

Sistema de Competição Lotka-Volterra Sob Ruído Branco

David Zavaleta Villanueva
Depto. de Matemática, CCET, UFRN,
Campus Lagoa Nova
59078-970, Natal, UFRN
E-mail: villanueva@ccet.ufrn.br

Resumo: *A consideração do ruído branco multiplicativo muda drasticamente o comportamento do sistema de Lotka-Volterra*

$$\begin{cases} \dot{u} = u(a_1 - b_1 u - c_1 v) \\ \dot{v} = v(a_2 - b_2 u - c_2 v), \end{cases} \quad (1)$$

e apresenta comportamentos que não tem análogos no caso determinístico. A evolução no tempo da competição estocástica entre duas espécies é obtido das equações de Lotka-Volterra em presença do ruído branco,

$$\begin{cases} \dot{u} = u(a_1 - b_1 u - c_1 v) + f(u, v)\xi_u(t) \\ \dot{v} = v(a_2 - b_2 u - c_2 v) + g(u, v)\xi_v(t), \end{cases} \quad (2)$$

onde u e v representam as densidades das populações, $f(u, v)\xi_u(t)$ e $g(u, v)\xi_v(t)$ modelam a contribuição de forças aleatórias. $\xi_u(t)$ e $\xi_v(t)$ são os ruídos brancos Gaussianos independentes com média zero.

Palavras-chave: *Competição estocástica, modelo Lotka-Volterra, modelo estocástico*

1. Introdução

Muitas áreas interdisciplinares como Biologia Matemática, Bioestatística e Bioengenharia vêm crescendo rapidamente desde as últimas décadas. Em particular, muitas das aplicações biológicas são das áreas de dinâmica de populações e de epidemiologia. Modelar e analisar fenômenos biológicos requerem técnicas e ferramentas do Cálculo Estocástico e de várias outras disciplinas. Desde um ponto de vista aplicado, Cálculo Estocástico pode ser vagamente descrito como um ramo da Matemática que trata do cálculo infinitesimal para funções não diferenciáveis, e surgiu da necessidade de incluir aspectos não previsíveis no modelamento de vários fenômenos. Na área de Biologia, o Cálculo Estocástico é usado para modelar os efeitos, em uma ou várias populações, de variações estocásticas provenientes do processo de reprodução, migração, mudanças do meio ambiente, etc..

Neste trabalho apresentamos uma aplicação biológica: o modelo de competição estocástica de Lotka-Volterra entre duas espécies.

A competição entre duas espécies num sistema ecológico ha sido tradicionalmente formulado em relação a evolução no tempo com distribuição populacional uniforme no habitat através do modelo de Lotka-Volterra, [3], [6], [5]:

$$\begin{cases} \dot{u} = u(a_1 - b_1 u - c_1 v) \\ \dot{v} = v(a_2 - b_2 u - c_2 v). \end{cases} \quad (3)$$

$$\begin{cases} u(0) = u_0 \geq 0 \\ v(0) = v_0 \geq 0 \end{cases} \quad (4)$$

onde,

- u e v representam as densidades das populações;
- a_1 e a_2 são as taxas de crescimento intrínseco das densidades de populações u e v ;
- b_1 e c_2 são os coeficientes de competição intraespecíficos;
- c_1 e b_2 são os coeficientes de competição interespecíficos, isto é, medem o quanto uma espécie dificulta o crescimento da outra;
- u_0 e v_0 são constantes não negativas.

O sistema (3)-(4), dependendo das relações entre os coeficientes a_i, b_i, c_i pode ter, se existirem, os seguintes pontos críticos hiperbólicos:

$$P_1 = (0, 0), P_2 = \left(\frac{a_1}{b_1}, 0\right), P_3 = \left(0, \frac{a_2}{c_2}\right), P_4 = \left(\frac{a_1c_2 - a_2c_1}{\Delta}, \frac{a_2b_1 - a_1b_2}{\Delta}\right)$$

onde $\Delta = b_1c_2 - b_2c_1 \neq 0$.

