendo, então, permanente.

Dado que

$$\frac{\partial h_i}{\partial x_i} = B(x)[s_i(r_i + (Ax)_i) + x_i a_{ii}],$$

obtemos

$$div(h)(x) = B(x)[\sum_i^n s_i(r_i + (Ax)_i) + \sum_{i=1}^n x_i a_{ii}] \quad (2.41)$$

a qual no ponto de equilíbrio reduz-se a

$$\operatorname{div}(h)(\hat{x}) = B(\hat{x}) \sum_{i=1}^n \hat{x}_i a_{ii} = B(\hat{x}) \operatorname{tr}(D). \quad (2.42)$$

Temos que

$$\sum_j a_{ij}(x_j - \hat{x}_j) = (Ax)_i - (A\hat{x})_i = (Ax)_i + r_i$$

e

$$\sum_i a_{ii}(x_i - \hat{x}_i) = \sum_i a_{ii}x_i - \sum_i a_{ii}\hat{x}_i = \sum_i a_{ii}x_i - \operatorname{tr}(D)$$

e assim, de (2.41) tiramos que

$$\operatorname{div}(h)(x) = B(x) \left\{ \sum_i s_i \left[\sum_j a_{ij}(x_j - \hat{x}_j) \right] + \sum_i a_{ii}(x_i - \hat{x}_i) + \operatorname{tr}(D) \right\}. \quad (2.43)$$

Como

$$\begin{aligned} \sum_i s_i \left[\sum_j a_{ij}(x_j - \hat{x}_j) \right] &= \sum_j a_{ij} \sum_i s_i (x_j - \hat{x}_j) \\ &= \sum_j \sum_i a_{ij} s_i (x_j - \hat{x}_j) \\ &= \sum_j \left(\sum_i a_{ij} s_i \right) (x_j - \hat{x}_j), \end{aligned}$$

por (2.43) concluímos que

$$\operatorname{div}(h)(x) = B(x) \left[\sum_j (x_j - \hat{x}_j) \left(\sum_i s_i a_{ij} + a_{jj} \right) + \operatorname{tr}(D) \right].$$

Dado que A é não singular, podemos escolher os s_i tais que

$$\sum_i s_i a_{ij} + a_{jj} = 0.$$

Assim

$$\operatorname{div}(h)(x) = B(x) \operatorname{tr}(D). \quad (2.44)$$

Sejam G um conjunto mensurável em $\operatorname{int}\mathbf{R}_+^n$, $\varphi_t(x)$ o fluxo de (2.39),

e

$$\varphi_t(G) = G(t) = \{y = x(t) : x \in G\}.$$

O volume de $G(t)$, pela fórmula de Liouville, verifica a equação

$$\dot{v}(t) = \int_{G(t)} \operatorname{div}(h)(x) d(x_1 \cdots x_n). \quad (2.45)$$

Análogo a como foi feito na prova do teorema do índice, a permanência implica que para toda bola U em $\operatorname{int}\mathbb{R}_+^n$, existem um $T > 0$ e um conjunto compacto K contido em $\operatorname{int}\mathbb{R}_+^n$, tais que

$$\varphi_T(U) = U(T) \subset K;$$

se escolhermos $U \supset K$, então

$$\exists t_0 \text{ tal que } \dot{V}(t_0) < 0.$$

De (2.45) e (2.44), concluímos que $\operatorname{tr}(D) < 0$, e isto finalmente mostra (2.37).

Q.E.D.

Observação1. A última parte da prova acima mostra que o fluxo da equação de Lotka-Volterra (2.11), é expansivo, contrativo ou preserva o volume, segundo $\operatorname{tr}(D)$ seja positivo, negativo ou zero respectivamente.

Observação2. (2.36) e (2.38) também valem para a persistência robusta, pois o teorema do índice também vale aí.

Terminamos esta seção com uma outra condição necessária para a permanência de (2.11).

Teorema 2.2.4..3 *Suponhamos que a equação de Lotka-Volterra (2.11) é permanente ou robustamente persistente e que admite um único ponto crítico y no interior da face $x_k=0$. Então , o menor $A^{(k)}$ obtido omitindo a fila e coluna k -ésimas de A , satisfaz*

$$(-1)^{n-1} \det A^{(k)} > 0$$

Prova. Se \hat{x} é solução de $Ax = -r$, então , por Cramer, temos

$$\hat{x} = -\frac{1}{\det A} \det(a_{i1}, \dots, r_i, \dots, a_{in})$$

onde o r_i encontra-se no k -ésimo lugar. Desenvolvendo segundo a k -ésima fila resulta

$$-\det A\hat{x}_k = \sum_{j=1}^n a'_{ij} (-1)^{k+j} \det_j^k(a_{i1}, \dots, r_i, \dots, a_{in}) \quad (2.46)$$

onde $a'_{kj} = a_{kj}$ se $k \neq j$, $a_{kk} = r_k$ e \det_j^k indica que foram omitidas a k -fila e a j -coluna.

Como $y = (y_1, \dots, y_{k-1}, 0, y_{k+1}, \dots, y_n)$ é ponto interior na face $x_k = 0$, então

$$(Ay)_i + r_i = 0, \quad \forall i \neq k$$

Ou seja,

$$A^{(k)}y^{(k)} + r^{(k)} = 0$$

onde $r^{(k)} = (r_1, \dots, r_{k-1}, r_{k+1}, \dots, r_n)$, e análogo para $y^{(k)}$.

Voltando a (2.46),

$$\det_k^k(a_{i1}, \dots, r_i, \dots, a_{in}) = \det A^{(k)}$$

onde r_i está no lugar k ; e se $k \neq j$ (por Cramer)

$$\det_j^k(a_{i1}, \dots, b_1, \dots, b_2, \dots, a_{in}) = (\det A^{(k)})y_j$$

onde b_1 e b_2 são a_{ij} e r_i ou viceversa, segundo $j > k$ ou $j < k$. Assim (2.46) torna-se

$$-(\det A)\hat{x}_k = (r_k + \sum_{j \neq k} a_{kj}y_j) \det A^{(k)} \quad (2.47)$$

pois em (2.46) r_i forma a coluna k , enquanto que no calculo de y_j , pelo método de Cramer, está na coluna j , logo basta aplicar a propriedade do determinante referente à troca de sinal na permutação das colunas.

Como na demonstração do teorema (2.2.3.2), permanência ou persistência robusta implicam a não existência de pontos de equilíbrio saturados no bordo, ou seja que os valores próprios transversais têm que ser positivos.

Podemos por a equação (2.47) na forma

$$-\frac{\det A}{\det A^{(k)}} \hat{x} = r_k + \sum_{k \neq j} a_{kj}y_j = r_k + (Ay)_k$$

que será positivo pelo comentário acima; observemos que $\det A^{(k)} \neq 0$ por (2.47), já que $\det A \neq 0$. Então

$$(-1)^{n-1} \frac{(-1)\det A}{(-1)^{n-1}\det A^{(k)}} \hat{x} = (-1)^n \frac{\det A}{(-1)^{n-1}\det A^{(k)}} \hat{x} = r_k + (Ay)_k > 0$$

Pelo teorema anterior e a observação 2, $(-1)^{n-1} \det A > 0$.

Q.E.D.

2.2.5 Condições suficientes para permanência

Teorema 2.2.5..1 *A equação da dinâmica de jogos (2.12) é permanente se existe um ponto p no interior de S_n tal que*

$$p \cdot Ax > x \cdot Ax \quad (2.48)$$

para todo ponto de equilíbrio x em ∂S_n .

Prova. Basta mostrar que a função

$$P(x) = \prod_{i=1}^n x_i^{p_i} \quad (2.49)$$

é uma função media de Liapunov. É claro que $P(x) \geq 0$ em S_n e é zero só se $x \in \partial S_n$.

Por indução na dimensão, vê-se facilmente que $\dot{P} = \Psi P$ para

$$\Psi(x) = p \cdot Ax - x \cdot Ax$$

e por indução também vê-se que

$$\forall y \in \partial S_n, \exists T > 0 \text{ tal que } \int_0^T \Psi(y(t)) dt > 0; \quad (2.50)$$

esta última indução é no número r de componentes positivas de y . Nós somente mostraremos a segunda, cuja dificuldade é claramente maior.

Sem perda de generalidade, podemos supor que $y = y_1 e_1$, onde e_1 é o vetor canônico $(1, 0, \dots, 0)$; e daí,

$$\Psi(y) = y_1(p \cdot Ae_1) - y_1^2(e_1 \cdot Ae_1).$$

Então

$$\Psi(y) \geq y_1(p \cdot Ae_1 - e_1 \cdot Ae_1) = y_1 \Psi(e_1),$$

já que $0 < y_1 \leq 1$.

Como e_1 é um vértice de S_n , é de equilíbrio, logo $\Psi(e_1) > 0$ e assim $\Psi(y) > 0$. Pela continuidade, o caso $r = 1$ vale. Suponhamos agora que (2.50) é válida para $r < m$, e que

$$I = \text{sup}(y) = \{i : y_i \neq 0\}$$

tenha cardinalidade m . Nós distinguimos dois casos, a saber:

1. $\omega(y) \subset \partial S_n(I)$ onde

$$S_n(I) = \{x \in S_n : x_i = 0 \forall i \notin I\}$$

ou seja, $S_n(I)$ é a face de S_n que contém y no seu interior. Como y tem m componentes não nulas, então y pertence ao interior dum dos subsimplexos de S_n ; logo o bordo desse será uma união de $m - 1$ simplexos. Concluimos que $\omega(y)$ está contido numa união de faces de dimensão menor ou igual a $m - 1$. Pela nossa suposição, (2.50) vale para todo $z \in \omega(y)$ e pelo lema (2.2.1.1) também vale para y .

