# Introdução aos Modelos Biomatemáticos - aulas Teórico-Práticas

Mestrado em BBC, 2008/2009

## 1 Capítulo 1

Nos exercícios 1) e 2) suponha que o crescimento é exponencial.

1. Entre 1700 e 1800 a população humana teve um crescimento muito rápido (exponencial) à escala do globo. Deu-se um crescimento de 600 milhões para 910 milhões de pessoas durante este período. Qual o valor de $r$ ? $[0.0042\, ano^{-1}]$

2. O United Nations Demographic Yearbook estima que a população humana cresceu em todo o mundo de 4490 milhões para 5290 milhões de indivíduos na década entre 1980 e 1990.

   a) Qual o valor de $r$ ? Compare com o exercício anterior. $[0.016\, ano^{-1}]$

   b) Assumindo que o crescimento exponencial continua com o mesmo $r$, e que há cerca de $1.49 \times 1014\, m^2$ de terra seca no planeta (incluindo Antártica, Groenlândia central, Saara, etc.), quanto tempo falta para que o número de pessoas exceda o número de metros quadrados disponível ? $[624, 74\, anos]$

3. Em quanto tempo duplica o número de indivíduos de uma população que cresce segundo a lei de Malthus com taxa intrínseca de crescimento $r$? $[\ln 2/r]$

4. *Equação de Malthus com taxa intrínseca de crescimento dependente das estações*

   Considere a equação
   $$(*) \quad N' = r(t)N, \quad t \in \mathbb{R}$$
   onde $r(t) = 2 + \sin t$ é periódica de período $p = 2\pi$.

   i) Repetindo as passagens feitas nas teóricas para a equação $N' = rN$, mostre que a solução do PVI
   $$N' = (2 + \sin t)N, \quad N(0) = N_0 > 0$$
   é dada por
   $$N(t) = N_0 e^{2t} e^{1-\cos 2t}.$$

Observe que a função $Q(t) = e^{1-\cos 2t}$ é periódica de período $2\pi$ e positiva. Esboce o gráfico de $N(t)$ para entender a seguinte afirmação " $N(t)$ appresenta um crescimento exponencial com taxa de crescimento 2 modulado por uma função periódica $Q(t)$. "

ii) A *taxa intrínseca de crescimento média* $\bar{r}$ é definida como

$$\bar{r} = \frac{1}{p}\int_0^p r(s)\, ds.,$$

onde $p$ é o período de $r(t)$. Verifique que se $r(t) = 2 + \sin t$, então $\bar{r} = 2$. Conclua que

$$N(t) = N_0 e^{\bar{r}t} Q(t).$$

(o resultado é verdadeiro para uma taxa $r(t)$ periódica qualquer, ver ex. 24).

5. (*Equação de von Bertalanffy*) Seja $L(t)$ o comprimento de um peixe de idade $t$ e suponha que $L(0) = L_0 > 0$. Tem-se

$$\frac{\mathrm{d}L}{\mathrm{d}t} = k(L_\infty - L), \tag{1}$$

onde $L_\infty > L_0$ e $k > 0$.

   a) Resolva a equação (1). (**Sugestão:** Defina $U(t) = L_\infty - L(t)$ e mostre que $U'(t) = -kU(t)$.)
   b) Faria sentido não impor as restrições $L_0 > 0$, $L_\infty > L_0$ e $k > 0$?
   c) Justifique a afirmação: 'a constante $L_\infty$ designa-se **comprimento assimptótico** do peixe'.

**Equação logística**

6. a) Diga quais as considerações e quais os pressupostos que conduzem à construção da equação logística a partir da equação de Malthus $N' = (b-d)N$, $b, d > 0$.
   b) Uma certa população, cujo crescimento é bem descrito pelo modelo logístico, tem uma taxa instantânea de crescimento per capita de 30 por cento por ano quando não é influenciada pela competição interespecífica. Experimentalmente observa-se que quando o número de indivíduos aumenta 1000 a taxa instantânea de natalidade per capita diminui 10 por 1000 por ano, e a taxa instantânea de mortalidade per capita aumenta 50 por 1000 por ano. Prove que a equação logística que modela esta espécie é dada por

$$N' = 0.3N\left(1 - \frac{N}{5000}\right).$$

7. (*Solução explícita da equação logística*) Considere a equação logística

$$N' = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right).$$

onde $N(t)$ é o número de indivíduos de uma dada população no instante $t$, sendo o tempo medido em anos.

