



Instituto de Física Teórica  
Universidade Estadual Paulista

---

---

TESE DE DOUTORAMENTO

IFT-T-011/07

**Modelo de Fisher-Kolmogorov em Dinâmica Populacional com  
Capacidade de Suporte Espacialmente Dependente.**

Paulo Gustavo Serafim de Carvalho

Orientador

*Prof. Dr. Roberto André Kraenkel*

Dezembro de 2007

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

## Agradecimentos

Agradeço à toda minha família por todo apoio, compreensão e ajuda nas horas mais difíceis desta caminhada. Especialmente à minha mãe sempre preocupada com a distância e com minha caminhada. Aos meus irmãos que também sempre estiveram ao meu lado e sempre me esperaram nos retornos para casa nos momentos de reencontro da família. Igualmente ao meu pai que, mesmo na sua ausência física, sempre esteve presente nas noites que varei trabalhando em total escuridão científica. Agradeço de forma muito especial à Ana Glória que, mesmo não entendendo “nada” da matéria, me apoiou e foi cobaia das discussões relacionadas a este trabalho. Agradeço a Deus por ter colocado em meu caminho a mulher que nunca me deixou desistir, que sempre esteve me apoiando nos momentos mais duros desta jornada e que hoje é a pessoa que eu escolhi para construir a parte mais importante e feliz da minha vida: minha família. Este trabalho é dedicado com todo amor à minha esposa, Marianne.

Especialmente dedico este trabalho ao Professor Kraenkel que é total responsável pela sua concretização, por toda sua paciência e atenção durante todo tempo. Por acreditar numa proposta multidisciplinar e me ajudar a mostrar que as áreas da ciência não vivem desconectadas umas das outras, mesmo nos mais diversificados campos.

Agradeço ao grande amigo William Hipólito por toda ajuda e fiel amizade que será para sempre mantida. Ao amigo William Artiles pelas empolgantes discussões e lições de determinação que me mostrou. Especialmente pelo que pude aprender das suas habilidades matemáticas e computacionais.

Finalmente gostaria de agradecer ao Professor Nintant Kenkre - New Mexico University, pelo tempo que pude compartilhar do seu conhecimento enquanto estive trabalhando com sua equipe no andamento desta tese. Agradeço também à CAPES por ter financiado este sonho e todos os funcionários do Instituto de Física Teórica por terem sempre me ajudado nos turnos burocráticos desta caminhada e sempre me servir nas horas necessárias.

## Resumo

Estuda-se a dinâmica espacial e temporal de uma população biológica, através da equação de Fisher-Kolmogorov, levando-se em conta um crescimento logístico da população e uma dispersão fickiana da mesma no espaço. Especial atenção é dada ao caso em que o meio no qual a população evolui é espacialmente heterogêneo, constituindo-se de regiões mais favoráveis e de regiões menos favoráveis à persistência da população em questão. Analisam-se generalizações dos resultados clássicos de Skellam sobre o tamanho mínimo de uma região para a viabilidade de uma população, discutindo-se os efeitos do isolamento desta região. Os resultados são aplicados à dinâmica de pássaros de sub-bosque em fragmentos da floresta amazônica, mostrando-se que oferecem uma interpretação coerente para diversos efeitos observados em experimentos do Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF).

**Palavras Chaves:** Fisher-Kolmogorov; Reação -Difusão ;

**Áreas do conhecimento:** Fenômenos Não-Lineares; Biofísica; Física Matemática;

## Abstract

We study the spatial and temporal dynamics of a biological population by means of the Fisher-Kolmogorov equation, taking into account a logistic growth and a fickian diffusion. Special attention is payed to the case where the matrix where the population evolves is spatially heterogeneous, being formed of more favorable and less favorable regions. We generalize the classical results of Skellam for the minimal patch size of a region in order to allow for the survival of a given population, discussing also the importance of the effects of isolation. The results are applied to the the dynamics of understorey birds in fragments of the Amazonian forest, giving a coherent interpretation for the effects observed at by the PDBFF.

**Palavras Chaves:** Fisher-Kolmogorov; Reaction-Difusion; Boundary Layer; Population Density;

# Índice

<b>1</b>	<b>Reação Difusão e a Equação de Fisher-Kolmogorov</b>	<b>1</b>
1.1	Difusão . . . . .	1
1.2	Equações do tipo Reação Difusão . . . . .	4
1.3	Equação de Fisher-Kolmogorov . . . . .	6
1.3.1	Ondas biológicas . . . . .	6
1.3.2	Ondas viajantes . . . . .	7
<b>2</b>	<b>Equação de Fisher-Kolmogorov e a Dinâmica Populacional de Bactérias</b>	<b>12</b>
2.1	Crescimento Populacional Sob Dadas Condições de Sobrevivência . . . . .	13
2.1.1	Máscara com Velocidade Constante . . . . .	15
2.2	Máscara Oscilante . . . . .	16
2.2.1	Análise Numérica . . . . .	18
<b>3</b>	<b>Equação de Fisher-Kolmogorov em Domínio Finito</b>	<b>25</b>
3.1	A solução estacionária da Equação de Fisher-Kolmogorov . . . . .	25
3.2	A densidade de saturação . . . . .	28
<b>4</b>	<b>Modelo de Fisher-Kolmogorov com Capacidade Espacialmente Dependente</b>	<b>31</b>
4.1	Descrição do Modelo . . . . .	32
4.1.1	Generalidades do Modelo . . . . .	33
4.2	Modelo Modificado . . . . .	34
4.3	Tratamento numérico . . . . .	39
<b>5</b>	<b>Discussão dos Resultados</b>	<b>43</b>
5.1	Analogia com Camada Limite . . . . .	43
5.2	O tamanho crítico revisitado . . . . .	45
5.3	Medidas de Isolamento . . . . .	47

---

5.4	Dinâmica de Pássaros de Sub-Bosque em Fragmentos da Floresta Amazônica . . . . .	50
<b>6</b>	<b>Conclusão</b>	<b>55</b>
<b>A</b>	<b>Análise da Estabilidade Linear</b>	<b>59</b>
A.1	Usando a análise no plano de fase . . . . .	59
<b>B</b>	<b>Equação de Fisher-Kolmogorov em Domínio Finito</b>	<b>65</b>
B.1	Diferenciação da Eq. (3.6): . . . . .	65
B.2	Obtenção de $\gamma$ proporcional a $\alpha$ e $k$ : . . . . .	66
B.3	Determinação de $u_m$ : . . . . .	67
	<b>Referências</b>	<b>68</b>

## Relação das Figuras

1.1	Distribuição da concentração de partículas iniciando em $x = 0$ e $t = 0$ se difundindo de acordo com a Eq. (1.4). Ref[18]. . . . .	3
1.2	Trajatórias no plano de fase para equação (1.23) para a solução do tipo frente de onda viajante. Em <b>(a)</b> $c^2 > 2$ e em <b>(b)</b> a solução frente de onda viajante com velocidade de onda $c \geq 2$ . Ref[18]. . . . .	10
1.3	Evolução temporal da solução frente de onda viajante da equação de Fisher-Kolmogorov numa linha infinita. Ref[18]. . . . .	11
2.1	Colônia de bactérias observadas do ponto de vista macroscópico e microscópico. A figura foi obtida numa escala de $0.2mm$ de largura. Ref[25]. . . . .	13
2.2	Resultados da simulação numérica e o experimento. A figura da esquerda mostra os resultados experimentais para diferentes valores de velocidade e a da direita a simulação computacional. Ref[16] . . . . .	16
2.3	Movimento da máscara oscilando para a direita e para a esquerda. Fora da máscara as condições não são favoráveis à sobrevivência. . . . .	17
2.4	Imagem pictórica da colônia de bactérias sendo atingida pela radiação e o anteparo oscilante de comprimento $L$ . . . . .	18
2.5	Diferentes perfis da densidade populacional de bactérias para diferentes valores de velocidade e amplitude de oscilação . . . . .	19
2.6	Simulação para longos tempos. . . . .	20
2.7	Diferentes tamanhos $L$ da máscara e ele aumenta no sentido indicado. . . . .	21
2.8	Regiões (1), (2) e (3) e caracterização do $L_{crit}$ na transição de regimes. . . . .	22
2.9	Evolução temporal do estado estacionário. . . . .	23
2.10	Estado estacionário para três diferentes condições iniciais. . . . .	24
2.11	Estado estacionário para três diferentes condições iniciais. . . . .	24
3.1	Densidade de saturação em termos do tamanho da máscara. Ref[14]. . . . .	28



4.1	Evolução temporal da densidade de população , dentro da máscara ela inicia com um valor mínimo e evolui para um valor de saturação máximo. Fora da máscara a população é conduzida para extinção . . .	33
4.2	Evolução do valor máximo da densidade populacional. . . . .	34
4.3	O gráfico é dividido em duas regiões (1 e 2) com suas respectivas variáveis. Dentro da máscara o ponto onde tem-se a máxima densidade populacional é denominado $\phi^*$ e o ponto onde a densidade populacional penetra na região proibida é chamado $\phi^+$ . Também o tamanho da máscara é considerado $L/2$ porque a análise deve ser a mesma para o lado positivo de $x$ . . . . .	38
4.4	Máxima densidade populacional como função de $L$ , para diversos valores de $k$ . . . . .	40
4.5	Máxima densidade populacional como função de $k$ para diversos valores de $L$ . . . . .	41
4.6	Evolução da densidade populacional para alguns valores de $k$ . . . . .	42
5.1	Exemplo da camada limite num sólido em forma de asa de um avião .	44
5.2	Tamanho crítico generalizado $L_{crit}$ como função de $k$ . Na figura (a) mostra-se um conjunto de curvas para um amplo espectro valores de $k$ . Percebe-se que para valores pequenos de $k$ não existe uma definição exata do tamanho crítico. Em (b) apenas uma ampliação da origem dos eixos. Os números sobre as curvas correspondem aos valores de da densidade de corte $\Phi$ . . . . .	46
5.3	Fragmento de floresta objeto de estudos do PDBFF, Ref[8] . . . . .	51
5.4	Resultado observacional obtido em [8]. Estas figuras mostram como a densidade populacional de duas espécies de pássaros – <i>dendrocincla merula</i> , à esquerda e <i>frederickena viridis</i> , à direita – varia em termos da área dos fragmentos da floresta Amazônica. Os círculos sólidos representam áreas de floresta contínua e os círculos abertos, representam fragmentos de floresta medidos em hectares. Abaixo, uma imagem do Arapaçu-da-taoca. . . . .	54
A.1	Singularidade nó do tipo I. Ref[18]. . . . .	62
A.2	Ponto de sela, esta singularidade é sempre instável. Ref[18]. . . . .	63
A.3	Singularidade espiral e do tipo central. Ref[18]. . . . .	63
A.4	Singularidade nó do tipo II e do tipo estrela. Ref[18]. . . . .	64

# Introdução

Os modelos matemáticos em biologia de populações têm tido um desenvolvimento nas últimas décadas que os levam a ser parte do arcabouço de técnicas e conceitos dos quais já não se pode prescindir quando interessados na dinâmica de uma certa população biológica.