2. $\omega(y) \not\subset \partial S_n(I)$.

Neste caso

$$\exists \epsilon > 0, \exists T_n \rightarrow +\infty \text{ tal que } y_i(t_k) > \epsilon \forall i \in I, k = 1, 2, \dots$$

Escrevemos

$$\bar{y}_i(T) = \frac{1}{T} \int_0^T y_i(t) dt \text{ e } a(T) = \frac{1}{T} \int_0^T Ty(t) \cdot Ay(t) dt$$

que são funções limitadas de T . Então, existe uma subsequência de T_k , que continuamos denotando T_k , tal que $\bar{y}_i(T_k)$ e $a(T_k)$ convergem a limites \bar{x}_i e \bar{a} respectivos.

Para $i \in I$, temos

$$(\ln y_i)' = (Ay)_i - y \cdot Ay$$

e portanto, integrando em $[0, T_k]$ e dividindo por T_k , obtemos

$$\frac{1}{T_k}(\ln y_i(T_k) - \ln y_i(0)) = (A\bar{y}(T_k))_i - a(T_k). \quad (2.51)$$

Pela suposição acima, o primeiro termo da esquerda fica limitado, então passando ao limite em k , (2.51) resulta

$$(A\bar{x})_i = \bar{a} \forall i \in I. \quad (2.52)$$

É imediato que $\sum \bar{x}_i = 1$ e $\bar{x}_i \geq 0$ (pois isto vale para $y_i(t)$) $\forall i \in I$ e $x_i = 0$ se $i \notin I$. Então

$$\begin{aligned} \sum_i \bar{x}_i (A\bar{x})_i &= \sum_i \bar{x}_i \bar{a} \\ &= \bar{a} \sum_i \bar{x}_i \\ &= \bar{a} \end{aligned}$$

e daí,

$$\bar{x} \cdot A\bar{x} = \bar{a}$$

de onde sai que \bar{x} é um ponto de equilíbrio em $S_n(I)$ por (2.52). Agora,

$$\frac{1}{T_k} \int_0^{T_k} \Psi(y(t)) dt = \sum_{i=1}^n p_i \frac{1}{T_k} \int_0^{T_k} [(Ay(t))_i - y(t) \cdot Ay(t)] dt$$

converge a

$$\sum_{i=1}^n p_i [(A\bar{x})_i - \bar{x} \cdot A\bar{x}] = p \cdot A\bar{x} - \bar{x} \cdot A\bar{x}$$

o qual é positivo por (2.48). Isto implica (2.50) e portanto a permanência.

Q.E.D.

Observação3. É claro (novamente) que se $\{x_n = 0\}$ é repulsor, basta checar a condição nas outras faces de ∂S_n .

Observação4:

a). Pela demonstração acima, para conseguir permanência, basta encontrar soluções positivas p para as inequações lineares

$$\sum_{i:x_i=0} p_i[(Ax)_i - x \cdot Ax] > 0 \quad (2.53)$$

onde x percorre os pontos de equilíbrios de ∂S_n (usa-se que $\sum p_i = 1$, pois $p \in \text{int} S_n$). Isto é claro pois no passo de indução só se precisa (2.53).

b). Os coeficientes $(Ax)_i - x \cdot Ax$ são valores próprios transversais em x . Portanto, se um ponto de equilíbrio de ∂S_n for saturado, não há chance de existir uma tal função.

c). Se existe um contínuo de pontos de equilíbrios em ∂S_n , então basta checar (2.53) nos pontos extremos do contínuo, como veremos logo depois do seguinte teorema, e isto prova que o número de desigualdades em (2.53) pode ser grande mas é finito.

Pela parte b) da observação é claro o seguinte

Corolário 2.2.5..1 *Se (2.12) não tem pontos de equilíbrio no bordo de S_n então é permanente se e só se existe um ponto p no interior de S_n tal que*

$$p \cdot Ax > x \cdot Ax. \quad (2.54)$$

Prova. Os valores próprios transversais (quando existem) são positivos, logo é trivial definir Ψ como no teorema anterior.

Q.E.D.

Teorema 2.2.5..2 *A equação (2.11') é permanente se existe p em $\text{int} \mathbb{R}_+^n$ tal que*

$$p \cdot (r + Ax) > 0 \quad (2.55)$$

para todo ponto de equilíbrio x em $\partial \mathbb{R}_+^n$; ou seja, se existe uma solução p positiva para

$$\sum_{i:x_i=0} p_i[r_i + (Ax)_i] > 0 \quad (2.56)$$

onde x percorre os pontos de equilíbrios de $\partial \mathbb{R}_+^n$.

Prova. Como vimos na demonstração do teorema (2.1.1.1), se escrevemos a equação (2.11) na variável $z = (z_1, \dots, z_n) \in \mathbf{R}_+^n$, temos associado uma equação do tipo (2.12)

$$\dot{x}_i = x_i[(\tilde{A}x)_i - x \cdot \tilde{A}x], \quad i = 1, \dots, n+1$$

com

$$\tilde{A} = \begin{pmatrix} A & r \\ 0 & 0 \end{pmatrix}$$

onde

$$r = \begin{pmatrix} r_{11} \\ \vdots \\ r_{n-1, n-1} \end{pmatrix},$$

e

$$x = \frac{1}{\alpha(z)}(z_1, \dots, z_n, 1), \quad \text{sendo } \alpha(z) = \sum_{i=1}^n z_i.$$

Analogamente seja

$$\tilde{p} = \frac{1}{\alpha(p)}(p, 1)$$

onde p é dado pelas hipóteses. Então

$$\begin{aligned} \tilde{p} \cdot \tilde{A}x &= \frac{1}{\alpha(z)\alpha(p)}(p, 1) \begin{pmatrix} (Az)_1 r_1 \\ \vdots \\ (Az)_n r_n \\ 0 \end{pmatrix} \\ &= \frac{1}{\alpha(z)\alpha(p)}(p \cdot Az + p \cdot r) \end{aligned}$$

e

$$\begin{aligned} x \cdot \tilde{A}x &= \frac{1}{\alpha(z)^2}(z_1, \dots, z_n, 1) \begin{pmatrix} (Az)_1 r_1 \\ \vdots \\ (Az)_n r_n \\ 0 \end{pmatrix} \\ &= \frac{1}{\alpha(z)^2}(z \cdot Az + z \cdot r) \\ &= \frac{1}{\alpha(z)^2}y \cdot (Az + r). \end{aligned}$$

Os pontos de equilíbrio se correspondem nas duas equações, logo, se x é ponto de equilíbrio em ∂S_{n+1} , z será ponto de equilíbrio em $\partial \mathbf{R}_+^n$, e portanto

$$z \cdot (Az + r) = 0$$

logo

$$\tilde{p} \cdot \tilde{A}x > x \cdot \tilde{A}x$$

e pelo teorema (2.2.5..1) junto com a observação 3, concluímos que (2.11) é permanente.

Q.E.D.

Observação 5. Usando (2.1.1..1) a parte c) da observação 4, decorre do seguinte raciocínio:

se l é uma reta que liga x_1, x_2 , pontos de equilíbrios externos, então se $p \cdot (r + Ax_1), p \cdot (r + Ax_2) > 0$ e $p \cdot (r + Ax) \leq 0$ para algum x no segmento $[x_1, x_2]$, teremos que a função

$$\Theta(t) = p \cdot [r + A(x_2t + (1-t)x_1)]$$

verifica

$$\Theta(0) > 0, \Theta(1) > 0$$

e

$$\exists t_0 : \Theta(t_0) = 0$$

onde $\Theta(t)$ é o ângulo entre p e $r + A(x_2t + (1-t)x_1)$. Isto é absurdo já que

$$\dot{\Theta}(t) = p \cdot [r + A(x_2 - x_1)] = cte.$$

Uma condição geométrica para permanência é dada pelo seguinte:

Teorema 2.2.5..3 *Se o conjunto $D = \{ x \in \mathbf{R}_+^n : r + Ax \leq 0 \}$ (onde as espécies não crescem) é disjunto da envoltória convexa C de todos os pontos de equilíbrios do bordo de \mathbf{R}_+^n , então (2.11') é permanente.*

Prova. Um ponto de equilíbrio z de (2.11) está em D se e só se é saturado. A suposição $C \cap D = \emptyset$ implica a não existência de pontos de equilíbrio saturados no bordo. O teorema do índice mostra então, a existência dum ponto de equilíbrio interior \hat{x} ; este ponto é único pois de outra forma, teríamos uma reta de pontos de equilíbrio (onde os interiores são sempre saturados) intersectando $\partial\mathbf{R}_+^n$, ou seja, $C \cap D \neq \emptyset$, o que é absurdo. Segue-se que A é não singular.