a) Qual o significado e as unidades de medida de $r$ e $K$?

b) Mostre que $N_0 = 0$ e $N_0 = K$ são equilíbrios da equação.

c) (*) Utilize o método de separação das variáveis para determinar as soluções não constantes da equação anterior. Mais precisamente:

i) Prove que $H(N) = P\left(\dfrac{K}{rN(K-N)}\right) = \dfrac{1}{r}\log\dfrac{|N|}{|K-N|}$

(**Sugestão:** Verifique que

$$\frac{K}{rN(K-N)} = \frac{1}{rN} + \frac{1}{r(K-N)}$$

e recorde que a primitiva de uma soma é a soma das primitivas e e que se $a, b > 0$, então $\log a - \log b = \log \dfrac{a}{b}$.)

ii) Sendo $N(0) = N_0$ diferente de 0 e de $K$, explicite $N$ na relação

$$H(N) - H(N_0) = t - t_0$$

e verifique que

$$(*) \quad N(t) = \frac{KN_0}{N_0 + (K - N_0)e^{-r(t-t_0)}}.$$

d) Determine $\lim_{t\to\infty} N(t)$ para as soluções não constantes.

8. A pesca do halibut (peixe achatado parecido com uma solha) do oceano Pacífico é modelada pela equação logística com capacidade de sustentação $K = 80.5 \times 10^6 kg$ e taxa intrínseca de crescimento $r = 0.714\, ano^{-1}$.

*i*) Escreva a equação logística correspondente.

*ii*) Se a biomassa inicial é um quarto da capacidade de sustentação, encontre a biomassa após um ano e o tempo necessário para a biomassa crescer até metade da capacidade de sustentação. (**Sugestão:** utilize a fórmula (∗) para escrever explicitamente a solução do PVI relativo à equação encontrada em *i*) e correspondente à biomassa inicial) $[32.610^6\, Kg,\ \ 1.54\, anos]$

*iii*) Considere a mesma população da alínea anterior, mas suponha agora que as observações são feitas utilizando unidades de medida diferentes: o tempo é medido em meses e a biomassa em toneladas. Se denotarmos por $\tilde{N}(\tau)$ a biomassa de halibut medida em toneladas, no instante $\tau$ medido em meses e por $N(t)$ a biomassa de halibut medida em kg, no instante $t$ medido em anos, quais das seguintes igualdades são verdadeiras?

a) $\tilde{N}(\tau) = 10^{-3}N(12\tau)$;

b) $\tilde{N}(\tau) = 10^{3}N(\tau/12)$

c) $\tilde{N}(\tau) = 10^{-3}N(\tau/12)$

d) $N(t) = 10^{3}\tilde{N}(t/12)$.

*iv*) Qual a equação logística satisfeita pela função $\tilde{N}(\tau)$? (**Sugestão:** Derive em ordem a $\tau$ a igualdade $\tilde{N}(\tau) = 10^{-3}N(\tau/12)$, tenha em conta a regra da cadeia e que $N(t)$ satisfaz a equação logística que encontrou em *i*). )

[$\frac{d\tilde{N}}{d\tau} = \frac{r}{12}\tilde{N}(1 - \frac{\tilde{N}}{K/1000})$, onde $r$ e $K$ são como em *i*). ]

9. Em geral, mudar a unidade de medida com a qual se mede uma população e a unidade de tempo corresponde a um rescalonamento das variáveis envolvidas (uma para a população e uma para o tempo) da seguinte forma:

$$\tilde{N} = \alpha N, \quad t = \beta\tau,$$

onde os números $\alpha,\ \beta > 0$ correspondem à mudança de escala. Suponha que $N(t)$ é solução da equação logística

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

Sendo $\tilde{N}(\tau) = \alpha N(\beta\tau)$ prove que $\tilde{N}(\tau)$ satisfaz a seguinte equação logística:

$$\frac{d\tilde{N}}{d\tau} = r\beta\tilde{N}\left(1 - \frac{\tilde{N}}{\alpha K}\right).$$

Uma escolha oportuna de $\alpha$ e $\beta$ permite eliminar os parâmetros da equação. Qual é essa escolha?