Nesta tese estaremos nos ocupando de estudar um modelo que, conquanto seja suficientemente simples, incorpora diversos fatores relevantes da realidade. Mais especificamente, analisaremos aqui um modelo de *uma população*, *movendo-se no espaço*, sujeita a uma certa *taxa de crescimento*, crescimento este contido por um fenômeno de *saturação*. Esta saturação define uma densidade máxima para esta população num dado ponto do espaço. Vamos nos interessar aqui no caso em que esta densidade máxima *não é constante no espaço*.

Sejamos mais específicos:

- *Uma população* refere-se a um conjunto de indivíduos de uma espécie considerado coletivamente. As características de cada indivíduo não são levadas em conta, apenas é estudado o comportamento da população, descrita por sua *densidade*. Referimo-nos igualmente a uma *única* população para dizer que não analisamos aqui a interação entre diversas espécies.
- Uma população que se *move*, refere-se ao fato dos indivíduos da espécie poderem se mover no espaço. Este movimento individual subjacente dá origem a uma difusão no nível da população (macroscópico), que será modelada por uma difusão fickiana simples.
- A evolução temporal da população é tal que ela tende a crescer, sendo este crescimento suposto linear para valores suficientemente pequenos da densidade de indivíduos.
- A saturação do crescimento se dá porque o meio no qual vive a população tem uma *capacidade* finita. Esta capacidade é uma característica tanto do meio quanto da espécie considerada.
- A heterogeneidade desta densidade de saturação revela as heterogeneidades do meio, e o divide em regiões mais ou menos propícias àquela população.

Um sistema com as características acima pode ser descrito por meio de equações diferenciais a derivadas parciais (EDP) quando o número de indivíduos é tal que

podemos utilizar uma descrição da população por meio de uma função contínua, a sua densidade. É esta a abordagem que utilizaremos neste trabalho. Evidentemente, poder-se-ia também adotar uma descrição estatística, que pode ser relevante em diversas situações. No entanto, no que nos tange, a descrição no contínuo se adapta a uma grande variedade de situações. A título de exemplo, veremos no final desta tese que resultados observacionais recentes sobre a dinâmica de pássaros de sub-bosque em fragmentos da floresta amazônica podem bem ser descritos nos moldes teóricos aqui desenvolvidos.

Ao descrever a dinâmica num espaço contínuo teremos o que se chama de modelos explicitamente espaciais. Necessariamente falaremos então de densidades e não de números totais de indivíduos. Matematicamente teremos EDPs e não ODEs (equações a derivadas ordinárias). A heterogeneidade do meio, codificada na densidade de saturação dependente do ponto do espaço, se refletirá em que a EDP considerada terá um de seus coeficientes dependente da variável espacial.

Colocado na sua generalidade acima, o problema assume contornos matemáticos que podem se mostrar complicados. Assim, no tratamento que faremos, usaremos de simplificações. A primeira é considerar uma dinâmica em uma dimensão espacial, o que em nada tirará de generalidade do modelo, visto que extensões a uma dimensão a mais não introduzem muitas novidades. Outra simplificação será considerar o coeficiente variável no espaço como sendo constante por partes. A importância desta simplificação será plenamente discutida no fim da tese.

A dinâmica de uma população num domínio finito apresenta diferenças com respeito a um domínio infinito, revelando fenômenos que estão ausentes neste último caso. Referimo-nos aqui sobretudo aos resultados clássicos de Skellam [23] e Kierstaed e Slobodkin [15], que nos dizem que uma espécie – cuja dinâmica obedece uma lei de difusão fickiana mais uma lei de crescimento linear (modelo chamado algumas vezes de KISS) – não pode subsistir se o tamanho do domínio no qual vive for menor que um certo tamanho crítico. Ou seja, dada uma condição inicial descrevendo a população no seu domínio, esta irá assintoticamente a zero se o domínio for menor que um valor crítico. Tal tamanho mínimo aparece como resultado da competição entre difusão e crescimento. Por argumentos dimensionais podemos inferir que a dimensão linear do domínio deve ser proporcional a  $\sqrt{D/a}$ , onde  $D$  é a constante de difusividade e  $a$  o fator de crescimento. Tal tipo de fenômeno de fato ocorre na natureza e encontra-se na raiz de muitas observações. Permite-nos ademais entender matematicamente a chamada *teoria da biogeografia insular* [17] baseada na relação entre número de espécies e área: o número de espécies habitando uma ilha é proporcional à sua área, fazendo com que ilhas pequenas tenham menos espécies do que as ilhas maiores.

Nosso procedimento nesta tese será tomar a situação acima descrita e – ao contrário do habitual – supor que, ao invés de um domínio finito, temos um domínio infinito, no qual as condições de vida numa região central (dita, interna) são muito melhores do que na região adjacente (externa). Quando as condições de vida externas são “infinitamente” ruins, recuperamos o caso usual. Dedicamo-nos então a estudar como fica a questão do tamanho mínimo e as suas conseqüências.

A organização desta tese se dá da seguinte forma: no capítulo 1 introduzimos a equação de Fisher-Kolmogoroff como sendo o modelo matemático subjacente a nossos estudos. No capítulo seguinte consideraremos populações de bactérias em um meio finito do ponto de vista da equação de Fisher-Kolmogoroff e discutiremos sua aplicabilidade. Desenvolvimentos matemáticos sobre a equação considerada num domínio finito serão objeto da capítulo 4. O capítulo 5 apresenta os resultados centrais da tese, sobre a dinâmica de uma população num meio com capacidade constante por partes. Nele discutimos conceitos como tamanho crítico para o estabelecimento de uma população numa região e a sua relação com a densidade máxima nesta região . No capítulo 6 retomamos os resultados, e os discutimos com vistas a aplicações na descrição de dinâmica de populações em fragmentos de florestas. Mostraremos o acordo entre observação e teoria num caso específico. O capítulo 7 apresenta uma discussão geral final e as conclusões .

Cabe por fim mencionar que os resultados centrais desta tese estão sob forma de artigo, [4].

# Capítulo 1

## Reação Difusão e a Equação de Fisher-Kolmogorov

### 1.1 Difusão

A descrição da dinâmica de um sistema composto por um grande número de componentes pode se dar em diferentes escalas e espaço e de tempo. Assim, por exemplo, o movimento de átomos constituintes de um gás pode ser entendido microscopicamente pelas leis da mecânica quântica, ou pode ser entendido através da termodinâmica, seja de equilíbrio ou de fora do equilíbrio. Evidentemente, a descrição macroscópica deve derivar da microscópica. Interessante é notar que tal relação micro-macro se dá nos mais diversos sistemas: partículas de um gás, células, bactérias, substâncias químicas e populações de animais. Usaremos os termos *micro* para nos referirmos à descrição no nível dos elementos constitutivos e *macro* para descrever a dinâmica coletiva. Nesta tese estaremos interessados em populações, e neste contexto muitas vezes a referência a *micro* significa antes uma descrição em nível de indivíduos e a referência a *macro* significa *em nível da população como um todo*.

Em modelos de partículas, células, bactérias, substâncias químicas ou até mesmo animais observa-se uma característica comum, que é o movimento aleatório microscópico. Um movimento microscópico irregular evolui muitas vezes para um movimento macroscópico dito difusivo. O exemplo mais simples é o do movimento browniano que dá origem macroscopicamente à difusão gaussiana ou fickiana. Diferentes distribuições de probabilidade microscópicas dão origem a diferentes leis de evolução macroscópicas.

O escopo do presente trabalho é de natureza macroscópica e trataremos a dinâmica espacial das espécies como sendo fickiana. Evidentemente trata-se de uma hipótese e esta não é universalmente aplicável quando se trata de dinâmica de populações.

No entanto, uma gama muito grande de populações biológicas obedece leis fickianas de difusão.

A difusão é um fenômeno de transporte no qual observa-se “propagação” de matéria. As diferentes formas de difusão podem ser modeladas qualitativamente usando equações denominadas equações de difusão, as quais recebem diferentes nomes dependendo da situação física descrita. Por exemplo, a difusão molecular estacionária é governada pela lei de Fick, a difusão térmica estacionária é governada pela lei de Fourier. A difusão de elétrons num campo elétrico leva essencialmente a lei de Ohm que é depois explicada pela relação de Einstein. Esta nomenclatura toda obedece a razões, antes de mais nada, históricas. Aqui nós utilizaremos a nomenclatura de lei de **Fick**, caracterizada abaixo. A equação de difusão que estaremos interessados dependente do tempo, e como tal aplica-se em situações não estacionárias.



Adolf Eugen Fick

Nós nos concentraremos didaticamente na formulação físico-matemática nas idéias do fisiologista alemão **Adolf Eugen Fick** que viveu de 1829 a 1901. Em 1885 ele introduziu a *Lei de Difusão de Fick*, no contexto do estudo da difusão de um gás através de uma membrana líquida no estado estacionário, ou seja, quando a concentração dentro do volume de difusão não muda com respeito ao tempo. Matematicamente, o caso unidimensional da Lei de difusão de Fick estabelece que, no estado estacionário, o fluxo da difusão  $J$  é proporcional ao gradiente de concentração :

$$J \propto \frac{\partial u}{\partial x} \Rightarrow J = -D \frac{\partial u}{\partial x}, \quad (1.1)$$

onde:

- $J$  é o fluxo da difusão ;
- $D$  é o coeficiente de difusão ;
- $u$  a concentração de partículas ou densidade populacional de uma espécie;
- $x$  é a coordenada espacial;

O sinal negativo indica simplesmente que a difusão transporta matéria da alta para a baixa concentração .