O conjunto convexo, C , pode ser separado do conjunto convexo

$$\hat{D} = \{x \in \mathbf{R}^n : r + Ax \leq 0\}$$

por um funcional linear $\lambda : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}$ da forma $\lambda(x) = \hat{p} \cdot x$. Como A é não singular, pode ser escolhido p tal que $\lambda(x) = pA \cdot x$ ($\hat{p} = pA$). Assim

$$p \cdot Az > p \cdot Ax$$

para todo $x \in \hat{D}$ e para todo ponto de equilíbrio $z \in \partial\mathbf{R}_+^n$. Em particular obtemos

$$p \cdot Az > p \cdot A\hat{x} = -p \cdot r$$

e daí

$$p \cdot (Az + r) > 0$$

e isto, junto com o teorema (2.2.5.2), conclui a prova se mostrarmos que p é positivo. Para ver isto, façamos o seguinte:

Seja v qualquer vetor de \mathbf{R}^n com $Av \leq 0$. Então $\hat{x} + cv$ pertence a \hat{D} para todo $c > 0$ pois

$$r + A(\hat{x} + cv) = cAv \leq 0$$

logo

$$p \cdot Az \geq p \cdot A\hat{x} + cp \cdot Av.$$

Então como $c > 0$ é arbitrário, $p \cdot Av \leq 0$ para tais v . Agora

$$p \cdot Av \leq 0 \quad \forall v : Av \leq 0 \implies p \geq 0.$$

Como

$$\{p : p \cdot (r + Ax) > 0, \forall x \in \mathbf{R}^n\}$$

é um aberto em \mathbf{R}^n , para cada $z \in \partial\mathbf{R}_+^n$, de equilíbrio, podemos escolher $p_z > 0$ numa vizinhança de z , no conjunto S dos pontos de equilíbrio que estão no bordo, $\partial\mathbf{R}_+^n$, de \mathbf{R}_+^n . Como S é compacto existe $p > 0$ tal que

$$p \cdot Az > -p \cdot r \quad \forall z \in S$$

e com isto completamos a prova.

Q.E.D.

Parte II

Estabilidade na equação de Lotka-Volterra

3.1 Estabilidade em comunidades com n espécies

3.1.1 Mutualismo e M-matrizes

Nesta parte toda, estudaremos a relação entre as propriedades de estabilidade da equação de Lotka-Volterra (2.11), e as propriedades algébricas da matriz de interação $A = (a_{ij})$. Como ilustração, começamos com uma seção dedicada ao “mutualismo”, onde tal relacionamento é bastante obvio (Para o conceito de mutualismo ver [2, pag 253]). Para tal situação, temos a seguinte restrição da equação de Lotka-Volterra :

$$\begin{cases} \dot{x}_i = x_i(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}x_j), & i = 1, \dots, n; \\ a_{ij} \geq 0, & 1 \leq i \neq j \leq n. \end{cases} \quad (3.57)$$

Lema 3.1.1..1 *Se a matriz de interação A tem um vetor próprio (esquerdo) $v \geq 0$ com valor próprio $\lambda > 0$, então (2.11) tem soluções que são não limitadas para t crescendo indefinidamente.*

Prova. Podemos supor $vA = \lambda v$ com $v \geq 0$ e $\sum_i v_i = 1$ onde $v = (v_1, \dots, v_n)$.

Consideremos a função

$$P(x) = \prod_{i=1}^n x_i^{v_i}$$

e os conjuntos

$$M_\alpha = \{x \in \mathbf{R}_+^n : P(x) > \alpha\}.$$

Como $v \in S_n$ (pela nossa suposição) e S_n é convexo, então, se $x_i > 0 \forall i$, teremos que

$$\sum_i v_i \ln x_i \leq \ln(\sum_i v_i x_i) \implies P(x) \leq \sum_i v_i x_i$$

E daí, em M_α teremos

$$\begin{aligned} \frac{\dot{P}}{P} &= \frac{\sum_i v_i (\prod_{j \neq i} x_j^{v_j}) x_i^{v_i-1} \dot{x}_i}{P} \\ &= \sum_i v_i \frac{\dot{x}_i}{x_i} \\ &= v \cdot (r + Ax) \\ &= v \cdot r + v \cdot Ax \\ &= v \cdot r + \lambda v \cdot x \\ &\geq v \cdot r + \lambda \alpha. \end{aligned}$$

Para α suficientemente grande, tiramos que $\dot{P} > 0$. Os conjuntos M_α são então invariantes positivamente, e assim, as órbitas de pontos nos tais conjuntos, escapam ao infinito.

Q.E.D.

Teorema 3.1.1.1 *Consideremos a equação (3.57), e suponhamos que admite um ponto de equilíbrio interior \hat{x} . Então, as seguintes afirmações são equivalentes:*

- (M1). *As órbitas em \mathbf{R}_+^n são uniformemente limitadas quando $t \rightarrow +\infty$.*
- (M2). *A matriz A é estável, ou seja: $\Re \lambda < 0 \forall \lambda \in \sigma(A)$.*
- (M3). *Os menores principais de A , alternam o seu sinal:*

$$(-1)^k \det(a_{ij})_{1 \leq i, j \leq k} > 0. \quad (3.58)$$

- (M4). *Para todo $c > 0$, existe um $x > 0$ tal que:*

$$Ax + c = 0 \quad (3.59)$$

- (M5). *Existe um $x > 0$ tal que $Ax < 0$.*
- (M6). *O ponto de equilíbrio \hat{x} é globalmente assintoticamente estável em $\text{int} \mathbf{R}_+^n$, e todas as órbitas (também as do bordo) são uniformemente limitadas quando $t \rightarrow +\infty$.*

Prova:

$M1 \Rightarrow M2$. Dado que A é mutual, podemos escreve-la na forma

$$A = B - cI$$

onde $c > 0$ e B é uma matriz não negativa. Como B está nas hipóteses do teorema de Perron-Frobenius [6, pag 64-65], existe um valor próprio dominante $\rho > 0$ (ou seja, μ é autovalor $\Rightarrow |\mu| \leq \rho$) com autovetores esquerdos e direitos não negativos, $v \geq 0$ e $u \geq 0$ respectivamente (ou seja: $vA = \rho v$, $Au = \rho u$). É evidente que tanto v quanto u são vetores próprios de A com autovalor $\rho - c = \lambda$. $M1$ junto com o lema anterior, mostram que $\lambda \leq 0$.

Vamos supor que $\lambda = 0$. Então $Au = 0$, logo, $\hat{x} + tu$, $t \in R$, corresponde a pontos de equilíbrio de (3.57), e isto contradiz $M1$. Então $\lambda < 0$. Mas todo autovalor tem parte real menor do que ou igual a λ , logo A é estável.

$M2 \Rightarrow M3$. Como A é estável, $\det A$ tem sinal $(-1)^n$. O mesmo vale para toda submatriz principal de A . De fato, se $J \subset \{1, \dots, n\}$, a submatriz principal $B_J = (b_{ij})_{i,j \in J}$ de B tem autovalor dominante $\rho(J)$ o qual não é maior do que o autovalor dominante ρ de B . Assim, as submatrizes $A_J = B_J - cI$ também são estáveis, e seus determinantes têm sinais $(-1)^{\text{card}(J)}$ respectivamente.

$M3 \Rightarrow M4$. Procedemos por indução em n . O caso $n = 1$ é trivial, pois $A = (a)$ com $-\det A = -a > 0$ e daí $a < 0$, então

$$ax + c = 0, c > 0 \Rightarrow x > 0.$$

Vamos supor que o resultado é válido para comunidades de m espécies, com $m < n$. Seja $(c_1, \dots, c_n) > 0$; $a_{11} < 0$ dados por hipótese. Eliminando x_1 da primeira equação envolvida em (3.59), multiplicando por a_{i1}/a_{11} e subtraindo da i -ésima, obtemos

$$\begin{aligned} -\frac{a_{i1}}{a_{11}} \left(\sum_{k=1}^n a_{1k} x_k + c_1 \right) + \left(\sum_{k=1}^n a_{ik} x_k + c_k \right) &= \\ -\left(a_{i1} x_1 + \sum_{k=2}^n a_{i1} \frac{a_{1k}}{a_{11}} x_k + \frac{a_{i1}}{a_{11}} c_1 \right) + a_{i1} x_1 + \sum_{k=2}^n a_{ik} x_k + c_i &= \\ = \sum_{k=2}^n \left[\left(a_{ik} - \frac{a_{i1}}{a_{11}} a_{1k} \right) x_k + \left(c_i - \frac{a_{i1}}{a_{11}} c_1 \right) \right] &= \\ = 0 & \end{aligned}$$

que são $n - 1$ equações .