10. (*) Mostre que para uma população que satisfaz o modelo logístico a velocidade máxima de crescimento é dada por $rK/4$ e que essa velocidade é atingida quando o tamanho da população é $K/2$.

**Estudo qualitativo de $x' = f(x)$**

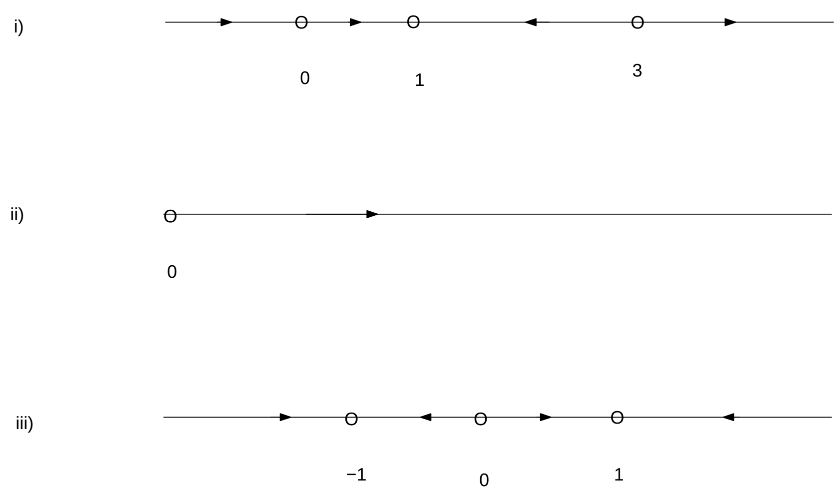
11. Analise graficamente as seguintes equações $x' = f(x)$, $x \in \mathbb{R}$. Em cada caso desenhe o gráfico de $f(x)$, determinando analiticamente os zeros, os máximos e os mínimos de $f$, classifique a estabilidade dos equilíbrios e desenhe o correspondente retrato de fases.

    $a)$ $x' = x$ $\quad$ $b)$ $x' = x^3$ $\quad$ $c)$ $x' = x(2-x)$

    $d)$ $x' = x(2-x)^2$ $\quad$ $e)$ $x' = -9x + 3x^3$

    No caso da equação da alínea $e$), o que acontece à solução com condição inicial $x(0) = 0.1$ quando $t \to +\infty$ ?

12. Considere os seguintes retratos de fase:




    a) Para cada retrato, esboce o gráfico de uma função $f(x)$ tal que a equação diferencial $x' = f(x)$ seja compatível com esse retrato.
    b) Para cada retrato, escreva uma equação diferencial compatível com esse retrato.
    c) O retrato de fase $ii$) pode corresponder à evolução de uma população que cresce segundo a lei logística?

13. Classifique a estabilidade dos equilíbrios no exercício 9) usando, quando possível, o teorema de linearização. Nesses casos especifique como se comporta uma pequena perturbação do equilíbrio.

14. (*O efeito de Allee*) Em casos de espécies que se reproduzem sexualmente pode haver um decréscimo no crescimento da população quando o número de indivíduos é baixo. Isto deve-se à dificuldade em encontrar um parceiro adequado neste caso. Uma extensão da equação logística que incorpora este efeito é

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN(N-A)\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

    com $A, r, K$ constantes positivas. Vamos supor $0 < A < K$.

a) Encontre os equilíbrios e determine a sua estabilidade. Desenhe o retrato de fases correspondente e esboce o gráfico de $N(t)$ considerando condições iniciais $N_0$ que satisfazem $0 < N_0 < A$, $A < N_0 < K$ e $N_0 > K$.

b) Interprete os resultados obtidos e conclua que também neste caso $K$ é uma capacidade de sustentação.