O caso não estacionário da difusão, que também é conhecida como *segunda lei de Fick*, é a equação geral da conservação. Ela estabelece que a razão da mudança da quantidade de material numa dada região é igual ao do fluxo total através da fronteira mais a quantidade criada dentro desta fronteira. Considerando a região  $x_0 < x < x_1$  e que nenhuma matéria seja criada, ou seja, não há fontes, teremos:

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_{x_0}^{x_0+\Delta x} u(x, t) dx = J(x_0, t) - J(x_0 + \Delta x, t) \quad (1.2)$$

Se tomarmos o limite  $\Delta x \rightarrow 0$  e usarmos a Eq. (1.1) obtém-se a equação clássica para difusão:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial J}{\partial x} = \frac{\partial(D\frac{\partial u}{\partial x})}{\partial x}, \quad (1.3)$$

a qual, se  $D$  é constante, torna-se

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (1.4)$$

Equações deste tipo são comumente usadas para modelar processos de transporte em neurônios, biopolímeros, semicondutores etc. Sua solução elementar, para o caso de uma condição inicial:

$$u(x, 0) = Q\delta(x), \quad (1.5)$$

onde  $\delta(x)$  é a função delta de Dirac, é dada por:

$$u(x, t) = \frac{Q}{2(\pi Dt)^{1/2}} e^{-x^2/(4Dt)} \quad (1.6)$$

Qualitativamente a figura abaixo ilustra a concentração  $u(x, t)$  como função de  $x$  para vários intervalos de tempo. Ocorre uma convergência para uma situação de espalhamento espacial da concentração inicial: É claro que para  $t \rightarrow \infty$ ,  $u \rightarrow 0$ .

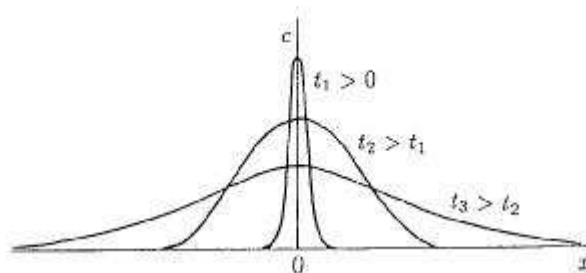


Figura 1.1: Distribuição da concentração de partículas iniciando em  $x = 0$  e  $t = 0$  se difundindo de acordo com a Eq. (1.4). Ref[18].

Se tomarmos, ao invés de um domínio unidimensional, um domínio tridimensional, teremos simplesmente:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\nabla^2 u \quad . \quad (1.7)$$

## 1.2 Equações do tipo Reação Difusão

Seja agora  $S$  uma superfície arbitrária envolvida por um volume  $V$ . A equação geral da conservação diz que a taxa de variação da quantidade de material em  $V$  deve ser igual a taxa do fluxo de matéria passando por  $S$  no volume  $V$  mais a quantidade de matéria criada em  $V$ . Desta forma pode-se escrever:

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_V u(\mathbf{x}, t) dv = - \int_S \mathbf{J} \cdot \mathbf{ds} + \int_V f dv, \quad (1.8)$$

onde  $J$  é o fluxo de matéria e  $f$  representa a fonte de matéria, podendo ser uma função de  $u$ ,  $x$  e  $t$ . Aplicando o teorema da divergência para a integral de superfície e assumindo  $u(\mathbf{x}, t)$  contínua, a última equação torna-se

$$\int_V \left[ \frac{\partial u}{\partial t} + \nabla \cdot \mathbf{J} - f(u, \mathbf{x}, t) \right] dv = 0. \quad (1.9)$$

Desde que o volume  $V$  seja arbitrário, o integrando desta equação deve ser zero. Desta forma, a equação de conservação para  $u$  resulta em

$$\frac{\partial u}{\partial t} + \nabla \cdot \mathbf{J} = f(c, \mathbf{x}, t). \quad (1.10)$$

Esta equação é nula para um fluxo geral  $J$ . Se a difusão clássica é o processo envolvido então a generalização da Eq. (1.1), por exemplo, será

$$\mathbf{J} = -D\nabla u \Rightarrow \frac{\partial u}{\partial t} = f + \nabla \cdot (D\nabla u), \quad (1.11)$$

onde  $D$  pode ser uma função de  $\mathbf{x}$  e  $u$ , e  $f$  uma função de  $u$ ,  $x$  e  $t$ . Situações onde  $D$  é uma variável dependente do espaço estão se tornando mais comuns nos casos de modelagem biomédica. Particularmente em casos de difusão de organismos geneticamente modificados em meios heterogêneos que afetam a matéria cinza ou branca no crescimento de tumores cerebrais.

A princípio, o termo  $f$  pode ser uma função de qualquer tipo. Boa parte da “arte de modelar” um sistema biológico estará contida em  $f$ : taxas de crescimento, morte, saturação, efeitos de predação.



Descrevemos aqui um sistema de um elemento apenas, ou em termos biológicos, uma espécie. Ainda é possível definir o modelo contendo várias espécies interagentes através de um vetor indexado a cada espécie. Vamos supor que a densidade populacional seja definida pelo vetor  $u_i(\mathbf{x}, t)$ ,  $i = 1, \dots, m$  e cada espécie difundindo-se com seu respectivo parâmetro de difusão  $D_i$  e interagindo com o vetor de fonte  $\mathbf{f}$ . Desta forma, chegamos a um modelo dito de reação-difusão descrito por:

$$\frac{\partial \mathbf{u}}{\partial t} = \mathbf{f} + \nabla \cdot (D \nabla \mathbf{u}), \quad (1.12)$$

sendo  $D$  uma matriz de difusão. Quando  $D$  for diagonal diz-se não existir difusão cruzada entre as espécies. Esta equação é usada como base para o estudo de formação de padrões espaciais em biologia. A idéia central fundamenta-se na consideração de que, em ausência de processos difusivos, para duas espécies ou elementos, a densidade populacional possui um estado estacionário uniforme, linearmente estável. Em algumas condições, para valores finitos dos coeficientes de difusão, desenvolve-se um determinado padrão ou motivo, induzido por uma instabilidade associada ao caso  $D_1 \neq D_2$ , por exemplo.

Ilustrativamente, o exemplo mostrado em [13], considera o caso de um campo de grama seca, no qual existe um grande número de aspersores, que podem gerar uma grande quantidade de umidade, molhando a grama em um ponto se este começar a ficar quente. Suponhamos que se ateou fogo na grama em algum ponto e as chamas começaram a se propagar. Pode-se então pensar que cada aspersor age como um inibidor, e o fogo como um ativador, do incêndio. Se a umidade não for suficiente para extinguir as chamas, o fogo simplesmente se espalhará por todo o campo, o que resultará numa área uniformemente calcinada. Supondo, entretanto, que, quando os sensores dos aspersores detectam suficiente aumento de calor, eles possam gerar umidade suficiente para molhar a grama, impedindo desta forma que as chamas atinjam a área pré-umedecida, a grama então não queimará.

O cenário para formação de padrões espaciais é o seguinte: o fogo começa a se espalhar (este é um dos reagentes), o reagente ativador, com coeficiente de difusão  $D_F$ . Quando os aspersores, reagente inibidor, detectam a aproximação das chamas, começam a aspergir água mais rapidamente, fazendo com que a umidade da grama se propague com coeficiente de difusão  $D_G$ , que deve ser maior que  $D_F$ . Os aspersores umedecem muito a grama, gerando suficiente umidade, tal que o fogo fica impedido de se espalhar pela área umedecida. Desta maneira, a área calcinada fica restrita a um domínio finito, o qual depende dos coeficientes de difusão dos reagentes fogo e aspersores.

Na próxima sessão voltaremos aos sistemas de uma única espécie, que é o tema

desta tese. Discutiremos a equação do tipo reação-difusão num contexto mais ecológico e desta forma obteremos a equação denominada de Fisher-Kolmogorov.

### 1.3 Equação de Fisher-Kolmogorov

Num contexto ecológico, ou mais geralmente, em dinâmica de populações, o termo de fonte  $f$  poderia representar os processos de nascimento, morte, competição etc e  $u$  a densidade de uma dada população. Consideraremos  $f$  dada por

$$f = ru(1 - u/K),$$

onde  $r$  é a taxa de reprodução linear,  $K$  é a capacidade, do inglês “carrying capacity”, e representa saturação: este termo será tanto mais importante quanto maior for o valor de  $u$  e sempre age no sentido contrário ao crescimento da população. Também podemos ver  $K$  como a capacidade de suporte à vida. Note que  $u = K$  é uma das soluções estacionárias da equação acima. A outra é  $u = 0$ .

A equação resultante para  $u$  será:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\nabla^2 u + ru \left(1 - \frac{u}{K}\right) \quad (1.13)$$

Esta é conhecida por *equação de Fisher-Kolmogorov\**. Ela foi inicialmente proposta por Fisher [10] que desenvolveu um modelo unidimensional para a difusão de genes numa dada população e por Kolmogorov que estudou profundamente o modelo e obteve alguns resultados analíticos importantes.

#### 1.3.1 Ondas biológicas

Observa-se um enorme número de fenômenos em biologia no qual a presença de **frentes de onda** parece ditar o ritmo da evolução, constituindo-se num elemento fundamental no processo de desenvolvimento. Tais frentes de ondas se manifestam, por exemplo, como ondas de concentração química, deformações mecânicas, sinais elétricos etc. Exemplo clássico é a propagação de ondas químicas e mecânicas na superfície de ovos de muitos vertebrados. No caso do peixe *Medaka* [18] uma onda de cálcio ( $Ca^{++}$ ) varre a superfície, emanando do ponto em que o espermatozóide entra. Observando a dispersão de insetos verifica-se também a presença fenômenos ondulatórios numa região que onde os efeitos espaciais são importantes. Não poderia também deixar de ser lembrado que doenças epidêmicas se movimentam entre

---

\*Na realidade, deveria ser Fisher-Kolmogorov-Petrovskii-Piskunov, as vezes dito modelo FKPP. O uso corrente é, no entanto, o de modelo de Fisher-Kolmogorov.

continentes sob o aspecto de ondas progressivas, valendo citar a epizootia de raiva na Europa.