Dependendo dos coeficientes a_i, b_i, c_i temos 4 casos de (3)-(4): Sobrevivência da espécie v , Sobrevivência da espécie u , Coexistência estável e Coexistência instável, tal como mostram os seguintes retratos de fase:

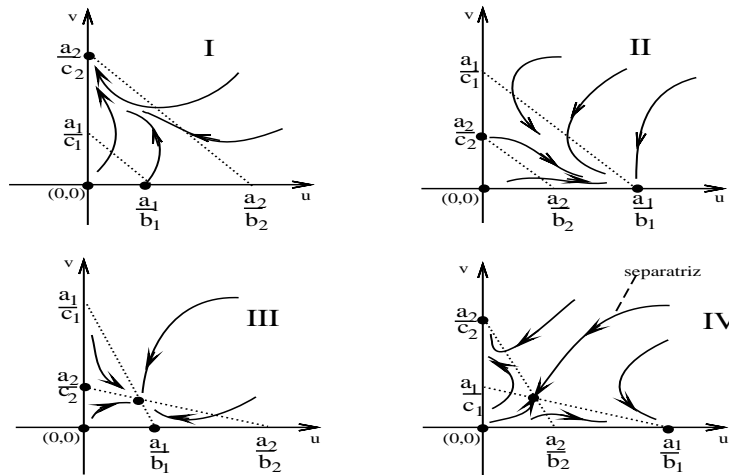


Figura 1: Retrato de fases de quatro possíveis casos do sistema (3)-(4): I- $\frac{a_1}{b_1} < \frac{a_2}{b_2}, \frac{a_1}{c_1} < \frac{a_2}{c_2}$. $P_3 = \left(0, \frac{a_2}{c_2}\right)$ é atrator hiperbólico global para a região $u > 0, v > 0$. Neste caso temos sobrevivência da espécie v . II- $\frac{a_1}{b_1} > \frac{a_2}{b_2}, \frac{a_1}{c_1} > \frac{a_2}{c_2}$. $P_2 = \left(\frac{a_1}{b_1}, 0\right)$ é atrator hiperbólico global para a região $u > 0, v > 0$. Neste caso temos sobrevivência da espécie u . III- $\frac{a_1}{b_1} < \frac{a_2}{b_2}, \frac{a_1}{c_1} > \frac{a_2}{c_2}$. $P_4 = \left(\frac{a_1c_2 - a_2c_1}{\Delta}, \frac{a_2b_1 - a_1b_2}{\Delta}\right)$ é atrator hiperbólico global. Neste caso temos Coexistência estável das duas espécies. IV- $\frac{a_1}{b_1} > \frac{a_2}{b_2}, \frac{a_1}{c_1} < \frac{a_2}{c_2}$. $P_2 = \left(\frac{a_1}{b_1}, 0\right)$, é atrator, $P_3 = \left(0, \frac{a_2}{c_2}\right)$ é atrator e P_4 é sela. Neste caso uma separatriz da sela P_4 separa o primeiro quadrante em duas regiões.

2. Resultados Matemáticos

Dedução do Modelo de Competição Estocástico

Vamos introduzir um modelo de competição mais geral que possa relacionar o sistema (3)-(4) com o modelo de competição estocástica de Itô (2). Apesar que também existe o cálculo estocástico de Stratonovich, preferimos o cálculo de Itô para modelos biológicos, não somente por motivos computacionais, mas também porque a esperança matemática da solução de Itô coincide com a solução do caso determinístico, o que não acontece com a solução de Stratonovich [4].

Suponhamos que o novo sistema determinístico geral de interação de duas espécies satisfaz o sistema formado por duas equações diferenciais acopladas [2]:

$$\begin{cases} \dot{u} &= u(g_1 - d_1 - \alpha_{21}) + \alpha_{12}v \\ \dot{v} &= v(g_2 - d_2 - \alpha_{12}) + \alpha_{21}u, \end{cases} \quad (5)$$

onde os parâmetros g_i e d_i são as taxas de crescimento e mortalidade para as populações u e v , e α_{ij} é a taxa na qual a população i (u ou v) é transformado na população j (v ou u) (por exemplo, quando há migração ou indivíduos infectados). Os parâmetros g_i, d_i e α_{ij} podem ser funções da densidade da população das espécies u e v e do tempo t .