15. Suponha que a biomassa $x$ de uma população de uma dada espécie é determinada pela equação $\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = f(x)$ onde $f(x) = \frac{2x^2}{1+x^3} - x, \ \ x \geq 0.$

a) Determine os pontos de equilíbrio para $x \geq 0$. (**Sugestão:** para determinar os zeros do segundo membro faça o mínimo denominador comum. Dois zeros do numerador da fracção obtida são $x = 0$ e $x = 1$. Para encontrar o terceiro zero utilize a regra de Ruffini) $[x_1 = 0,\ x_2 = \frac{\sqrt{5}-1}{2},\ x_3 = 1]$

b) Determine a estabilidade de cada um dos equilíbrios das seguintes formas:
*i*) utilizando o teorema de linearização; (pode usar a calculadora para calcular $f'(x_2)$.)
*ii*) estudando o sinal do numerador da fracção obtida em *a*). Observe que para $x > 0$, esse sinal é o mesmo do polinómio $p(x) = -x^3 + 2x - 1$. Pode estudar esse sinal, por exemplo, desenhando num mesmo referencial os gráficos de $g(x) = 2x - 1$ e $h(x) = x^3$ e tendo em conta que

$$p(x) = g(x) - h(x) \geq 0 \iff g(x) \geq h(x).$$

(Em alternativa, pode desenhar directamente o gráfico de $p(x)$, ou, ainda, utilizar a decomposição $p(x) = -(x - x_1)(x - x_2)(x - x_3)$ e estudar o sinal do produto no segundo membro).

c) Como evolui a densidade da população quando $t \to +\infty$ se $x(0) = 0.001$, $x(0) = 0.8$ ou $x(0) = 10$?

### Equações dependentes de um parâmetro. Exemplos de bifurcações

16. Uma população de peixes que evoluiria de acordo com a lei logística está a ser sujeita à pesca. O processo é modelado pela seguinte equação:

$$x' = rx(1 - \frac{x}{K}) - Ex$$

onde $E$ diz-se o *esforço de pesca* (fishing effort).

a) Mostre que o equiíbrio positivo na presença de pesca é

$$x = x(E) = K\left(1 - \frac{E}{r}\right), \quad 0 < E < r.$$

b) Esboce o diagrama de bifurcação quando $0 \leq E \leq r$.

c) A quantidade $Y(E) = Ex(E)$ diz-se o *rendimento* (yield) da pesca. O que é que representa, mais precisamente, $Y(E)$?
Determine o valor máximo de $Y(E)$ quando $0 < E < r$ (a este valor, chama-se *esforço máximo sustentável*).

17. a) A evolução do numero de elementos de uma população é descrita pela equação diferencial $x' = x(e^{3-x} - 1)$. Encontre os equilíbrios e determine a sua estabilidade. [ $x_0 = 0$, instável; $x_1 = 3$, estável]

    b) Em cada unidade de tempo, uma fracção $p$ $(0 < p < 1)$ da população considerada em a) é removida de tal forma que o numero de elementos da população passa agora a ser descrito pela equação $x' = x(e^{3-x} - 1) - px$. Para que valores de $p$ existe um equilíbrio positivo estável? [para todo o $p \in ]0,1[$. O equilíbrio é $x(p) = 3 - \log(1+p)$. ]

18. Considere a equação diferencial

$$x' = 2x^2 + rx + 2.$$

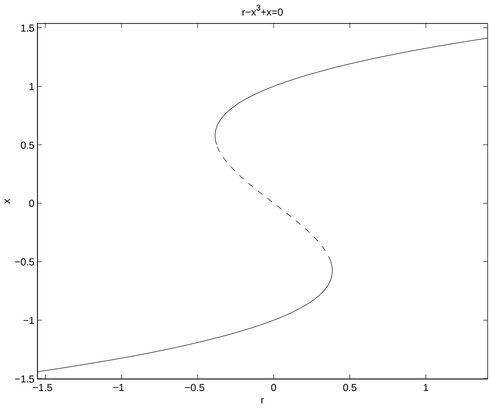
Encontre os pontos $(x_0, r_0)$ onde pode ocorrer uma bifurcação sela-nó.

19. Para cada $r \in \mathbb{R}$, estude a estabilidade dos equilíbrios e determine o retrato de fase da equação $x' = r + x^2$. Desenhe o diagrama de bifurcação dessa equação.

20. Mostre que o diagrama de bifurcação da equação

$$x' = r - x^3 + x$$

é o seguinte:




A afirmacão seguinte é verdadeira? "No caso da equação *ii*), suponha que $r < 0$ e que o sistema se encontra no equilíbrio menor. Então, ao aumentar de $r$, há um valor $\hat{r}$ desse parâmetro ultrapassando o qual o sistema salta abruptamete para um equilíbrio maior. Para além disso, se agora $r$ diminuir, o sistema não volta ao equilíbrio menor logo que $r$ ultrepassar $\hat{r}$."