Sejam

$$\bar{a}_{ik} = a_{ik} - a_{1k} \frac{a_{i1}}{a_{11}} \text{ e } \bar{c}_i = c_i - c_1 \frac{a_{i1}}{a_{11}}, \quad 1 \leq i, j \leq n.$$

$$a_{11} < 0, \quad a_{i1} \geq 0 \forall i \neq 1 \implies \bar{c}_i \geq c_i > 0, \forall i$$

Isto nos dá um sistema linear em x_2, \dots, x_n :

$$\sum_{k=2}^n \bar{a}_{ik} x_k + \bar{c}_i = 0, \quad i = 1, \dots, n \quad (3.60)$$

Agora,

$$\begin{aligned} \det(a_{ij})_{1 \leq i, j \leq n} &= \det \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1k} \\ 0 & \bar{a}_{22} & \dots & \bar{a}_{2k} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & \bar{a}_{k2} & \dots & \bar{a}_{kk} \end{pmatrix} \\ &= a_{11} \det(\bar{a}_{ij})_{2 \leq i, j \leq k} \end{aligned}$$

pelas propriedades de multilinearidade dos determinantes.

$$a_{11} < 0 \text{ e } (-1)^k \det(a_{ij})_{1 \leq i, j \leq k} > 0 \implies (-1)^{k-1} \det(\bar{a}_{ij})_{2 \leq i, j \leq k} > 0$$

e assim, a matriz $\bar{A} = (\bar{a}_{ij})$ verifica $M3$. Por hipóteses de indução, (3.60) tem uma solução positiva $(\bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n)$. Isto fornece uma solução positiva $(x_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_n)$ de (3.59), pois

$$x_k > 0, \quad c_i > 0 \implies -a_{11}x_1 = \sum_{k=2}^n a_{1k}\bar{x}_k + c_1$$

de onde $x_1 > 0$.

$M4 \implies M5$. Trivial.

$M5 \implies M6$. Por mutualismo ($a_{ij} \geq 0$ se $i \neq j$) $M5$ implica que existem

$$d_1, \dots, d_n > 0 \text{ tais que } a_{ii}d_i + \sum_{i \neq j} |a_{ij}| d_j < 0. \quad (3.61)$$

Basta tomar $x = (d_1, \dots, d_n)$. Uma matriz A que verifica (3.61) se diz que é diagonalmente dominante. Vejamos que esta condição assegura estabilidade

assintótica global do ponto de equilíbrio \hat{x} (o qual existe por hipótese) para sistemas de Lotka-Volterra gerais, não só mutuais.

Com efeito, seja

$$V(x) = \max_{i=1,\dots,n} \frac{|x_i - \hat{x}_i|}{d_i}, \quad x \in \mathbf{R}_+^n. \quad (3.62)$$

Então

$$V(x) \geq 0, \text{ e } V(x) = 0 \iff x = \hat{x}.$$

Os conjuntos de nível são caixas de aresta $2d_i$, centradas em \hat{x} , que como veremos, são os bordos de conjuntos compactos invariantes positivamente; mais ainda, se i é tal que $|x_i - \hat{x}_i|/d_i$ é maximal, então

$$\begin{aligned} |x_i - \hat{x}_i|' &= \dot{x}_i \text{ sinal}(x_i - \hat{x}_i) \\ &= x_i [a_{ii}(x_i - \hat{x}_i) + \sum_{j \neq i} a_{ij}(x_j - \hat{x}_j)] \text{ sinal}(x_i - \hat{x}_i) \\ &\leq x_i [a_{ii} |x_i - \hat{x}_i| + \sum_{j \neq i} |a_{ij}| |x_j - \hat{x}_j|] \\ &\leq x_i V(x) [a_{ii} d_i + \sum_{j \neq i} |a_{ij}| d_j] \\ &< 0, \quad \forall x \neq \hat{x} \text{ em } \text{int} \mathbf{R}_+^n. \end{aligned}$$

Concluimos que $V(x)$ é uma função de Liapunov estrita e daí (3.57) é globalmente assintoticamente estável (em $\text{int} \mathbf{R}_+^n$). Pela mesma razão, as órbitas do bordo são uniformemente limitadas (basta restringir a função de Liapunov e usar a observação 1 da primeira seção da parte 2).

$M6 \Rightarrow M1$. É trivial.

Q.E.D.

Observação 1:

- Se \hat{x} está em uma face, também será assintoticamente estável.
- Resulta a unicidade do ponto \hat{x} (interior), já que A é não singular.
- Nas hipóteses do teorema, (3.57) é permanente evidentemente.
- Se \hat{x} está suficientemente perto de uma face, nessa face teremos permanência.

Exemplo . Para $n = 3$, as condições do teorema são equivalentes a $a_{ii} < 0$ e

$\det(A) < 0$, pois:

$a_{ii} > 0$,

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

então

$$a_{11}a_{22} > a_{12}a_{21} > 0$$

,
logo

$$a_{22} > 0 : (-1)^3 \det A > 0$$

e daí $\det A < 0$.

Por último

$$a_{13} \begin{vmatrix} a_{21} & a_{22} \\ a_{31} & a_{32} \end{vmatrix} - a_{23} \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{31} & a_{32} \end{vmatrix} + a_{33} \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{vmatrix} < 0.$$

O primeiro e segundo termos são não negativos pois os a_{ij} são não negativos se $i \neq j$, então $a_{33} < 0$.

Definição 3.1.1..1 *Seja A uma matriz arbitrária. Se A satisfaz qualquer uma das afirmações equivalentes do teorema (3.1.1..1) então $-A$ chama-se uma M -matriz (não singular).*

3.1.2 Limitação uniforme e B -matrizes

Agora pretendemos caracterizar a limitação uniforme.

Teorema 3.1.2..1 *As seguintes condições são equivalentes para uma matriz A :*

(B1). *Para todo $r \in \mathbb{R}_n$, as soluções da equação de Lotka-Volterra (2.11) são uniformemente limitadas para $t \rightarrow +\infty$.*

(B2). *A origem 0 é globalmente assintoticamente estável para as soluções de*

$$\dot{x}_i = x_i(Ax)_i, \quad i = 1, \dots, n \quad (3.63)$$

em \mathbb{R}_+^n .

(B3). *Se existe $x \geq 0$ ($x \neq 0$) e um λ real tal que*

$$x_i(Ax)_i = \lambda x_i, \quad i = 1, \dots, n \quad (3.64)$$

então $\lambda < 0$.

Prova. Como já vimos no teorema (2.1.1..1), com a mudança de variáveis (projetiva)

$$\begin{cases} z_k = x_k/1 + \sum_i x_i; & k = 1, \dots, n \\ z_{n+1} = 1/1 + \sum_i x_i \end{cases} \quad (3.65)$$

a equação (2.11) se transforma na equação replicador (como também é chamada a equação da dinâmica de jogos)

$$\begin{cases} \dot{z}_k = z_k(\sum_j a_{kj}z_j + r_k z_{n+1} - \bar{a}(z)) , & k = 1, \dots, n \\ \dot{z}_{n+1} = -z_{n+1}\bar{a}(z) \end{cases} \quad (3.66)$$

onde z varia em S_{n+1} e

$$\bar{a}(z) = \sum_{i,j} a_{ij}z_i z_j + z_{n+1} \sum_k r_k z_k.$$

$B3 \Rightarrow B1$. Temos que mostrar que o conjunto

$$F_\infty = \{z \in S_{n+1} : z_{n+1} = 0\}$$

é repulsor; ou seja,

$$\exists c > 0 : \liminf_{t \rightarrow +\infty} z_{n+1} > 0, \forall z \in S_{n+1}, \forall z_{n+1} > 0.$$

Para isto, basta mostrar que a função $P(z) = z_{n+1}$ é uma função de Liapunov média numa vizinhança de F_∞ . Pelo mesmo argumento utilizado no teorema (2.2.5..1), isto vale se e só se

$$\frac{\dot{P}(\bar{z})}{P(\bar{z})} = \frac{\dot{z}_{n+1}}{z_{n+1}} \Big|_{\bar{z}} = -\bar{a}(\bar{z}) > 0 \quad (3.67)$$

para todo ponto de equilíbrio \bar{z} tal que $\bar{z}_{n+1} = 0$. Tais pontos de equilíbrio “no infinito”, por (3.66), verificam

$$\bar{z}_i(A\bar{z})_i = \bar{a}(\bar{z})\bar{z}_i. \quad (3.68)$$

Agora, por hipótese, $\bar{a}(\bar{z}) < 0$.

$B1 \Rightarrow B2$. Por hipótese existe uma constante $k > 0$ tal que o conjunto

$$B_k = \{x \in \mathbf{R}_+^n : x_i \leq k \forall i\}$$

contém os ω -limites de soluções de (2.11) com $r = 0$, ou seja de (3.63).

$$y \in \omega(x) \implies y_i \leq k \forall i$$

Como (3.63) é homogêneo, $\alpha x(\alpha t) = y(t)$ também será solução . Com efeito seja $y(t) = \alpha x(\frac{t}{\alpha})$.

$$\begin{aligned} \dot{y}_i(t) &= \frac{1}{\alpha^2} x'_i(\frac{t}{\alpha}) \\ &= \frac{1}{\alpha^2} x_i(\frac{t}{\alpha})(Ax(\frac{t}{\alpha}))_i \\ &= \alpha x_i(\frac{t}{\alpha})(\alpha Ax(\frac{t}{\alpha}))_i \\ &= y_i(t)(Ay(t))_i \end{aligned}$$

ou seja que $y(t)$ é solução de (3.63). Agora seja $z \in \omega(y)$. Então

$$\exists t_k \longrightarrow \infty \text{ tal que } y(t_k) \longrightarrow z$$

logo

$$\alpha x(\frac{t_k}{\alpha}) \longrightarrow z$$

ou seja

$$x(\frac{t_k}{\alpha}) \longrightarrow \frac{1}{\alpha} z$$

e com isto $\frac{1}{\alpha} z$ será um ponto ω - limite de x o que implica

$$z_i \leq \alpha k \forall i \text{ e assim } z_i \leq \alpha k \forall i$$

e daí,

$$\omega(y) \subset B_{\alpha k} \forall y.$$

Fazendo α tender a zero, concluímos.