O ponto a ser destacado é a necessidade da existência de modelos que mostrem, ao menos, frentes de ondas que se propagam no contexto de dinâmica de populações. Note-se que aqui tratamos de equações difusivas, ou, em linguagem mais matemática, equações elípticas, as quais não estão usualmente associadas á propagação de ondas. No entanto, veremos a seguir que no modelo simples de Fisher-Kolmogorov introduzido acima podemos ter o aparecimento de frentes de onda.

### 1.3.2 Ondas viajantes

Coloquemo-nos no contexto de uma dinâmica unidimensional. Costumeiramente uma onda viajante é entendida como uma *onda que viaja sem mudar a sua forma*. Então, se a solução  $u(x, t)$  representa este tipo de onda, a forma da solução será sempre a mesma para todo instante de tempo e a velocidade de propagação desta forma será uma constante, a qual denotaremos por  $c$ . Se nós olharmos para esta onda num referencial que se move numa velocidade também  $c$ , ela parecerá estacionária. A forma matemática de expressar isto é: se existe uma solução

$$u(x, t) = u(x - ct) = u(z), \quad z = x - ct \quad (1.14)$$

então  $u(x, t)$  é uma solução do tipo onda viajante e ela se move com velocidade constante  $c$  no sentido positivo de  $x$ . Uma onda que se move para o sentido negativo de  $x$  será naturalmente dada por uma função de  $x + ct$ .

Nos termos da nova variável  $z$  as derivadas parciais em  $x$  e  $t$  tomam novas formas sendo convertidas em derivadas ordinárias em  $z$  como segue:

$$\frac{\partial u}{\partial x} = \frac{du}{dz} \frac{dz}{dx} \Rightarrow \frac{\partial u}{\partial x} = \frac{du}{dz}; \quad (1.15)$$

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{du}{dz} \frac{dz}{dt} \Rightarrow \frac{\partial u}{\partial t} = -c \frac{du}{dz}; \quad (1.16)$$

Vejamos inicialmente se a equação de difusão fickiana pura tem soluções onda viajante. Se buscamos por soluções da Eq (1.4), ela fica reescrita em termos da nova variável como se segue:

$$D \frac{d^2 u}{dz^2} + c \frac{du}{dz} = 0, \quad (1.17)$$

e tem como solução

$$u(z) = A + Be^{-cz/D}, \quad (1.18)$$

onde  $A$  e  $B$  são constantes de integração. Se impusermos que quando  $z \rightarrow \pm\infty$ ,  $u$  seja finita, então  $B$  deve ser zero. Logo  $u(z) = A$ , uma solução trivial.

A introdução de um termo de reação, como na equação de Fisher-Kolmogorov, muda este aspecto. A equação Eq. (1.13) em uma dimensão espacial é dada por:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru(1 - u/K), \quad (1.19)$$

onde  $r$ ,  $K$  e  $D$  são parâmetros positivos. Isto foi sugerido por Fisher como uma versão determinística de um modelo estocástico para difusão espacial de um gene favorável numa dada população. Esta equação e sua solução onda viajante têm sido largamente estudadas, posto que servem de protótipo para equações que modelam sistemas ecológicos mais complexos.

Para tornar a análise mais geral, é bastante útil reescalonar as variáveis de Eq.(1.19) em termos de novas variáveis como segue:

$$t^* = rt, \quad x^* = x \left( \frac{r}{D} \right)^{1/2}, \quad u^* = u/K. \quad (1.20)$$

Omitindo os asteriscos, a equação (1.19) pode, portanto, ser reescrita como:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u(1 - u). \quad (1.21)$$

Assumimos implicitamente que  $r$ ,  $D$  e  $K$  são constantes. Mais adiante discutiremos possíveis dependências espaciais destes parâmetro. No caso presente, estamos tratando de um caso *especialmente homogêneo*. O estado estacionário será determinado em  $u = 0$  e  $u = 1$ , sendo estes, respectivamente, instável e estável. Isto nos sugere que devemos procurar soluções do tipo frente de onda dentro do intervalo  $0 \leq u \leq 1$ . Os valores negativos de  $u$  não possuem significado físico.

Se existe uma solução onda viajante, a equação (1.21) pode ser escrita em termos de

$$u(x, t) = U(z), \quad z = x - ct, \quad (1.22)$$

onde  $c$  é a velocidade da onda. Como a equação (1.21) é invariante na coordenada espacial,  $c$  poderia ser positivo ou negativo. Consideraremos o caso em que  $c \geq 0$ .

Substituindo a nova forma para  $u(x, t)$  e as respectivas derivadas espaciais e temporais, obtém-se a nova equação (1.21) reescrita como

$$U'' + cU' + U(1 - U) = 0, \quad (1.23)$$

onde as linhas em  $U$  denotam o grau da derivada com respeito a  $z$ . É natural procurar uma solução do tipo frente de onda tal que ela “ligue” os pontos fixos quando  $z \rightarrow \pm\infty$ . Ou seja, uma solução tal que:

$$\lim_{z \rightarrow \infty} U(z) = 0, \quad \lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = 1. \quad (1.24)$$

Podemos trocar a equação (1.23), que é de segunda ordem, por duas equações diferenciais de primeira ordem. Isto é feito para realizarmos a análise da estabilidade dos pontos fixos e obter uma “caricatura” das soluções que a satisfazem. Esta análise é também conhecida como *análise do espaço de fase*. No apêndice (A) é feita uma discussão detalhada sobre isto.

Voltando ao problema, substituindo a equação (1.23) por duas equações diferenciais de primeira ordem, obtém-se:

$$U' = h(U, V), \quad V' = g(U, V), \quad (1.25)$$

onde

$$h(U, V) = -cV - U(1 - U)$$

e

$$g(U, V) = V$$

resultando em trajetórias no plano de fase dadas como soluções da equação

$$\frac{dV}{dU} = \frac{-cV - U(1 - U)}{V}. \quad (1.26)$$

Um ponto singular é, por definição, o ponto  $(U_s, V_s)$ , tal que:

$$h(U_s, V_s) = g(U_s, V_s) = 0. \quad (1.27)$$

Neste caso temos como pontos singulares  $(0, 0)$  e  $(1, 0)$ , que são -consequentemente- soluções independentes do tempo. Em geral, é interessante analisar o comportamento das soluções em tempos “longos”, visto que não queremos nos ater a efeitos transientes. O comportamento para tempos longos pode ser periódico, aperiódico ou caótico. Os mais simples tipos de atratores são os pontos fixos estáveis sob pequenas perturbações. A análise de estabilidade linear é feita, vide apêndice (A), através do

estudo no plano de fase e mostra que os autovalores  $\lambda$  para os pontos singulares são :

$$(0, 0) : \quad \lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left[ -c \pm (c^2 - 4)^{1/2} \right] \Rightarrow \begin{cases} \text{nó estável se } c^2 > 4; \\ \text{espiral estável se } c^2 < 4; \end{cases} \quad (1.28)$$

$$(1, 0) : \quad \lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left[ -c \pm (c^2 + 4)^{1/2} \right] \Rightarrow \text{ponto de sela} \quad (1.29)$$

Ou seja, se  $c \geq c_{min} = 2$ , a origem é um nó estável. O caso em que  $c = c_{min}$  temos um nó degenerado. Se  $c^2 < 4$  obtem-se uma espiral estável, isto é, nas vizinhanças da origem  $U$  tem um comportamento oscilatório. Uma solução que represente uma frente de onda será dada por uma trajetória que saia do ponto fixo instável  $(1, 0)$  e vá assintoticamente para o ponto fixo estável  $(0, 0)$ , uma trajetória dita heteroclínica. Abaixo, a figura ilustra este comportamento:

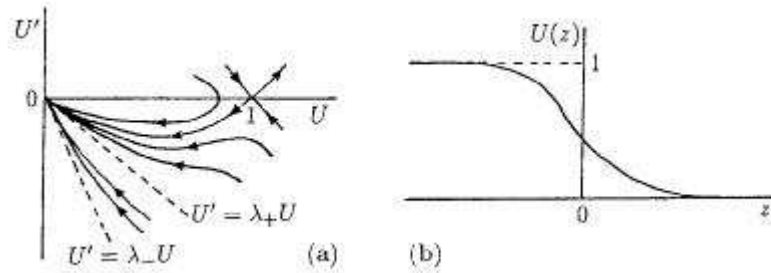


Figura 1.2: Trajetórias no plano de fase para equação (1.23) para a solução do tipo frente de onda viajante. Em (a)  $c^2 > 2$  e em (b) a solução frente de onda viajante com velocidade de onda  $c \geq 2$ . Ref[18].

Se a análise do espaço de fase nos mostra que podemos ter soluções que ligam os pontos fixos, resta uma questão crucial neste ponto, que é: qual tipo de condição inicial fará a equação original de Fisher-Kolmogorov evoluir para uma solução do tipo frente de onda viajante com velocidade  $c$ ? Kolmogorov et al. (1937) provou que se  $u(x, 0)$  for dada por:

$$u(x, 0) = u_0(x) \geq 0, \quad u_0(x) = \begin{cases} 1 & \text{se } x \leq x_1 \\ 0 & \text{se } x \geq x_2 \end{cases}, \quad (1.30)$$

onde  $x_1 < x_2$ , então a solução  $u(x, t)$  de (1.21) evolui para uma solução do tipo frente de onda viajante  $U(z)$  com  $z = x - 2t$ .