Vamos obter do sistema (5) o correspondente sistema estocástico (2).

De fato, sejam $X_1(t)$ e $X_2(t)$ variáveis aleatórias para o número das populações:

$$X_1(t), X_2(t) \in [0, \infty), \quad t \in [0, \infty),$$

e seja $X(t) = (X_1(t), X_2(t))^t$ o vetor aleatório das duas populações. Para um Δt suficientemente pequeno definimos a probabilidade de um simples nascimento ou morte na população i por $g_i X_i \Delta t (X_i \rightarrow X_i + 1)$ e $d_i X_i \Delta t (X_i \rightarrow X_i - 1)$ respectivamente, $i = 1, 2$. A probabilidade que um indivíduo da população i seja transformado em um indivíduo da população j , $i \neq j$, é $\alpha_{ji} X_i \Delta t (X_i \rightarrow X_i - 1$ e $X_j \rightarrow X_j + 1)$. Seja

$$S(X_1, X_2) = (g_1 + d_1 + \alpha_{21})X_1 + (g_2 + d_2 + \alpha_{12})X_2.$$

Então a probabilidade de que não ocorram mudanças em ambas populações num intervalo muito pequeno Δt é $1 - S(X_1, X_2)\Delta t$.

Denotemos por $\Delta X_i(t) = X_i(t + \Delta t) - X_i(t)$, $i = 1, 2$, então podemos escrever o incremento nas duas populações para um intervalo de tempo Δt por $\Delta X = (\Delta X_1(t), \Delta X_2(t))^t$. Para um Δt muito pequeno calculamos a esperança matemática $\mathbb{E}(\Delta X)$ (ou média) e a matriz covariante de ΔX .

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(\Delta X) &\approx [(1, 0)^t g_1 + (-1, 0)^t d_1 + (-1, 1)^t \alpha_{21}] X_1 \Delta t \\ &\quad + [(0, 1)^t g_2 + (0, -1)^t d_2 + (1, -1)^t \alpha_{12}] X_2 \Delta t \\ &\quad + (0, 0)^t [1 - S(X_1, X_2)\Delta t]. \end{aligned}$$

Podemos escrever esta expressão em forma vetorial,

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(\Delta X) &\approx \begin{pmatrix} g_1 X_1 - d_1 X_1 - \alpha_{21} X_1 + \alpha_{12} X_2 \\ g_2 X_2 - d_2 X_2 - \alpha_{12} X_2 + \alpha_{21} X_1 \end{pmatrix} \Delta t \\ &= \mu \Delta t, \end{aligned}$$

onde $\mu = (\mu_1, \mu_2)^t = (g_1 X_1 - d_1 X_1 - \alpha_{21} X_1 + \alpha_{12} X_2, g_2 X_2 - d_2 X_2 - \alpha_{12} X_2 + \alpha_{21} X_1)^t$.

A variância de ΔX_i satisfaz

$$\sigma_i^2 = \sigma_{ii} = \mathbb{E}((\Delta X_i)^2) - \mu_i^2 (\Delta t)^2.$$

A covariância de ΔX_1 e ΔX_2 é $\sigma_{12} = \mathbb{E}(\Delta X_1 \Delta X_2) - \mu_1 \mu_2 (\Delta t)^2$. Assim, a matriz de covariância para ΔX_1 e ΔX_2 é

$$Cov(\Delta X) = V = \mathbb{E}(\Delta X \Delta X^t) - \mathbb{E}(\Delta X)(\mathbb{E}(\Delta X))^t.$$