$B2 \Rightarrow B3$. Seja $\bar{x} \geq 0$ satisfazendo (3.64). Então a semi-reta

$$L = \{t\bar{x} : t > 0\}$$

é invariante, por (3.63); pois se o segundo membro da equação (3.63) é uma expressão da forma

$$f_i(x) = x_i(Ax)_i, \quad i = 1, \dots, n$$

então $f(L) \subset L$ (se o campo deixa invariante um conjunto linear, esse conjunto é invariante pelo fluxo).

Se $y = t\bar{x} \in L$, então

$$\begin{aligned}\dot{y}_i(s) &= t\dot{\bar{x}}_i(s) \\ &= t\bar{x}_i(s)(A\bar{x}(s))_i \\ &= t\lambda\bar{x}_i(s) \\ &= \lambda y_i(s)\end{aligned}$$

para todo $i = 1, \dots, n$, ou seja que em L o fluxo se reduz a $\dot{y} = \lambda y$. Se $\lambda > 0$ as órbitas não são limitadas. Se $\lambda = 0$, L consiste só de pontos de equilíbrio o que contradiz a limitação uniforme. Concluimos que $\lambda < 0$.

Q.E.D.

Observação 1.

a). Da última parte da prova tiramos que se $\bar{x} = (x_1, \dots, x_n)$ satisfaz (3.64), então é vetor próprio (esquerdo ou direito), pois (3.64) implica

$$(x_1, \dots, x_n) \cdot A(x_1, \dots, x_n)^t = \lambda \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)$$

que, multiplicando por $(x_1, \dots, x_n)^t$ nos dá

$$\left(\sum_{i=1}^n x_i^2 \right) A\bar{x} = \lambda \left(\sum_{i=1}^n x_i \right) (x_1, \dots, x_n)$$

logo

$$A\bar{x} = \frac{\lambda \left(\sum_{i=1}^n x_i \right)}{\sum_{i=1}^n x_i^2} \bar{x}$$

e assim L é uma direção principal assintótica.

b). Os \bar{z} em (3.68) correspondem a pontos críticos de (3.65). O correspondente valor próprio transversal é $-\lambda = -\bar{a}(\bar{z})$. A condição $\lambda < 0$ implica \bar{z} não saturado.

Definição 3.1.2..1 Dizemos que uma matriz A é uma *B-matriz*, se verifica as condições do teorema (3.1.2..1).

Teorema 3.1.2..2 *Uma matriz A é B-matriz, se e só se verifica:*
(B4). Para todo $x \geq 0$ ($x \neq 0$) existe um i tal que $x_i > 0$ e $(Ax)_i < 0$.

Prova. $B4 \Rightarrow B3$ é obvio. Para a recíproca, mostramos que $B1$ a $B3$ implicam que a matriz trasposta, A^t , de A verifica $B4$ e pelo já demonstrado, verifica $B3$. Desta forma a classe de B -matrizes é fechada sob trasposições. Logo A verificará $B4$.

Suponhamos que $B1$ ou $B2$ valem para A mas que A^t não satisfaz $B4$.
 Então

$$\exists p \geq 0, p \neq 0 \text{ tal que } p_i(A^t p)_i \geq 0 \forall i.$$

Dado que

$$(A^t p)_i = (pA)_i \geq 0 \forall i \in \text{sup}(p)^1 = I$$

então

$$p \cdot Ax \geq 0 \forall x : \text{sup}(x) \subset I.$$

A função $P(x) = \prod_i x_i^{p_i}$, satisfaz

$$\begin{aligned} \frac{\dot{P}(x)}{P(x)} &= p \cdot (r + Ax) \\ &= p \cdot r + p \cdot Ax. \end{aligned}$$

Esta expressão é não negativa para $r = 0$ e ainda positiva para $r > 0$. Assim P cresce ao longo da órbita de x , se $\text{sup}(x) = \text{sup}(p)$. Todas estas soluções escapam de todo compacto, o que contradiz a hipótese.

Q.E.D.

Observação2. En termos biológicos, o teorema acima quer dizer que para cada estado $x \neq 0$, existe pelo menos uma espécie i cuja taxa de crescimento vê-se reduzida pela interação com as outras espécies.

Exemplo 1. Para $n = 2$ A é B-matriz se e só se $a_{ii} < 0$, e, para interações mutuais, em adição, $\det A > 0$.

Exemplo 2. Se A é uma B-matriz e D é uma matriz diagonal positiva, então tanto DA e AD quanto toda submatriz principal de A , são B-matrizes:

Sejam $\lambda_1, \dots, \lambda_n$, os valores próprios de D , e $x \geq 0$ ($x \neq 0$). Pelo teorema

¹sup foi definido na prova do teorema 2.2.5..1

(3.1.2..2), existe um índice i tal que $x_i > 0$ e $(Ax)_i < 0$

Então

$$[(DA)x]_i = [D(Ax)]_i \lambda_i(Ax)_i < 0$$

Análogo para AD .

Seja

$$A = \begin{pmatrix} A_k & * \\ & * \end{pmatrix}$$

onde os $*$ denotam as submatrizes correspondentes à k -submatriz principal A_k ; sejam

$$y = (x_1, \dots, x_k, 0, \dots, 0) \geq 0 \quad (y \neq 0) \quad \text{logo } x = (x_1, \dots, x_k) \geq 0 \quad (x \neq 0).$$

Por B4 existe $i \leq k$ tal que

$$y_i(Ay)_i < 0. \quad \text{logo } x_i(A^k x)_i < 0.$$

Quando A é B-matriz, a equação de Lotka-Volterra (2.11) tem órbitas uniformemente limitadas, e então o teorema do índice aplica-se. Também podemos aplicar o teorema do índice (geral) para a equação replicador (2.12) e argumentar que B3 proíbe a existência de pontos de equilíbrios saturados com $z_{n+1} = 0$ (observação 1.b). Então todos os pontos de equilíbrios saturados de (2.12) correspondem a pontos de equilíbrios saturados “finitos” de (2.11). Aliás, vale o seguinte resultado “parcial” na direção contrária, cuja demonstração deixamos como exercício.

Teorema 3.1.2..3 *As condições B1 até B3, são equivalentes com as seguintes:*

(B5). *Para todo $r \in R^n$, (2.11) tem um ponto de equilíbrio saturado. Mais ainda, o mesmo vale para todo subsistema.*

(B6). *Para todo $r \leq 0$, (2.11) tem só um ponto crítico saturado, a saber, 0 (vetor nulo).*

Concluimos este parágrafo com mais uma condição suficiente para B-matrizes.

Teorema 3.1.2..4 *Se toda submatriz principal de A é B-matriz e $\det(-A) > 0$, então A também é B-matriz.*

Prova. Suponhamos que A não é B -matriz.

Por $B3$

$$\exists \lambda \geq 0, x \geq 0 (x \neq 0) \text{ tal que } x_i(Ax)_i = \lambda x_i, i = 1, \dots, n.$$

Notemos que x não pertence a $\partial \mathbf{R}_+^n$, pois nesse caso, podemos supor $x_n = 0$ (a menos de renomear as variáveis) e se A_{n-1} é a submatriz que resulta de tirar a n -ésima fila e n -ésima coluna, então

$$x_i(A_{n-1}x)_i = \lambda x_i, i = 1, \dots, n-1$$

com $\lambda \geq 0$ (como já observamos no começo do segunda parte, restrições de equações de Lotka-Volterra dão novamente equações de Lotka-Volterra) o que contradiz que A_{n-1} seja B -matriz. Logo $x > 0$.

Por outro lado, se $\lambda = 0$, $Ax = 0$ o que impede que $\det A \neq 0$. Concluimos pois, que $x \in \text{int} \mathbf{R}_+^n$ e $\lambda > 0$.

Temos $(Ax)_i = \lambda > 0$, então

$$\left(A \frac{x}{1 + \sum_j x_j}\right)_i = \frac{\lambda}{1 + \sum_j x_j} = \mu > 0.$$

Definindo

$$z_i = \frac{x}{1 + \sum_j x_j}, i = 1, \dots, n; z_{n+1} = 0$$

e $z = (z_1, \dots, z_n, 0)$, resulta que z é o único ponto de equilíbrio da equação (3.66) que é interior à face z_{n+1} de S_{n+1} (senão teríamos dois distintos, mas $\det A \neq 0$). Além do mais,

$$\bar{z} = (z_1, \dots, z_n) \implies (A\bar{z})_i = \mu > 0 (\mu = \bar{z} \cdot A\bar{z}).$$

Por Cramer obtemos

$$z_n \det A = \mu \det A_n$$

onde A_n se obtem da matriz A substituindo a última coluna por uma coluna de uns. Subtraindo a última linha de cada uma das primeiras $n-1$ linhas respectivamente, obtemos

$$\det A_n = \det A',$$

onde A' é a matriz $(n-1) \times (n-1)$ correspondente à equação de Lotka-Volterra conjugada da equação da dinâmica de jogos restringida à face z_{n+1}

(ver observação 3 ao pé do teorema 2.1.1.1). Usando a equação (2.32) e tendo em conta que o ponto é interior vê-se que o sinal do $\det A'$ é o mesmo que o sinal do Jacobiano do campo associado a esta equação de Lotka-Volterra, em \bar{z} . Logo o ponto é regular e o seu índice é $-\text{sinal det } A$. Desta forma, na face z_{n+1} teremos $\text{ind}(z) = \text{ind}(\bar{z})$ e $\text{ind}(\bar{z}) = -\text{sinal det } A$.