Como a equação de Fisher-Kolmogorov é invariante por  $x \rightarrow -x$ , pode-se mostrar que se nós começarmos com uma dada condição inicial  $u(x, 0)$ , que é zero fora de um domínio finito, e tomarmos  $-\infty < x < \infty$ , a solução  $u(x, t)$  evoluirá para frentes de onda viajando, uma para esquerda e outra para direita, ambas com a mesma velocidade  $c$ . Isso é ilustrado pela figura abaixo:

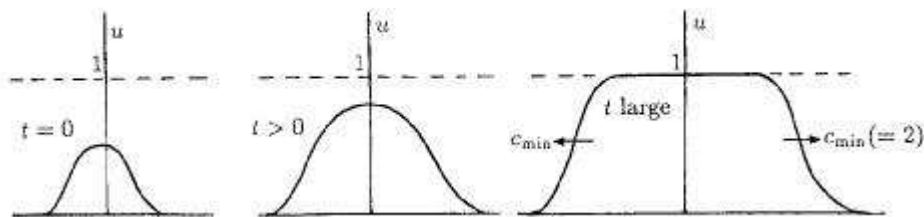


Figura 1.3: Evolução temporal da solução frente de onda viajante da equação de Fisher-Kolmogorov numa linha infinita. Ref[18].

Note que se  $u(x, 0) < 1$  o termo  $u(1 - u)$  causa o crescimento da solução até  $u = 1$ . Este ponto funciona como um “atrator” do sistema porque é a solução estável do mesmo. Ao mesmo tempo, a difusão causa um crescimento da região central, fazendo com que as frentes de onda se propaguem uma para direita e outra para esquerda. Finalmente em  $t \rightarrow \infty$  a solução  $u(x, t) \rightarrow 1$  para todos os valores de  $x$ .

## Capítulo 2

# Equação de Fisher-Kolmogorov e a Dinâmica Populacional de Bactérias

O estudo de colônias de bactérias tem sido atualmente objeto de um vasto trabalho, tanto teórico quanto experimental. Tais estudos têm mostrado fenômenos como formação de padrões espaciais e se fundamentam basicamente na investigação de parâmetros como a taxa de crescimento de uma dada população, o coeficiente que mede a competição por meios que favoreçam a sobrevivência e a difusão. Como já foi dito, modelos simples que, mesmo englobando todas estas características, não representam a realidade propriamente dita porque negligenciam um certo número de parâmetros. O caso das colônias de bactérias é porém um dos sistemas em que a modelagem por sistemas simples pode melhor ser validada, exatamente por se tratar de um sistema biologicamente simples: uma espécie, basicamente isolada de outras, e mantida num ambiente com nutrientes suficientes para que a estes nunca faltem (em linguagem de física teórica, um “banho térmico” de nutrientes!). Temos assim um sistema ideal para começar o estudo de populações simples.

O uso de sistemas que proporcionam o crescimento celular *in vitro* torna viável a possibilidade de examinar as propriedades dinâmicas de uma dada população. Estas propriedades ficam evidentes através de experimentos com análises de vídeo, em curto ou longo intervalo de tempo, sendo possível obter valores precisos para parâmetros como a velocidade de expansão de uma colônia, o coeficiente de difusão para uma bactéria individualmente e a densidade de bactérias para certos valores de concentração de nutrientes [25, 16, 20]. Estas observações experimentais servem exatamente de validação e referência para os modelos teóricos e numéricos, entre eles, o modelo que leva em consideração o efeito logístico na dinâmica populacional através da equação de Fisher-Kolmogorov. Abaixo figuras obtidas no experimento descrito em [25].

Um experimento pioneiro sob o aspecto de observação das condições de sobrevivência foi realizado por *Lin et al.* [16], no qual, adicionalmente, introduziram-se



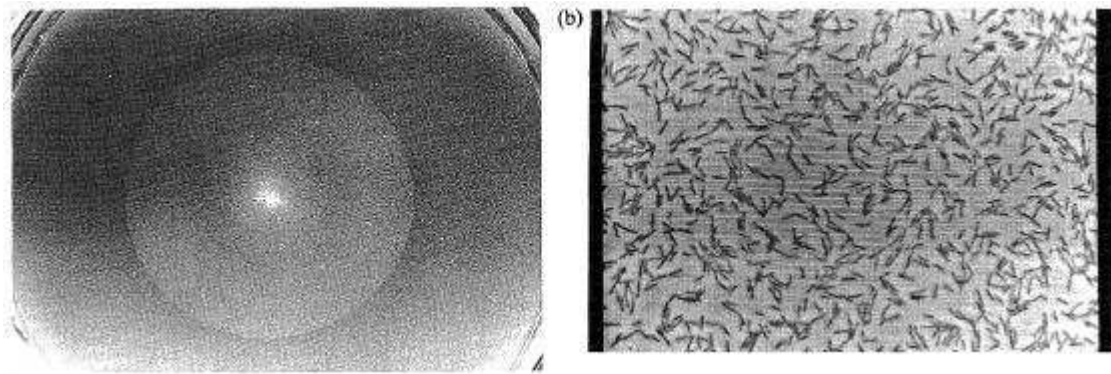


Figura 2.1: Colônia de bactérias observadas do ponto de vista macroscópico e microscópico. A figura foi obtida numa escala de  $0.2mm$  de largura. Ref[25].

variações temporais das condições do ambiente e estudou-se em quais casos há uma população sobrevivente (localizada) e quais outros, a extinção dos indivíduos.

Na seção seguinte discutiremos o experimento mencionado e apresentaremos um modelo matemático para os resultados.

Outros estudos de caráter mais teórico levam em consideração populações de organismos superiores, tais como insetos ou roedores[1, 2, 18]. Neste momento, porém, nós nos concentraremos no estudo de um modelo baseado na dinâmica de uma colônia de bactérias que pode ser descrito através do modelo, já introduzido, de Fisher-Kolmogorov.

## 2.1 Crescimento Populacional Sob Dadas Condições de Sobrevivência

O experimento[16] consiste em uma espécie de canal onde o crescimento das bactérias é controlado pela incidência de radiação UV. Um oasis é criado para representar a região onde a vida é favorável e a região desfavorável é aquela onde existe a total incidência da radiação. Todo o experimento é modelado pela teoria de Fisher-Kolmogorov utilizando-se a equação de reação-difusão, já citada anteriormente. Esta geometria do arranjo experimental permite a realização de uma análise “quasi-unidimensional”, isto de fato facilita o trabalho porque torna a simulação computacional mais simples. Durante um curto (meia hora) e longo (uma semana) intervalo de tempo a concentração de bactérias é medida em função do espaço e comparada com a integração da equação básica do modelo.

Logo podemos observar que não estamos mais no mesmo contexto que o da

discussão de propagação de frentes de onda. Aqui temos um domínio finito aonde as bactérias podem sobreviver – a invariância translacional foi quebrada. Qual será o efeito introduzido?

Olhemos inicialmente para o problema de um ponto de vista linear: esqueçamos o termo de saturação logístico. Ficamos então com a equação:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru \quad (2.1)$$

definida em  $x \in (-L/2, L/2)$ , onde  $L$  é o tamanho da máscara. O problema é o mesmo que o de uma partícula numa caixa de tamanho  $L$ , no contexto da mecânica quântica, apenas com os coeficientes redefinidos! Os autovalores que definem a evolução temporal,  $\lambda_n$ , obedecem à equação:

$$\left( \frac{r - \lambda_n}{D} \right) L^2 = \pi^2 n^2 \quad . \quad (2.2)$$

No entanto, devemos tomar aqui  $n = 1$ . A razão é que não podemos ter  $u(x, t) < 0$ , pois  $u(x, t)$  é a densidade de bactérias. Como todas as autofunções cruzam o zero, exceto a com  $n = 1$ , é a esta que devemos tomar. Assim:

$$\left( \frac{r - \lambda}{D} \right) L^2 = \pi^2 \quad , \quad (2.3)$$

sendo portanto  $\lambda$  a taxa de crescimento temporal da população. Se  $\lambda < 0$  a população toda se extingue no tempo. Se  $\lambda > 0$  a população cresce, e acabará saturada pelo termo não-linear que aqui não levamos em conta. Está portanto claro que existem situações em que as bactérias tendem a se extinguir e outras em que subsistem. O caso crítico é dado por  $\lambda = 0$ , ou seja:

$$\left( \frac{r}{D} \right) L_c^2 = \pi^2 \quad \Rightarrow \quad L_c = \sqrt{\frac{D}{r}} \pi \quad . \quad (2.4)$$

Existe portanto um tamanho crítico para a subsistência da vida na máscara. Se  $L > L_c$ , há vida. Senão não há. Este é o ponto central relativo à dinâmica de populações em regiões finitas, primeiramente notado por Skellam [23]. Este mesmo fenômeno está na origem de diversos fenômenos biológicos relativos a presença ou não de certas espécies em regiões isoladas.

Antes de continuarmos, tiremos algumas consequências da existência de um tamanho mínimo para a subsistência de uma população. Pensamos no caso de uma ilha populada por espécies não interagentes (apesar da hipótese ser muito restritiva, há alguns casos em que se aplica, como no caso de pássaros, como veremos no final da tese). Se o tamanho da ilha é  $L$ , somente espécies com  $D/r < L^2/\pi^2$

podem subsistir. Quanto menor  $L$ , menor o número de espécies possíveis (visto que cada espécie tem uma difusividade e um razão de reprodução próprias). Ademais, espécies com razão de reprodução grande e/ou difusividade pequena estabelecem-se mais facilmente. Tais características de fato podem ser observadas em diversos sistemas ecológicos isolados.

Voltemos agora às bactérias. Facilmente pode-se verificar a existência de um tamanho crítico. Como a difusividade das bactérias é dificilmente mensurável, não cabe a questão de sua dependência com  $D$ .

Mais tarde, uma generalização [20] do modelo de Fisher foi proposta para descrever o crescimento de bactérias numa região localizada do espaço, na qual a vida é favorável, e que se move com velocidade constante. Em outras palavras, a generalização tinha como proposta fazer o oasis se movimentar ocasionando uma mudança espaço-temporal nas condições de sobrevivência. Isso sugere que possíveis distribuições espaciais de concentração populacional ocorram para diferentes valores da velocidade do oasis. De fato, para velocidades do oasis maiores que um certo valor crítico e tomando as condições fora deste extremamente desfavoráveis, a densidade populacional é conduzida para uma situação de extinção. O oasis se move mais rapidamente que as bactérias deixando-as sob influência na maior parte do tempo das condições desfavoráveis de sobrevivência. Contrariamente, quando a velocidade do oasis é menor que esta velocidade crítica a população torna-se localizada numa região onde existem condições favoráveis para sua sobrevivência, desde que suficientemente grande. Fora deste oasis, a população tem um decaimento exponencial.