Usando o fato que o produto $\mathbb{E}(\Delta X)(\mathbb{E}(\Delta X))^t \approx \mu \mu^t (\Delta t)^2$, é de ordem $(\Delta t)^2$, para Δt pequeno, temos

$$\begin{aligned} V &\approx \mathbb{E}(\Delta X \Delta X^t) \\ &= \mathbb{E} \begin{pmatrix} (\Delta X_1)^2 & \Delta X_1 \Delta X_2 \\ \Delta X_2 \Delta X_1 & (\Delta X_2)^2 \end{pmatrix} \\ &\approx \begin{pmatrix} \sigma_{11} & \sigma_{12} \\ \sigma_{21} & \sigma_{22} \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Em particular,

$$\begin{aligned} \sigma_{ii} &= \mathbb{E}[(\Delta X_i)^2] \\ &\approx [(1)^2 g_i X_i + (-1)^2 d_i X_i + (-1)^2 \alpha_{ji} X_i + (1)^2 \alpha_{ij} X_j] \Delta t \end{aligned}$$

e

$$\sigma_{ij} = \mathbb{E}(\Delta X_i \Delta X_j) \approx -[\alpha_{21} X_1 + \alpha_{12} X_2] \Delta t \quad \text{para } i, j = 1, 2, \text{ e } i \neq j.$$

Portanto a matriz covariância $V \approx C \Delta t$, onde C é dado por

$$\begin{pmatrix} (g_1 + d_1)X_1 + \alpha_{21}X_1 + \alpha_{12}X_2 & -\alpha_{21}X_1 - \alpha_{12}X_2 \\ -\alpha_{21}X_1 - \alpha_{12}X_2 & (g_2 + d_2)X_2 + \alpha_{21}X_1 + \alpha_{12}X_2 \end{pmatrix} \quad (6).$$

A matriz C é positivamente definida [1], por isso C tem uma raiz quadrada positiva dada por

$$B = \sqrt{C} \approx \sqrt{V/\Delta t}.$$

Quando $X(t)$ é suficientemente grande, podemos assumir que $\Delta X(t)$ tem uma distribuição normal com vetor média $\mu \Delta t$ e matriz covariância $B^2 \Delta t = C \Delta t$ (isto é, $\Delta X(t) \sim N(\mu \Delta t, B^2 \Delta t)$). Se $\xi = (\xi_1, \xi_2)^t \sim N(0, I)$ é um processo bidimensional de Wiener, então

$$\mu \Delta t + B \sqrt{\Delta t} \xi \sim N(\mu \Delta t, B^2 \Delta t).$$

Assim, $X(t + \Delta t)$ pode ser escrito em forma vetorial:

$$\begin{aligned} X(t + \Delta t) &= X(t) + \Delta X(t) \\ &= X(t) + \mu \Delta t + B \sqrt{\Delta t} \xi. \end{aligned}$$

Expressando esta equação em termos de X_1 e X_2 , denotando $B = (B_{ij})$,

$$\begin{aligned} X_1(t + \Delta t) &= X_1(t) + \mu_1 \Delta t + B_{11} \xi_1 \sqrt{\Delta t} + B_{12} \xi_2 \sqrt{\Delta t} \\ X_2(t + \Delta t) &= X_2(t) + \mu_2 \Delta t + B_{21} \xi_1 \sqrt{\Delta t} + B_{22} \xi_2 \sqrt{\Delta t}. \end{aligned}$$

Se $\Delta t \rightarrow 0$, e assumindo que a integral estocástica exista, então $\xi_i \sqrt{\Delta t} \rightarrow dW_i$, onde W_i é um processo de Wiener. Então o sistema converge em média para o seguinte sistema de Itô

$$\begin{aligned} dX_1(t) &= \mu_1 \Delta t + B_{11} dW_1(t) + B_{12} dW_2(t) \\ dX_2(t) &= \mu_2 \Delta t + B_{21} dW_1(t) + B_{22} dW_2(t). \end{aligned}$$

De novo, podemos escrever o sistema acima em forma vetorial

$$dX = \mu dt + B dW,$$

onde

$$\mu = \begin{pmatrix} \mu_1 \\ \mu_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} g_1 X_1 - d_1 X_1 - \alpha_{21} X_1 + \alpha_{12} X_2 \\ g_2 X_2 - d_2 X_2 - \alpha_{12} X_2 + \alpha_{21} X_1 \end{pmatrix},$$

$B = \sqrt{C}$, e $W(t) = (W_1(t), W_2(t))^t$.