Para $r = 0$, (3.63) não tem pontos de equilíbrio interiores, pois $\det A \neq 0$. Mais ainda, por B2 as órbitas do bordo convergem à origem.

Agora, $\text{ind}(0) = 0$, pois se A não é B-matriz, A^t também não é. Por B4, existe $p > 0$ com $A^t p \geq 0$. Logo, se $x > 0$, então $A^t p \cdot x \geq 0$, ou seja que $p \cdot Ax \geq 0$. Assim

$$0 \leq p \cdot Ax < 0$$

e daí

$$\bar{A}x > 0 \text{ tal que } Ax < 0$$

mas isto quer dizer que $\text{ind}(0) = 0$.

Para concluir, temos demonstrado que o único ponto de equilíbrio de (3.66) com índice não nulo é \bar{z} , então pelo teorema do índice (geral)

$$\text{ind}(\bar{z}) = (-1)^n$$

logo

$$\text{sinal det}(-A) = -1$$

o que é absurdo, e completa a prova.

Q.E.D.

Exemplo . Uma matriz A com padrão de sinais

$$\begin{pmatrix} - & + & - \\ - & - & + \\ + & - & - \end{pmatrix}$$

o qual corresponde a um sistema predador-presa (cíclico), é B-matriz se e só se $\det A < 0$, pois as submatrizes principais têm padrões

$$(-) \text{ e } \begin{pmatrix} - & + \\ - & - \end{pmatrix}$$

que por sua vez têm matrizes opostas com determinante positivo.

3.1.3 VL-estabilidade e estabilidade global

Nesta seção, retomamos o conceito mais forte de estabilidade, a saber, a estabilidade assintótica global.

Definição 3.1.3..1 *Uma matriz A chama-se Volterra-Liapunov estável (e escrevemos simplesmente VL-estável) se existe uma matriz diagonal positiva D , tal que a matriz simétrica $DA + A^tD$ é definida positiva, ou seja, se existem números positivos*

$$d_1, \dots, d_n, \text{ tais que } \sum_{i,j=1}^n d_i a_{ij} x_i x_j < 0, \forall x \neq 0 \quad (3.69)$$

Observação1. Que A seja VL-estável significa que para certos $d_i > 0$, a função

$$V(x) = \sum_{i=1}^n d_i x_i^2$$

é uma função de Liapunov estrita para a equação $\dot{x} = Ax$, e com isto, que os elipsóides

$$\{x : V(x) \leq c, c > 0\}$$

são estritamente positivamente invariantes.

Teorema 3.1.3..1 *Se A é VL-estável, então para todo vetor r em R^n , a equação de Lotka-Volterra (2.11) tem um ponto de equilíbrio saturado assintoticamente estável em R_+^n .*

Prova. Primeiramente vejamos que (3.69) implica B4. Se

$$x = (x_1, \dots, x_n) \quad x \geq 0 \quad (x \neq 0)$$

podemos supor

$$x_i \geq 0 \iff i \in \{1, \dots, s\} \subset \{1, \dots, n\} \text{ (os primeiros } s \text{ não nulos)}$$

Se d_1, \dots, d_n são os da definição (3.1.3..1), então

$$\sum_{j=1}^s a_{ij} x_j = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \geq 0 \implies d_i \left(\sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right) x_i \geq 0 \quad \forall i = 1, \dots, n$$

e daí

$$\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n d_i a_{ij} x_j x_i \geq 0$$

o qual contradiz a hipótese.

Agora estamos nas hipóteses do teorema do índice geral, logo existe pelo menos um ponto de equilíbrio saturado \bar{x} . Seja $V(x)$ a função definida por

$$V(x) = \sum_{i=1}^n d_i (\bar{x}_i \ln x_i - x_i) \quad (3.70)$$

para $x \geq 0$: $\text{sup}(x) \supseteq \text{sup}(\bar{x})$. V tem um único máximo global em \bar{x}

Por outro lado

$$\begin{aligned} \dot{V}(x) &= \sum_i d_i (\bar{x}_i - x_i) \frac{\dot{x}_i}{x_i} \\ &= \sum_i d_i (\bar{x}_i - x_i) (r_i + \sum_j a_{ij} x_j) \\ &= - \sum_{ij} d_i a_{ij} (x_i - \bar{x}_i) (x_j - \bar{x}_j) \\ &\quad + \sum_i d_i (\bar{x}_i - x_i) (r_i + \sum_j a_{ij} x_j) \end{aligned} \quad (3.71)$$

pois se $\Delta x_k = x_k - \bar{x}_k$, então

$$\begin{aligned} d_i (\bar{x}_i - x_i) (r_i + \sum_j a_{ij} x_j) &= -d_i \Delta x_i [r_i + \sum_j a_{ij} (\Delta x_j + \bar{x}_j)] \\ &= -d_i \Delta x_i [\sum_j a_{ij} \Delta x_j + r_i + \sum_j a_{ij} \bar{x}_j] \\ &= \sum_j -d_i a_{ij} \Delta x_j \Delta x_i + d_i \Delta x_i (r_i + \sum_j a_{ij} \bar{x}_j) \end{aligned}$$

logo, somando em i , se obtem o anunciado.

Pela VL-estabilidade, o primeiro termo de (3.71) é positivo se $x - \bar{x} \neq 0$; o segundo é não negativo, dado que, se $\bar{x}_i > 0$, como \bar{x} é de equilíbrio teremos

$$r_i + \sum_j a_{ij} \bar{x}_j = 0$$

e como também é saturado, se $\bar{x}_i = 0$, teremos

$$r_i + \sum_j a_{ij} \bar{x}_j \leq 0.$$

Logo \bar{x} é globalmente assintoticamente estável.

Q.E.D.

Para concluir, caracterizamos de duas formas a VL estabilidade, nos teoremas (3.1.3..2) e (3.1.3..3) abaixo.

Teorema 3.1.3..2 *Seja A uma matriz reduzível na forma*

$$A = \begin{pmatrix} A_1 & A_2 \\ O & A_3 \end{pmatrix}$$

onde A_1 e A_3 são submatrizes principais. Então , A é VL-estável se e só se A_1 e A_3 são VL-estáveis.

Prova. Se A é VL-estável, é claro que tanto A_1 quanto A_3 são VL-estáveis, pois em geral, qualquer submatriz principal será VL-estável; isto sai do fato que se D é a matriz diagonal dada na definição (3.1.3..1), para A , então

$$x^t(DA + A^tD)x < 0 \forall x \neq 0.$$

Se tomamos A_I , uma submatriz principal, com $I \subseteq \{1, \dots, n\}$, restringindo x e D a I , continua valendo a mesma equação , ou seja

$$x_I^t(D_I A_I + A_I^t D_I)x_I < 0 \forall x_I \neq 0.$$

Provemos a recíproca. Sejam A_1 e A_3 VL-estáveis e D_1 e D_3 respectivamente, como na definição (3.1.3..1). Definimos uma matriz diagonal D como sendo

$$D = \begin{pmatrix} D_1 & 0 \\ 0 & D_3 \end{pmatrix}$$

e temos

$$DA + A^tD = \begin{pmatrix} D_1 A_1 + A_1^t D_1 & D_1 A_2 \\ (D_1 A_2)^t & D_3 A_3 + A_3^t D_3 \end{pmatrix}.$$

Temos reduzido o problema a mostrar que matrizes do tipo

$$\begin{pmatrix} B_1 & B_2 \\ 0 & B_3 \end{pmatrix} \text{ e } \begin{pmatrix} B_1 & 0 \\ B_2^t & B_3 \end{pmatrix}$$

com B_1 e B_3 simétricas definidas negativas, dão lugar a formas bilineares definidas negativas, de onde, somando, obtemos o resultado. Como uma matriz é definida negativa se e só se a sua trasposta o é, basta provar que

$$\begin{pmatrix} B_1 & B_2 \\ 0 & B_3 \end{pmatrix}$$

é definida negativa, sendo sua diagonal formada por matrizes simétricas e definidas negativas.

Por último, se $D_1A_1 + A_1^tD_1$ é simétrica e definida negativa e $\epsilon > 0$, $(\epsilon D_1)A_1 + A_1^t(\epsilon D_1)$ também o é. Logo, basta mostrar que para algum $\epsilon > 0$

$$\begin{pmatrix} \epsilon B_1 & \epsilon B_2 \\ 0 & B_3 \end{pmatrix}$$

é definida negativa sendo B_1 e B_3 como acima. Mas

$$(\epsilon^{-1/2}x, y) \begin{pmatrix} \epsilon^{-1/2}x \\ y \end{pmatrix} = x \cdot B_1x + \epsilon^{1/2}x \cdot B_2y + y \cdot B_3y.$$

Como B_1 e B_3 são definidas negativas, resta tomar ϵ suficientemente pequeno para concluir.

Q.E.D.