### 2.1.1 Máscara com Velocidade Constante

Após a simulação numérica do modelo, utilizando os parâmetros aproximados aos medidos na experiência, os resultados podem ser comparados com os do experimento real. No experimento foi variada a velocidade  $v$  do oasis. A figura abaixo mostra que para grandes valores de  $v$  (coluna da esquerda) a população tende à extinção, o oasis “anda” na frente da colônia de bactérias. Tomando uma velocidade  $v$  pequena uma densidade populacional mostra-se localizada numa região protegida da luz ultravioleta (coluna da direita). A coluna do meio é construída para um valor intermediário de  $v$  e o resultado mostra uma densidade populacional caminhando lentamente para um regime de extinção. Este resultado é importante porque demonstra qualitativamente a dependência do modelo com a velocidade.

O entendimento da figura torna-se mais direto se observarmos a área cinza como o oasis, ou área protegida. Na coluna da esquerda ele não aparece porque se move fora da janela de observação deixando a população completamente desprotegida

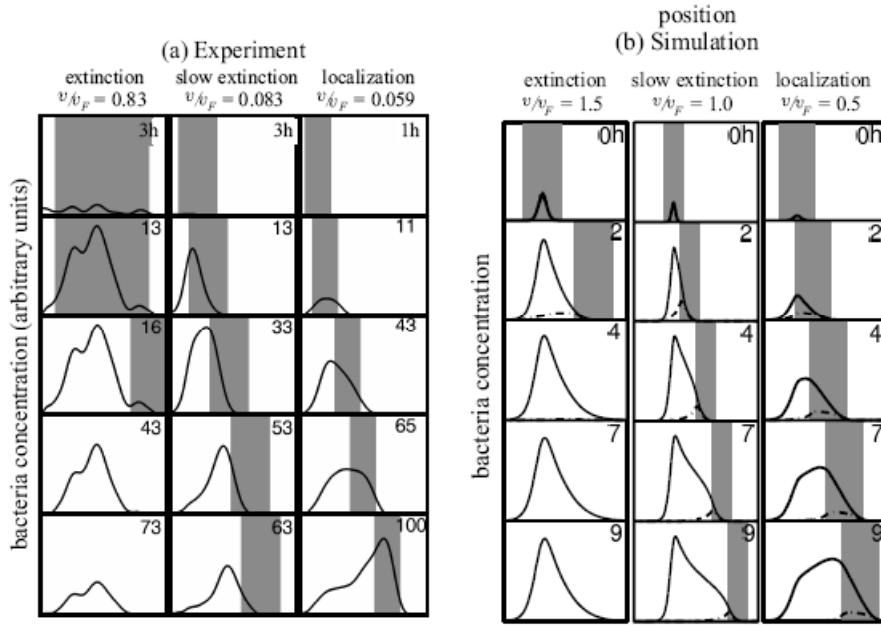


Figura 2.2: Resultados da simulação numérica e o experimento. A figura da esquerda mostra os resultados experimentais para diferentes valores de velocidade e a da direita a simulação computacional. Ref[16]

e exposta à radiação . Percebe-se uma tendência das bactérias acompanharem a sombra numa espécie de refúgio ideal para sobreviver.

## 2.2 Máscara Oscilante

A idéia de máscara protetora foi também estudada num trabalho numérico no qual o oasis não somente se movimenta numa dada direção , mas também tem um comportamento oscilatório[5]. Novamente é o modelo de Fisher que nos dá o suporte teórico:

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} + au(x, t) - bu^2(x, t) \quad (2.5)$$

Os efeitos da dinâmica espaço-temporal do termo não linear são traduzidos como a representação das mudanças nas condições do ambiente. Para tal, pode-se tanto fazer variar espacialmente  $a$  quanto  $b$ . Para  $a \rightarrow -\infty$  temos uma região imprópria para a vida. Do mesmo modo,  $b \rightarrow \infty$  representa uma densidade de saturação nula,

ou seja, uma região sem vida. Normalmente, podemos modelizar o experimento com as bactérias por meio de funções  $a$  e  $b$  constantes por partes, assumindo um valor de referência dentro da máscara e valores muito grandes fora da máscara. Aqui, será de nosso interesse modelizar a máscara e a região sem vida por meio de variações de  $b$ , ou seja  $b = b(x, t)$ . Novamente é definida uma região onde as condições favorecem a sobrevivência de tal forma que fora dela a vida se torna impraticável. Esta “máscara” oscila de forma sinusoidal conservando seu tamanho e mudando a direção numa dada distância do ponto de origem.

Neste caso, deve-se observar parâmetros como a velocidade de oscilação da máscara e a amplitude de oscilação (distância entre o centro da bolha e o ponto de retorno) e o tamanho da máscara. Originalmente o trabalho foi desenvolvido baseado no método de Crank-Nicholson, mas por questões de computação numérica repetimos a simulação utilizando o Matlab aliado com a rotina FFT (Fast Fourier Transform). A figura abaixo ilustra o movimento da máscara para uma dada densidade inicial de bactérias obtida com nosso método.

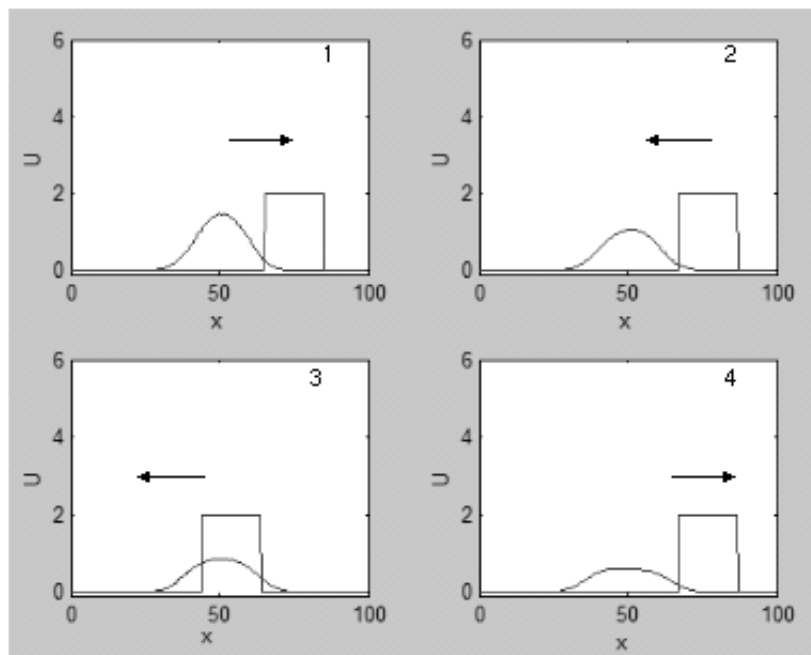


Figura 2.3: Movimento da máscara oscilando para a direita e para a esquerda. Fora da máscara as condições não são favoráveis à sobrevivência.

Na figura anterior, observa-se uma densidade inicial de população , neste caso representando bactérias, do tipo gaussiano e uma função do tipo “step” represen-

tando a máscara. Esta máscara se move em ambos os sentidos do eixo  $x$  alternando proteção e desproteção da população. De maneira geral, as condições do ambiente são representadas por uma espécie de fonte que emite radiação UV, quando esta radiação atinge as bactérias estas morrem porque estão desprotegidas da sombra. As bactérias que estão abaixo da sombra formada pela máscara prosperam porque ali existe um ambiente favorável. Posteriormente a análise é feita com a variação da intensidade desta fonte emissora. Abaixo mais uma figura ajuda na compreensão do arranjo.

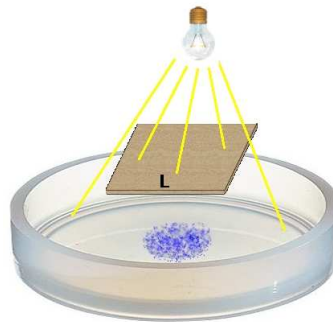


Figura 2.4: Imagem pictórica da colônia de bactérias sendo atingida pela radiação e o anteparo oscilante de comprimento  $L$ .

Conforme a máscara oscila em diferentes frequências, ou seja, diferentes velocidades, existe uma alternância entre nascimento e morte da população adicionada ao fenômeno difusivo. Se a máscara permanece estática a área protegida favorecerá um crescimento até a população atingir um nível estacionário.

### 2.2.1 Análise Numérica

Uma análise mais detalhada exige que a evolução do sistema seja dividida em dois regimes: *extinção* e *não extinção*. Estes regimes ficam evidentes quando se introduz um tamanho crítico da sombra abaixo do qual não existe possibilidade de sobrevivência[14]. Se a amplitude de oscilação é menor que o comprimento  $L$  da máscara, uma dada área fica permanentemente coberta. Quando esta área coberta é maior que o tamanho crítico da máscara a população consegue sobreviver. O regime de extinção pode ser observado de acordo com a velocidade de oscilação da máscara e considerando-se a intensidade da radiação fora da mesma muito grande. Se esta velocidade for maior que a velocidade de propagação da “frente de onda” de bactérias, a população não terá possibilidade de seguir a máscara permanecendo assim, exposta à radiação por um longo tempo, suficiente para provocar o declínio

a valores próximos de zero da sua densidade. Outra possibilidade é considerar uma amplitude de oscilação bastante grande provocando um grande tempo de exposição da população desprotegida.

A figura abaixo mostra três curvas numéricas, como resultado da simulação do modelo descrito acima, com diferentes valores dos parâmetros da equação (2.5). No sentido de cima para baixo observa-se primeiro uma curva com longos tempos de oscilação e picos de máxima densidade populacional separados. Isto acontece porque neste caso a máscara oscila com uma baixa frequência e os picos aparecem mais largos porque a máscara gasta mais tempo para voltar e cobrir as bactérias. Na curva intermediária houve um incremento na frequência de oscilação, como resultado tem-se picos mais agudos que os anteriores com respeito a densidade populacional. Percebe-se também que o aumento da velocidade de oscilação se reflete numa máxima densidade populacional menor.