### Alguns exercícios mais teóricos

Nos exercícios seguintes $f$ é uma função com derivada contínua em $\mathbb{R}$.

21. (*) Mostre que se $x(t)$ é uma solução não constante da equação $x' = f(x)$ que admite um ponto de inflexão [1] para $t = \overline{t}$, então $\overline{x} = x(\overline{t})$ satisfaz $f'(\overline{x}) = 0$.

[1]Recordamos que um ponto de inflexão de uma função é um ponto onde a segunda derivada da função é zero, tendo sinais opostos à esquerda e à direita desse ponto

22. (*)

a) Mostre que se $x(t)$ é solução da equação

$$x' = f(x) \tag{2}$$

então para todo o $c \in \mathbb{R}$ também a função $y_c(t) = x(t+c)$ é solução de (2). Interprete geometricamente o resultado.

b) Se $x(t)$ é solução do problema de valores iniciais

$$\begin{cases} x' & = & f(x) \\ & & \\ x(0) & = & x_0 \end{cases}$$

qual é a solução do problema de valores iniciais

$$\begin{cases} x' & = & f(x) \\ & & \\ x(t_0) & = & x_0? \end{cases}$$

(**Sugestão:** Utilize o resultado anterior e a unicidade das soluções de (2).)

23. (*) Qual das duas definições seguintes parece-lhe mais apropriada para definir o conceito de estabilidade de um equilíbrio $x_0$ da equação $x' = f(x)$?

1) para cada $\epsilon > 0$ existe um $0 < \delta < \epsilon$ tal que para cada $\bar{x} \in ]x_0 - \delta, x_0 + \delta[$ a solução $x(t)$ de $x' = f(x)$ tal que $x(0) = \bar{x}$ satisfaz $x(t) \in ]x_0 - \epsilon, x_0 + \epsilon[$ para todo o $t \geq 0$;

2) existe um $\epsilon > 0$ e existe um $0 < \delta < \epsilon$ tal que para cada $\bar{x} \in ]x_0 - \delta, x_0 + \delta[$ a solução $x(t)$ de $x' = f(x)$ tal que $x(0) = \bar{x}$ satisfaz $x(t) \in ]x_0 - \epsilon, x_0 + \epsilon[$ para todo o $t \geq 0$.

24. (*) Seja $x(t)$ uma solução de (2) do exercício 22 e suponhamos que

$$\lim_{t \to +\infty} x(t) = \bar{x} \in \mathbb{R}.$$

Mostre que $f(\bar{x}) = 0$.

(**Sugestão:** Observe que $\exists \lim_{t \to +\infty} x'(t)$ e que $\lim_{t \to +\infty} x'(t) = f(\bar{x})$. Conclua utilizando a seguinte relação, consequência do Teorema de Lagrange[2], $x(n+1) - x(n) = x'(\xi_n),\ \xi_n \in [n, n+1]$.)

[2]Se $f : [a,b] \to \mathbb{R}$ é uma função contínua em $[a,b]$ e diferenciável em $]a,b[$ existe $c \in ]a,b[$ tal que $f(b) - f(a) = f'(c)(b-a)$

**Equações de variáveis separáveis**

Recordamos que uma equação da forma

$$(*) \quad \frac{dx}{dt} = g(t)f(x)$$

diz-se *equação de variáveis separáveis*, sendo $t$ a variável independente e $x$ a variável dependente. Se $f$ for continuamente diferenciável e $g$ for contínua, então o PVI associado admite solução única. Se $x_0 \in \mathbb{R}$ é tal que $f(x_0) = 0$, então a função $x(t) = x_0$ é a única solução de $(*)$ tal que $x(t_0) = x_0$. Se $f(x_0) \neq 0$ a solução do correspondente PVI é dada por

$$H(x) = H(x_0) + G(t) - G(t_0)$$

onde $H(x) = P\left(\frac{1}{f(x)}\right)$ e $G(t) = P(g(t))$.

A expressão $H(x) = G(t) + c,\ c \in \mathbb{R}$ diz-se *solução geral* de $(*)$.