Observação2. O teorema é válido também para

$$A = \begin{pmatrix} A_1 & O \\ A_2 & A_3 \end{pmatrix}$$

pois A é VL-estável se e só se A^t é VL-estável.

Observação3. Na prova do teorema se viu que se A é VL-estável então toda submatriz principal também o é.

Exemplo. Se A é VL-estável e D e D' são matrizes diagonais positivas, então A^t , e DAD' são VL-estáveis.

É claro a partir da definição que A^t e DAD' são VL-estáveis se A o é.

Teorema 3.1.3..3 *A é VL-estável se e só se para toda matriz Q definida positiva, QA tem diagonal negativa (i.e.: todas as entradas da diagonal são negativas).*

Prova. Por indução na dimensão, n .

Se $n = 1$ é trivial.

Suponhamos o teorema verdadeiro para dimensões menores que n , e seja A uma matriz $n \times n$.

(\Rightarrow). Sejam

$$A = \begin{pmatrix} A_1 & A_2 \\ A_3 & a_{nn} \end{pmatrix} \text{ e } Q = \begin{pmatrix} Q_1 & Q_2 \\ Q_3 & q_{nn} \end{pmatrix}$$

onde Q é definida positiva. Então $q_{nn} > 0$, já que $q_{nn} = e_n \cdot Q e_n$. Por outro lado, como A é VL-estável e $e_n \cdot (DA + A^t D)e_n = d_n a_{nn}$, tiramos $a_{nn} < 0$.

Por hipótese de indução, a matriz

$$QA = \begin{pmatrix} Q_1 A_1 & * \\ * & q_{nn} a_{nn} \end{pmatrix}$$

tem diagonal negativa.

(\Leftarrow). Tomando $Q = I$, resultam

$$a_{11} < 0, \dots, a_{nn} < 0$$

já que IA tem diagonal (a_{11}, \dots, a_{nn}) .

Se A_I é uma submatriz principal de A , então A_I é VL-estável. Com efeito, se Q_I é definida positiva, definimos $Q = (q_{ij})$ como sendo a seguinte "extensão" de Q_I :

$$q_{ij} = \begin{cases} q_{ij} & \text{se } i, j \in I \\ \delta_{ij} & \text{se } i \text{ ou } j \notin I \end{cases}$$

Assim $(QA)_I = Q_I A_I$ terá diagonal negativa, já que Q continua sendo definida positiva. Logo A_I é VL-estável pela hipótese de indução. Agora pela observação 3, concluímos.

Q.E.D.

Observação 4. Evidentemente se deduz (do teorema acima) que se A_1 e A_2 são VL-estáveis, então $A_1 + A_2$ também o é.

3.1.4 P-matrizes e comunidades com estrutura especial

Para finalizar esta parte, analisamos um pouco mais de perto o que acontece com os pontos de equilíbrio saturados. Em particular, gostaríamos de ter unicidade.

Definição 3.1.4..1 Uma matriz A chama-se P -matriz, se todos os seus menores principais são positivos.

Teorema 3.1.4..1 As seguintes afirmações são equivalentes:

(P1). A é P -matriz.

(P2). Para toda matriz diagonal $D \geq 0$, $A + D$ é uma P -matriz.

(P3). Para todo $x \neq 0$, existe $i \in \{1, \dots, n\}$ tal que $x_i(Ax)_i > 0$.

(P4). Para todo $x \neq 0$, existe uma matriz diagonal $D > 0$, tal que

$$x \cdot DAx = Dx \cdot Ax > 0.$$

(P5). Todo valor próprio real de uma submatriz principal de A é positivo.

Prova: $P1 \Rightarrow P2$. É uma consequência da fórmula de determinantes (bem conhecida, cuja prova pode ser feita por indução e que nós omitimos):

$$\det(A + D) = \sum_I (\prod_{i \notin I} d_i) \det(A_I)$$

onde o somatório varia sobre todos os 2^n subconjuntos $I \subseteq \{1, \dots, n\}$ e A_I é a correspondente submatriz principal; a fórmula vale para submatrizes principais de $A + D$.

$P2 \Rightarrow P3$. Suponhamos que existe $x \neq 0$ tal que $x_i(Ax)_i \leq 0 \forall i$. Seja $I = \text{sup}(x)$ e seja x_I o vetor x restringido a I . As componentes de x_I e de $A_I x_I$ não têm sinais iguais, logo existe uma matriz diagonal D_I não negativa tal que

$$A_I x_I = -D_I x_I \iff (A_I + D_I) x_I = 0.$$

Daí, $A_I + D_I$ é singular, o que fornece uma contradição.

$P3 \Rightarrow P4$. Dado $x \neq 0$, seja $i : x_i(Ax)_i = \delta > 0$.

Construiremos D cuja diagonal, formada por d_1, \dots, d_n , seja tal que $d_i = 1$. Assim

$$\begin{aligned} Dx \cdot Ax &= d_1 x_1(Ax)_1 + \dots + d_n x_n(Ax)_n \\ &= d_i x_i(Ax)_i + \sum_{j \neq i} d_j x_j(Ax)_j \\ &= x_i(Ax)_i + \sum_{j \neq i} d_j x_j(Ax)_j \end{aligned}$$

Se escolhermos $d_j = d > 0 \forall i$ de modo que

$$d \sum_{j \neq i} x_j(Ax)_j > -\delta,$$

então

$$\begin{aligned} Dx \cdot Ax &= x_i(Ax)_i + \sum_{j \neq i} d_j x_j(Ax)_j \\ &= \delta + d \sum_{j \neq i} x_j(Ax)_j \\ &> \delta - \delta = 0. \end{aligned}$$

$P4 \Rightarrow P5$. Seja λ autovalor real de alguma submatriz A_I , e seja x_I um autovetor correspondente.

Definimos um vetor $x \in R^n$ da forma seguinte:

$$x = \begin{cases} (x_I)_j & \text{se } j=i \\ 0 & \text{caso contrário} \end{cases}$$

Seja $D > 0$ a matriz dada pela hipótese. $x_I \cdot D_I x_I$ é uma forma quadrática positiva, e

$$\begin{aligned} 0 &< Ax \cdot Dx \\ &= A_I x_I \cdot D_I x_I \\ &= \lambda x_I \cdot D_I x_I \\ &= \lambda(x_I \cdot D_I x_I). \end{aligned}$$

Portanto $\lambda > 0$, como queríamos provar.

$P5 \Rightarrow P1$. Segue-se do fato de que o determinante duma matriz é o produto dos seus autovalores, já que como A é real, os autovalores complexos (caso existirem) aparecem em pares conjugados.

Q.E.D.

Faz sentido agora, perguntar qual é a relação, se é que existe, entre os conceitos de B-matriz, VL-estabilidade e P-matriz. Uma resposta parcial é dada pelo seguinte teorema .

Teorema 3.1.4..2 *As seguintes afirmações valem para uma matriz A :*

1. Se A é VL-estável, então $-A$ é P -matriz.

2. Se $-A$ é P -matriz, então A é B -matriz.

Prova:

1. Se $-A$ não é P -matriz, então

$$\exists x \neq 0 \text{ tal que } -x_i(Ax)_i \leq 0, \forall i$$

ou seja $x_i(Ax)_i \geq 0 \forall i$, logo, a função $V(x) = \sum_{i=1}^n d_i x_i^2$ não é uma função de Liapunov estrita para a equação diferencial linear associada à matriz A , ou seja, A não é VL-estável (observação 1 da seção anterior).

2. Por indução na ordem n da matriz A .

Se $n = 1$ é trivial; suponhamos que o teorema vale para a matriz $k \times k$ com $k < n$.

Se $-A$ é uma P -matriz $n \times n$, então todas as suas submatrizes principais $-A_I$ são P -matrizes, e logo B -matrizes por hipótese. Como $\det(-A) > 0$, pelo teorema (3.1.2.4), concluímos que A é B -matriz.

Q.E.D.

Teorema 3.1.4.3 A equação de Lotka-Volterra (2.11) tem um único ponto de equilíbrio saturado para cada $r \in \mathbb{R}^n$ se e só se $-A$ é uma P -matriz.

Prova. (\Leftarrow). Pelo teorema anterior, A é B -matriz, e pelo teorema geral do índice, existe um ponto de equilíbrio saturado. Suponhamos por um momento que temos dois tais pontos, x' e x'' . Como x' e x'' estão em \mathbb{R}_+^n ,

$$x'_i < x''_i \implies x''_i > 0; \forall i$$

e daí (dado que x'' é de equilíbrio), $(Ax'')_i + r_i = 0 \forall i$. Dado que x' é saturado, $(Ax')_i + r_i \leq 0 \forall i$. Então nós obtemos

$$(A(x' - x''))_i \leq 0 \text{ e } (x' - x'')_i < 0.$$

Isto mostra que $-A$ reverte os sinais das componentes de $x' - x''$, que são distintas de zero, o que contradiz $P3$.