Na última curva foi mantida a mesma velocidade de oscilação que a da segunda curva, mas a amplitude de oscilação foi aumentada. Conforme a amplitude de oscilação aumenta a população é conduzida a um regime de extinção porque o máximo da densidade populacional cada vez se torna menor.

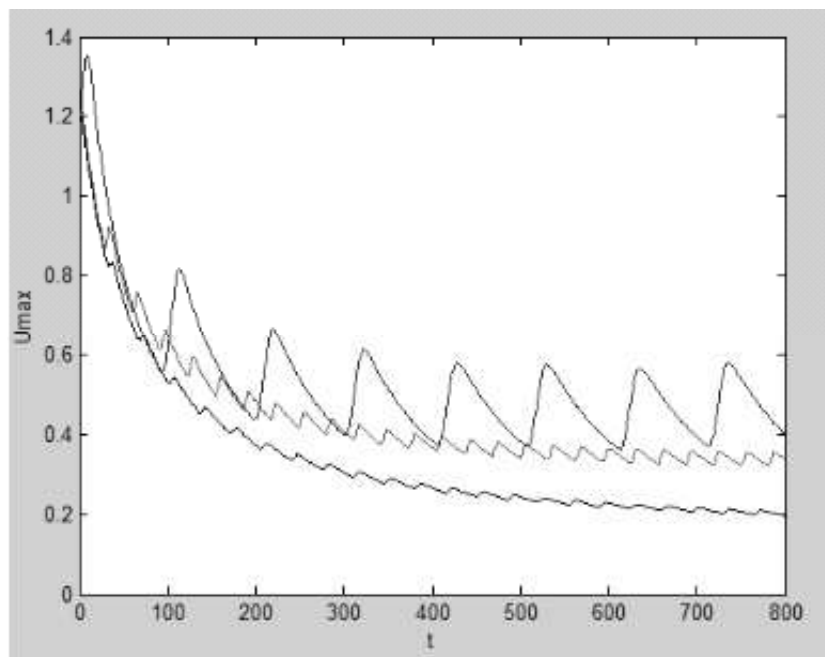


Figura 2.5: Diferentes perfis da densidade populacional de bactérias para diferentes valores de velocidade e amplitude de oscilação .

O comportamento para uma simulação de longos tempos pode ser mostrado na

figura abaixo. Embora ela só mostre a variável temporal com valores da ordem de 2000, ela foi feita com valores superiores a 10.000. Esta figura foi obtida para um valor fixo da velocidade e amplitude de oscilação .

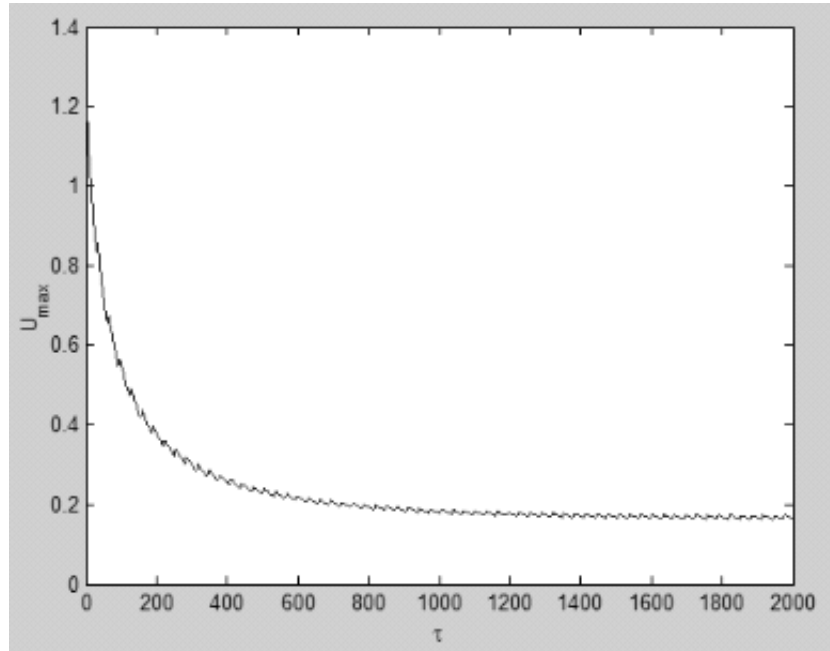


Figura 2.6: Simulação para longos tempos.



Embora até agora só tenhamos feito análises para a variação da velocidade e amplitude de oscilação, também torna-se interessante estender a análise para a variação temporal do tamanho da máscara. Para facilitar o estudo vamos considerar a máscara estática com um dado tamanho (pequeno). Aumenta-se o tamanho da máscara em pequenos valores e executa-se uma realização computacional do programa. Observa-se que o valor máximo da densidade populacional aumenta quando o valor do comprimento da máscara também aumenta, contudo, até um dado limite estacionário. Entretanto, existe a situação na qual a densidade populacional não é conduzida para um valor estacionário máximo. Abaixo de certo comprimento da máscara esta população caminha para valores muito próximos de zero, evidenciando assim a presença efetiva de um comprimento crítico.

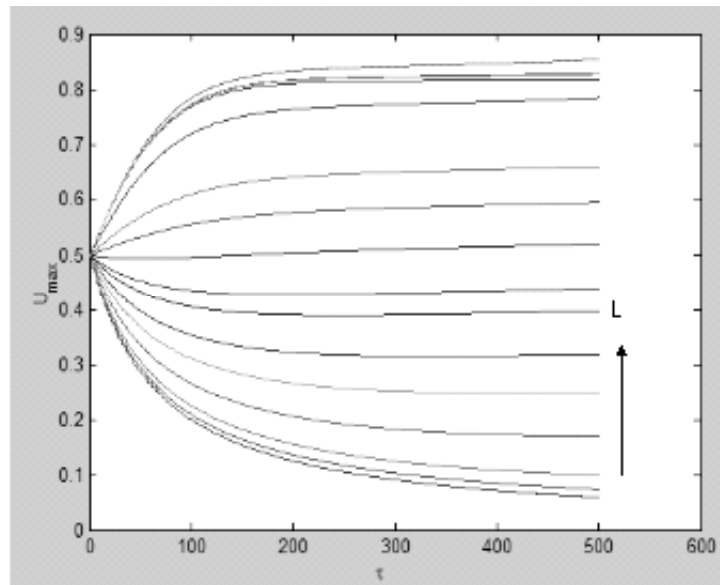


Figura 2.7: Diferentes tamanhos  $L$  da máscara e ele aumenta no sentido indicado.

A forma da variação de  $L$  com a densidade populacional pode ser melhor vista pela figura seguinte. Existe uma região de transição onde a densidade populacional, que antes permanecia num valor em torno de zero, tem um aumento considerável e permanece num valor estável. Tanto o valor mais baixo como o estável superior podem ser calculados considerando o modelo de Fisher estacionário e homogêneo. Este valor é inversamente proporcional ao parâmetro  $b$  e tem valor  $u_{max} = \frac{a}{b}$ .

Por questão didática o gráfico é dividido nas regiões (1), (2) e (3). Na região (1) o tamanho crítico, definido agora como  $L_{crit}$ , não é atingido. Na região (2) existe uma espécie de transição entre a regime de extinção e estado estacionário do sistema ou região (3). O  $L_{crit}$  aqui é considerado exatamente o valor de  $L$  em que ocorre a

transição entre as regiões (1) e (2).

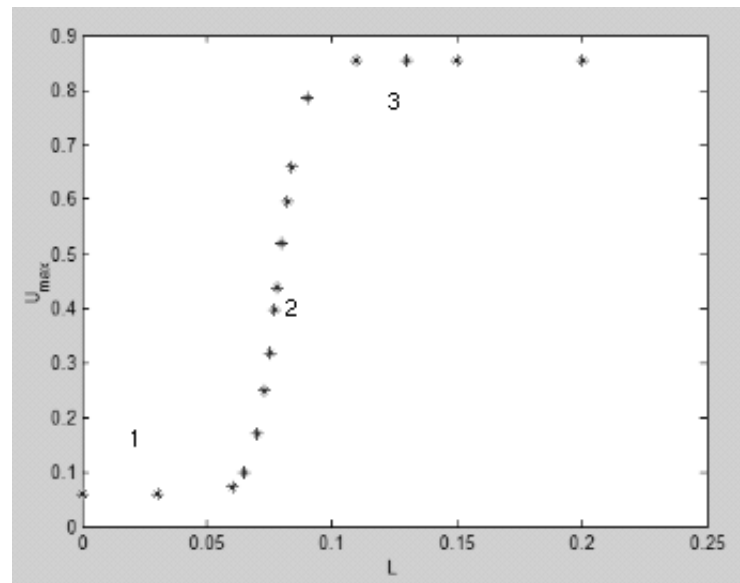


Figura 2.8: Regiões (1), (2) e (3) e caracterização do  $L_{crit}$  na transição de regimes.

Também é possível verificar a maneira que o sistema caminha para o estado estacionário. Isto é feito determinando “cortes” em alguns intervalos temporais e graficando a evolução da densidade populacional. As faixas no gráfico da esquerda determinam o instante em que foram realizados os cortes. No gráfico da direita são mostrados os diversos valores da densidade populacional para os intervalos de tempo escolhidos anteriormente e o respectivo valor de  $L$ .