25. Demonstrou-se que a variação do volume de alguns tumores [3] satisfaz a seguinte lei

$$V'(t) = k\mathrm{e}^{-\alpha t}V(t), \qquad (*)$$

onde $V(t)$ designa o volume do tumor no instante $t$ e $k$ e $\alpha$ são constantes positivas.

a) Seja $V_0$ o volume do tumor no instante zero. Determine a solução $V(t)$ de $(*)$.

b) Prove que $\lim_{t\to+\infty} V(t) = V_0\mathrm{e}^{\frac{k}{\alpha}}$, isto é o limite do volume depende do seu valor inicial.

26. *Equação de Malthus com taxa intrínseca de crescimento dependente das estações.*

Considere a equação

$$(*) \quad N' = r(t)N,$$

onde $t \to r(t),\ t \in \mathbb{R},$ é uma função contínua e periódica em $t$ de período $p > 0$, isto é, $r(t+p) = r(t),\ \forall t \in \mathbb{R}$.

a) Prove que a solução de $(*)$ que satisfaz $N(t_0) = N_0 > 0$ é dada por:

$$N(t) = N_0 e^{\int_{t_0}^{t} r(s)\,ds}$$

Nas alíneas seguintes vamos ver que o comportamento das soluções positivas de $(*)$ depende da *taxa intrínseca de crescimento média* $\bar{r}$ definida por

$$\bar{r} = \frac{1}{p}\int_0^p r(s)\,ds.$$

[3] Laird,A.K. (1964). Dynamics of tumor growth. Brit. Journal of Cancer, **18**, 490-502

Vamos utilizar alguns factos:
*i)* $e^{a+b} = e^a e^b$;
*ii)* se $f(x)$ é uma função $T$ periódica, então $\int_a^{a+T} f(x)\,dx = \int_0^T f(x)\,dx, \quad \forall a \in \mathbb{R}$;
*iii)* $\int_a^b f(x)\,dx = \int_a^c f(x)\,dx + \int_c^b f(x)\,dx, \quad \forall a, b, c \in \mathbb{R}$.

b) Prove que se $\bar{r} = 0$ todas as soluções de $(*)$ são periódicas de período $p$, isto é $N(t+p) = N(t), \quad \forall t \in \mathbb{R}$. (vale também a implicação contrária)

(**Sugestão:** Complete a seguinte cadeia de igualdades:

$$N(t+p) = N_0 e^{\int_{t_0}^{t+p} r(s)\,ds} \underbrace{=}_{por\ iii)} N_0 e^{\int_{t_0}^{t} r(s)\,ds + \int_t^{t+p} r(s)\,ds} = \cdots = N(t))$$

c) Se $\bar{r} \neq 0$, então as soluções são da forma

$$N(t) = N_0 e^{\bar{r}(t-t_0)} Q(t)$$

onde $Q(t)$ é uma função $p$ periódica e positiva.

(**Sugestão:**

$$N(t) = N_0 e^{\int_{t_0}^{t} (r(s)-\bar{r}+\bar{r})\,ds} = N_0 e^{\int_{t_0}^{t} \bar{r}\,ds + \int_{t_0}^{t} (r(s)-\bar{r})\,ds} = N_0 e^{\int_{t_0}^{t} \bar{r}\,ds} e^{\int_{t_0}^{t} (r(s)-\bar{r})\,ds}.$$

Observe que a função $t \to r(t) - \bar{r}$ é $p$ periódica e tem média nula. Conclua que a função positiva $Q(t) = e^{\int_{t_0}^{t} (r(s)-\bar{r})\,ds}$ é $p$ periódica.)

d) O que pode concluir sobre o comportamento das soluções se $\bar{r} > 0$? E se $\bar{r} < 0$?

*Nas próximas equações de variáveis separáveis a variável independente é $x$ e a variável dependente é $y$.*

27. Determine a solução geral da equação $\dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}x} = \dfrac{-2y}{x}$

28. Determine a solução do problema de valores iniciais

$$\begin{cases} \dfrac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}x} & = & \dfrac{y(-d+h\mu x)}{x(r-\mu y)} \\ \\ y(x_0) & = & y_0, \qquad x_0, y_0 > 0 \end{cases}$$

onde $d, h, r, \mu > 0$.

(**Sugestão**: observe que $\dfrac{y(-d+h\mu x)}{x(r-\mu y)} = \left(\dfrac{-d}{x} + h\mu\right)\left(\dfrac{y}{r-\mu y}\right)$.)