(\Rightarrow). Agora suponhamos que $-A$ não é P -matriz. Por $P3$

$$\exists x \neq 0 \text{ tal que } x_i y_i \leq 0 \forall i, \text{ onde } y = -Ax.$$

Separando x e y nas suas partes positivas e negativas respectivamente

$$\begin{cases} x = x^+ - x^- \\ y = y^+ - y^- \end{cases}$$

e definindo

$$r = -y^+ - Ax^+ = -y^- - Ax^-,$$

temos as seguintes relações

$$\begin{aligned} r + Ax^+ &= -y^+ \leq 0 \\ r + Ax^- &= -y^- \leq 0 \\ x_i^- y_i^- &= x_i^+ y_i^+ = 0 \end{aligned}$$

o que mostra que tanto x^+ quanto x^- , são pontos de equilíbrio saturados de (2.11).

Q.E.D.

Observação. Poderia pensar-se que (2.11) sempre tem um ponto crítico saturado que é a origem, mas isto só vale para $r \leq 0$, pois em $0, (A0)_i + r_i \leq 0$, que ecologicamente reflete a existência de taxas de crescimento não positivas. Assim, no caso de competição intra-específica, se A for VL-estável, pelos teoremas (3.1.4..2) e (3.1.4..3), vai existir a origem como único ponto de equilíbrio saturado, que pelo teorema (3.1.3..1), será assintoticamente estável em \mathbf{R}_+^n (globalmente). Ou seja que teremos extinção completa.

Exemplo 1. Consideremos a matriz

$$A = \begin{pmatrix} -1 & -\alpha & -\beta \\ -\beta & -1 & -\alpha \\ -\alpha & -\beta & -1 \end{pmatrix}.$$

Como se pode ver por cálculo explícito, os valores próprios de A são $\lambda_0 = -(\alpha + \beta + 1)$ com vetor próprio $(1, 1, 1)$, e

$$\lambda_1 = \bar{\lambda}_2 = -(1 + \alpha \exp(2\pi i/3) + \beta \exp(4\pi i/3))$$

com vetores próprios

$$(1, \exp(2\pi i/3), \exp(4\pi i/3)) \text{ e } (1, \exp(4\pi i/3), \exp(8\pi i/3))$$

respectivamente. Os valores próprios de $-A$ serão os opostos dos valores próprios de A .

As submatrizes de $-A$ são (1) , $-A$ e

$$\begin{pmatrix} 1 & \alpha \\ \beta & 1 \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} 1 & \beta \\ \alpha & 1 \end{pmatrix}$$

sendo $\lambda_{1,2} = 1 + \sqrt{\alpha\beta}$ os valores próprios das duas últimas.

Por $P5$ do teorema (3.1.4..1), $-A$ é P -matriz se e só se

$$\alpha + \beta + 1 > 0 \text{ e } \alpha\beta < 1.$$

Finalmente, a equação $\dot{x} = Ax$ tem uma função de Liapunov do tipo $\sum_{i=1}^3 d_i x_i$ se e só se a parte real de todos os valores próprios de A é negativa. Pela observação 1 ao pé da definição (3.1.3..1), A é VL-estável se e só se

$$\alpha + \beta + 1 > 0 \text{ e } \alpha + \beta < 2.$$

Isto mostra que VL-estabilidade é mais forte que ser P -matriz.

Para concluir esta seção, estudaremos comunidades já não arbitrárias, mas com certa "estrutura especial".

Definição 3.1.4..2 *Seja A a matriz de interação da equação (2.11). Se $a_{ij} \neq 0$ ou $a_{ji} \neq 0$, associamos (i, j) com um segmento que liga i com j . Ao conjunto de tais segmentos chamamos de grafo não dirigido associado com A , e denotamo-lo por $G(A)$. Se orientamos os segmentos com uma flecha $j \rightarrow i$ cada vez que $a_{ij} \neq 0$, então o conjunto $G(A)$ com esta orientação, chama-se grafo dirigido associado com A , que denotamos por $\vec{G}(A)$.*

Definição 3.1.4..3 *Chama-se de ciclo de A a todo produto não nulo da forma $a_{i_1, i_2} a_{i_2, i_3} \cdots a_{i_k, i_1}$, para uma seqüência de índices i_1, i_2, \dots, i_k distintos dois a dois. k é o comprimento do ciclo.*

Teorema 3.1.4..4 *Suponhamos que A não tem ciclos de comprimento maior do que ou igual a três. Então A é VL-estável se e só se $-A$ é P -matriz.*

Prova. Usamos indução no número de espécies, n .

Se $n = 1$ é trivial.

Suponhamos agora que $-A$ é P -matriz. Temos de encontrar d_i tais que (3.69) vale.

1. Primeiro suponhamos que A é “qualitativamente simétrica”, ou seja que $a_{ij} \neq 0$ implica $a_{ji} \neq 0$.

Neste caso, podemos escolher $d_i > 0$ tais que

$$d_i |a_{ij}| = d_j |a_{ji}| \quad (3.72)$$

pois o fato de $G(A)$ não ter ciclos de comprimento maior do que ou a igual três, assegura a coerência de tal escolha:

se

$$d_i |a_{ij}| = d_j |a_{ji}|$$

$$d_i |a_{ik}| = d_k |a_{ki}|$$

e

$$d_j |a_{jk}| = d_k |a_{kj}|$$

$a_{ij} \neq 0$ implica $a_{ji} \neq 0$ de onde saíram d_i e d_j , e portanto d_k , mas se $a_{ki} \neq 0$, d_k saiu da segunda equação, logo, como $a_{ij}a_{jk}a_{ki} = 0$ e $a_{ki} \neq 0$, resulta $a_{jk} = 0$ e a última equação é trivial.

Seja

$$D = \begin{pmatrix} d_1 & & \\ & \ddots & \\ & & d_n \end{pmatrix}$$

matriz diagonal. Se $a_{ij}a_{ji} \geq 0 \forall i, j$, então $-DA$ é uma P -matriz simétrica, logo a forma quadrática $\sum_{i=1}^n d_i a_{ij} x_i x_j$ é definida negativa.

De outra forma, existem k, l distintos entre si, com $a_{kl}a_{lk} < 0$.

Daí o termo em $x_k x_l$ na forma quadrática será $(d_k a_{kl} + d_l a_{lk}) x_k x_l = 0$.

A menos de renomear as variáveis, podemos supor $(k, j) = (n, 1)$.

Seja

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} A_1 & A_2 \\ 0 & a_{nn} \end{pmatrix}$$

onde

$$A_1 = \begin{pmatrix} a_{11} & \dots & a_{1,n-1} \\ \vdots & \vdots & \vdots \\ a_{n-1,1} & \dots & a_{n-1,n-1} \end{pmatrix}$$

e A_2 é o $n-1$ vetor coluna

$$A_2 = \begin{pmatrix} a_{1n} \\ \vdots \\ a_{n-1,n} \end{pmatrix}.$$

Como A é P -matriz, A_1 e (a_{nn}) também são, e assim, $1/2A_1$ e $1/2(a_{nn})$ também. Pela hipótese de indução, tanto $1/2A_1$ quanto $1/2(a_{nn})$ são VL-estáveis, e pelo teorema (3.1.3.2), também será VL-estável a matriz

$$B = \begin{pmatrix} \frac{1}{2}A_1 & A_2 \\ 0 & \frac{1}{2}a_{nn} \end{pmatrix}.$$

Análogo argumento vale para

$$C = \begin{pmatrix} \frac{1}{2}A_1 & 0 \\ A_3 & \frac{1}{2}a_{nn} \end{pmatrix},$$

onde A_3 é o vetor (fila) $(a_{n1}, \dots, a_{n,n-1})$, que será assim VL-estável.

Agora pela observação 4, $B + C = A$ será VL-estável.

2. Suponhamos que existem k, l , com $a_{kl} \neq 0$ mas $a_{lk} = 0$.

De novo, supomos (sem perda da generalidade) $a_{lk} = a_{1n}$, e assim

$$A = \begin{pmatrix} A_1 & u \\ v & a_{nn} \end{pmatrix}$$

onde

$$v = (a_{n1}, \dots, a_{n,n-1}) \text{ e } u = \begin{pmatrix} a_{1n} \\ \vdots \\ a_{n-1,n} \end{pmatrix}.$$

Por indução, A_1 será novamente VL-estável, o mesmo que (a_{nn}) . Finalmente, pelo teorema (3.1.3.2), concluímos.

Q.E.D.

Se todas as interações são do tipo predador-presa, então sabe-se mais ainda. Concretamente, usando as mesmas técnicas desenvolvidas no teorema acima, prova-se o seguinte:

Teorema 3.1.4.5 *Suponhamos que $G(\vec{A})$ não tem ciclos de comprimento maior do que ou igual a tres e que $a_{ij} < 0$ e $a_{ij}a_{ji} \neq 0$, para todo $i \neq j$. Então A é VL-estável.*

Q.E.D.

BIBLIOGRAFIA

- [1] M.Hirsch and S.Smale (1974): *Differential Equations, Dynamical Systems and Linear Algebra*. *Academic Press, New York*.
- [2] E.P.Odum (1987): *Ecologia*. *Ed. Interamericana*. 3^a edición.
- [3] R.M.May (1974): *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. *Princeton University Press*.
- [4] J.Hofbauer and K.Sigmund (1988): *The Theory of Evolution and Dynamical Systems*. *Cambridge University Press*.
- [5] J.W.Milnor (1965): *Topology from the Differentiable Viewpoint*. *University Press of Virginia*.
- [6] F.R.Gatmacher (1959): *Applications of the Theory of Matrices*. *Stanford Research Institute, California*.