Modelo de Competição Estocástico (2)

Como no modelo (5), os parâmetros g_i, d_i e α_{ij} são funções da densidade da população das espécies u e v e do tempo t , podemos escolher adequadamente estes coeficientes de interação da seguinte forma:

$g_1 = a_1, d_1 = b_1 X_1 + c_1 X_2, g_2 = a_2, d_2 = b_2 X_1 + c_2 X_2$, e $\alpha_{ij} = 0$. Neste caso, o sistema de EDEs satisfaz a equação, $dX = \mu dt + BdW$, onde μ é a matriz coluna

$$\mu = \begin{pmatrix} X_1(a_1 - b_1 X_1 - c_1 X_2) \\ X_2(a_2 - b_2 X_1 - c_2 X_2) \end{pmatrix},$$

e a matriz $B = \sqrt{C}$. A matriz C dada por (6), é uma matriz diagonal, pois os $\alpha_{ij} = 0$.

Assim, o sistema de EDEs de Itô para o modelo de competição de Lotka-Volterra baseado na escolha das taxas de crescimento e mortalidade tem a forma

$$\begin{aligned} dX_1(t) &= X_1(a_1 - b_1 X_1 - c_1 X_2)dt + \sqrt{X_1(a_1 + b_1 X_1 + c_1 X_2)}dW_1 \\ dX_2(t) &= X_2(a_2 - b_2 X_1 - c_2 X_2)dt + \sqrt{X_2(a_2 + b_2 X_1 + c_2 X_2)}dW_2, \end{aligned}$$

$X_1(t) \in [0, \infty)$ e $X_2(t) \in [0, \infty)$.

Assim, podemos escrever esta equação na forma (2),

$$\begin{cases} du &= u(a_1 - b_1 u - c_1 v)dt + f(u, v)dW_1 \\ dv &= v(a_2 - b_2 u - c_2 v)dt + g(u, v)dW_2, \end{cases} \quad (7)$$

onde $\xi_u = \frac{dW_1}{dt}$ e $\xi_v = \frac{dW_2}{dt}$. Esta forma explícita de ruído branco representa a taxa de crescimento flutuante de cada espécie.

Método de Euler

Cabe mencionar que uma solução de um modelo estocástico a diferença de uma solução do sistema determinístico, é uma distribuição de probabilidade para cada uma das variáveis aleatórias, e um caminho de amostra ao longo do tempo ou espaço é uma realização desta distribuição.

Usamos o método de Euler [4] para aproximar a solução de (7):

$$(u(t_i), v(t_i)) = (u_i, v_i),$$

para $t_i = 0, \Delta t, 2\Delta t, \dots, T, i = 0, 1, \dots, k - 1$, obtemos

$$\begin{aligned} u_{i+1} &= u_i + u_i(a_1 - b_1 u_i - c_1 v_i)\Delta t + \sqrt{u_i(a_1 + b_1 u_i + c_1 v_i)}\sqrt{\Delta t} \xi_{1i} \\ v_{i+1} &= v_i + v_i(a_2 - b_2 u_i - c_2 v_i)\Delta t + \sqrt{v_i(a_2 + b_2 u_i + c_2 v_i)}\sqrt{\Delta t} \xi_{2i}, \end{aligned}$$

onde ξ_{1i} e ξ_{2i} são dois processos normais independentes de Wiener da forma $\sqrt{\Delta t}N(0, 1)$, onde $N(0, 1)$ a distribuição normal de uma variável aleatória com média zero e variância 1, e $\Delta t = T/N$ para algum número positivo N .

A modo de exemplo, analisemos o seguinte sistema:

$$\begin{cases} dX_1(t) &= X_1(4 - 0,06 X_1 - 0,04 X_2)dt + \sqrt{X_1(4 + 0,06 X_1 + 0,04 X_2)}dW_1 \\ dX_2(t) &= X_2(3 - 0,02 X_1 - 0,08 X_2)dt + \sqrt{X_2(3 + 0,02 X_1 + 0,08 X_2)}dW_2, \end{cases} \quad (8)$$

$$\begin{cases} X_1(0) &= 50 \\ X_2(0) &= 25 \end{cases}$$

onde, $a_1 = 4, b_1 = 0,06, c_1 = 0,04, a_2 = 3, b_2 = 0,02, c_2 = 0,08$.

Um análise rápida permite-nos ver que o ponto $(50, 25)$ é um ponto de equilíbrio estável no modelo determinístico do sistema (8).

A figura 2 mostra uma trajetória estocástica para as duas espécies em competição como função do tempo.

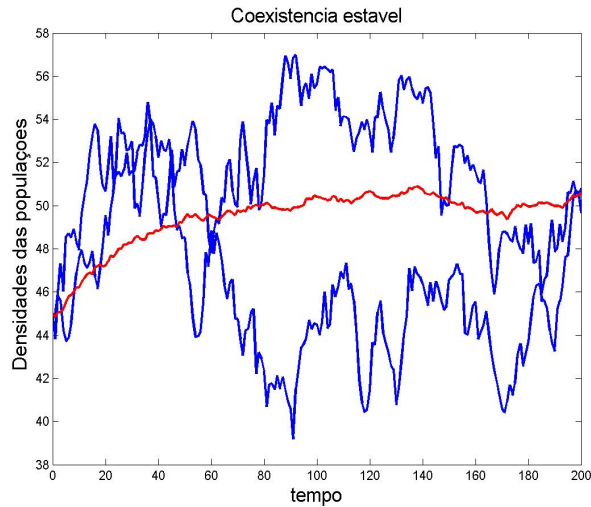


Figura 2: Uma simples trajetória do modelo de Lotka-Volterra como uma função do tempo com os seguintes valores dos parâmetros, $a_1 = 4, b_1 = 0,06, c_1 = 0,04, a_2 = 3, b_2 = 0,02, c_2 = 0,08, X_1(0) = 50, X_2(0) = 25, T = 200, K = 50000$ e $\sigma = 0,8$.

Na figura 3 ilustramos um plano de fase com os valores de equilíbrio.

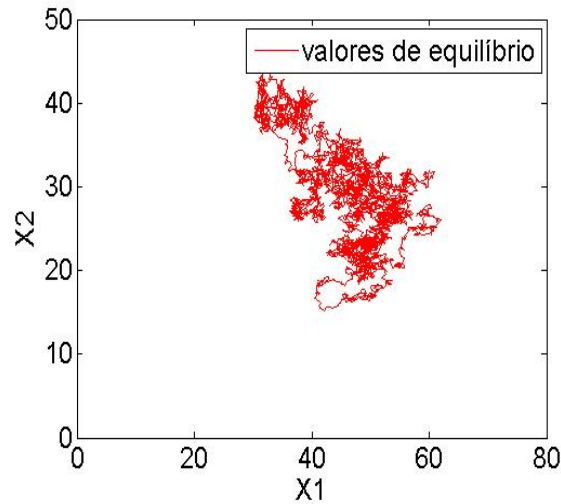


Figura 3: Região que indica os valores de equilíbrio do sistema (8) com condição inicial $X_1(0) = 50, X_2(0) = 25$.

Referências

- [1] A.G. Kurosh, Curso de Álgebra Superior (em Russo), Editora Nauka, Moscou 1971.

- [2] Linda J.S. Allen, An introduction to Stochastic process with Application to Biology. Pearson Education, INC, New Jersey, 2003.
- [3] A.J. Lotka, Elements of Physical Biology. William and Wilkins, Baltimore, 1925.
- [4] Oksendal, B., Stochastic Differential Equation An Introduction with Applications, Springer-Verlag, Berlin, New York, 2000.
- [5] Villanueva Z. David, Sistema de Competição Lotka-Volterra, Dissertação de Mestrado, IME-USP, 2002.
- [6] V. Volterra, Variazioni e Fluttuazioni del numero d'individui in specie d'animali conviventi, Mem. Acad. Lincei 2 (1926) 31-113.