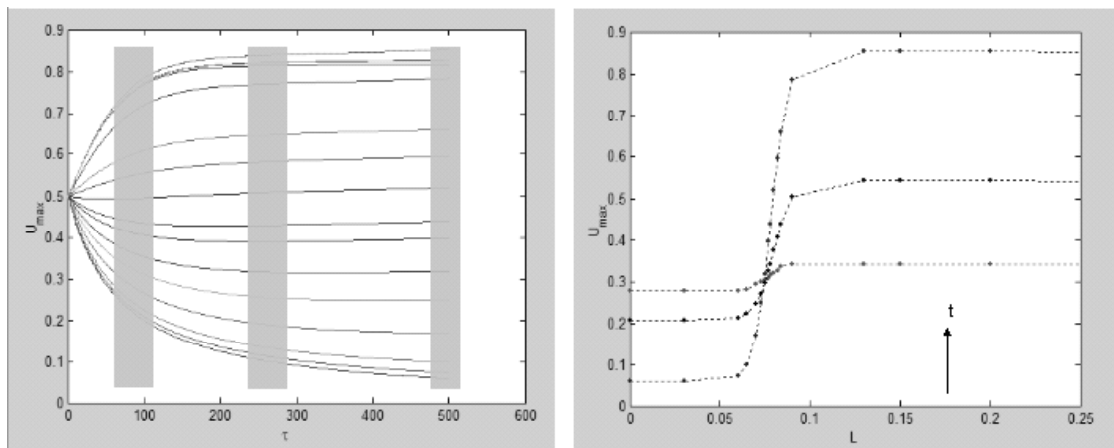


Figura 2.9: Evolução temporal do estado estacionário.

A densidade populacional deveria ser igual a zero para valores de  $L$  menores que  $L_{crit}$ . Para tal necessita-se de um tempo suficientemente grande ou condições extremamente drásticas fora da máscara. Entretanto, observa-se uma tendência do sistema em atingir este valor. A simulação também mostra um sistema que tem um estado estacionário muito bem estabelecido e que não deve depender das condições iniciais. O sistema sempre tende para o estado estacionário independente da condição inicial. Esta afirmativa é corroborada pela figura abaixo, a qual foi construída para uma condição inicial diferente das anteriores.

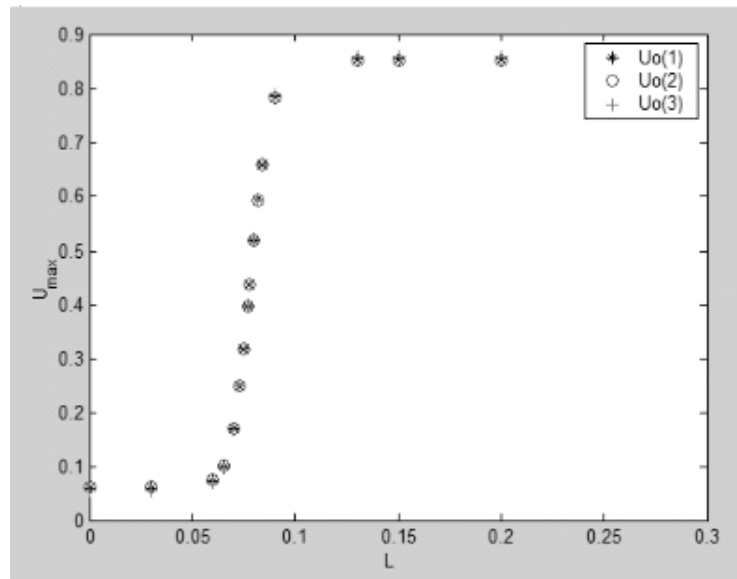


Figura 2.10: Estado estacionário para três diferentes condições iniciais.

Mesmo que o sistema se inicie com um valor de densidade populacional acima ou abaixo do valor estacionário sempre é atraído para o valor estável conforme  $L$  aumenta. A figura abaixo demonstra bem esse aspecto.

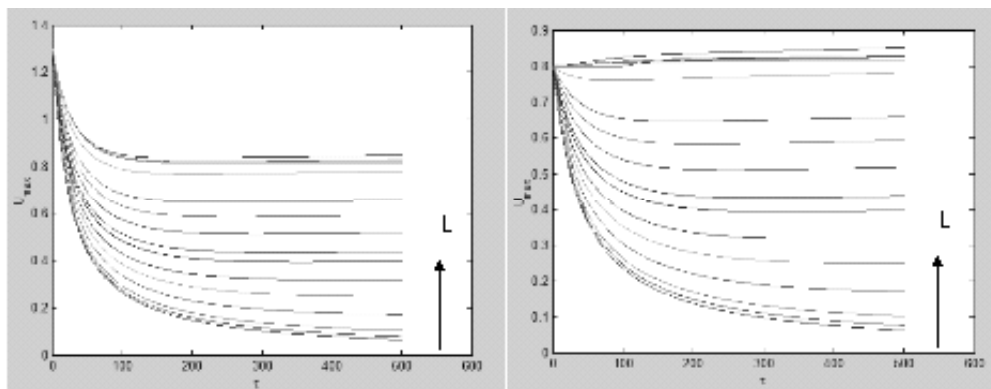


Figura 2.11: Estado estacionário para três diferentes condições iniciais.

Os resultados referentes a [5] podem ser encontrados em detalhes na referência citada, bem como a discussão aprofundada de aspectos não tratados nesta seção .

## Capítulo 3

# Equação de Fisher-Kolmogorov em Domínio Finito

No capítulo anterior vimos que um dos efeitos da finitude do espaço disponível para a existência de uma população é a inviabilidade de sobrevivência desta população em regiões menores que um certo tamanho crítico. Isto foi estudado a partir de uma linearização da equação de Fisher-Kolmogorov. Neste capítulo pretendemos estudar esta equação na sua versão não-linear e obter o tamanho crítico novamente. Mas ademais, poderemos estudar um outro parâmetro importante, que é a densidade máxima da população. Este parâmetro - conhecido em ecologia por densidade de saturação - é um algo que pode-se medir sem destruir a população.

### 3.1 A solução estacionária da Equação de Fisher-Kolmogorov

Seguiremos aqui os procedimentos adotados em [14]. O primeiro ponto a observar é de que uma população, se viável, crescerá até atingir um tamanho máximo, de equilíbrio. Este é o mesmo conteúdo do termo de saturação da equação de Fisher-Kolmogorov. Em sendo assim, podemos então procurar por soluções estacionárias da equação, que obedecerão  $\partial u(x, t)/\partial t = 0$  na Eq. (2.5). Reescalando a variável espacial,  $\psi = x/\sqrt{D}$ , teremos então uma nova equação que pode ser escrita como:

$$\frac{d^2 u(\psi)}{d\psi^2} + au(\psi) - bu^2(\psi) = 0. \quad (3.1)$$

Como queremos estudar os efeitos da finitude da área propícia para a subsistência da população, estudamos a equação acima com  $-w \leq x \leq w$ , e com as condições  $u(\pm w/\sqrt{D}) = 0$ . Equações do tipo (3.1) podem ser resolvidas em termos das funções elípticas de Jacobi  $[cn(\psi, k), sn(\psi, k), dn(\psi, k)]$ , onde  $k$  representa o parâmetro elíptico. Sabe-se, por exemplo, que a função  $y = sn^2(\psi, k)$  satisfaz a seguinte equação:

$$\frac{d^2y}{d\psi^2} + 4(1 + k^2)y - 6k^2y^2 = 2. \quad (3.2)$$

Comparando a Eq.(3.1) e a Eq.(3.2) percebe-se que elas são praticamente as mesmas a menos de um termo extra do lado direito da Eq. (3.2). Esta diferença sugere que a solução  $sn^2(x, k)$  seja alterada pela introdução de um parâmetro de amplitude e de fase, isto é, escolhe-se a solução da equação Eq. (3.1) de tal forma que a solução seja dada por:

$$u(\psi) = \alpha sn^2(\beta\psi + \delta, k) + \gamma, \quad (3.3)$$

e determina-se o valor das constantes  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\delta$  e  $\gamma$ . Sem perda de generalidade, vamos supor que a solução é simétrica ao redor do zero, de modo que o máximo da densidade populacional localizada em  $\psi = 0$ . Isto leva à determinação de  $\delta$ :  $\delta = k$ . Disto resulta que

$$u_i(\psi) = \alpha sn^2(\beta\psi + k, k) + \gamma. \quad (3.4)$$

Usando a propriedade:

$$sn(u + k, k) = \frac{cn(u, k)}{dn(u, k)} = cd(u, k), \quad (3.5)$$

obtém-se para a equação Eq. (3.4):

$$u_i(\psi) = \alpha cd^2(\beta\psi, k) + \gamma \quad (3.6)$$

Diferenciando esta solução duas vezes com respeito a  $\psi$  e substituindo em Eq. (3.1), obtém-se a seguinte igualdade (vide apênde **B1**):

$$[6\alpha\beta^2k^2 - b\alpha^2] cd^4(\beta\psi, k) + [-4\alpha\beta^2(k^2 + 1) + a\alpha - 2b\alpha\gamma] cd^2(\beta\psi, k) + 2\alpha\beta^2 + a\gamma - b\gamma^2 = 0 \quad (3.7)$$

Para que esta igualdade seja satisfeita, é necessário anular os coeficientes de cada potência de  $cd(\beta\psi, k)$ . Desta forma, obtém-se o seguinte sistema de equações :

$$\begin{cases} 4\beta^2(k^2 + 1) - a + 2b\gamma = 0 & (I) \\ 6k^2\beta^2 - b\alpha = 0 & (II) \\ 2\alpha\beta^2 + \gamma(a - b\gamma) = 0 & (III) \end{cases} \quad (3.8)$$

O sistema de equações anterior determina  $\alpha$ ,  $\beta$  e  $\gamma$  em termos de  $a$ ,  $b$  e  $k$ . Isto leva a escrever o resultado de  $\gamma$  proporcional a  $\alpha$  através de um fator que é função somente do parâmetro elíptico  $k$  como segue (vide apêndice **B2**):

$$\gamma = \alpha \left[ \frac{-(k^2 + 1) + \sqrt{1 - k^2 + k^4}}{3k^2} \right] \quad (3.9)$$

Através da equação (III) é possível escrever a relação  $a/b$ , tal que, substituído o valor de  $\gamma$  encontrado na Eq. (3.9) resulta em:

$$\alpha = \left( \frac{3a}{2b} \right) k^2 (1 - k^2 + k^4)^{-1/2} \quad (3.10)$$

Depois de encontrado valor de  $\alpha$  substitui-se na equação (II) e obtém-se o valor de  $\beta^2$  como:

$$\beta^2 = \left( \frac{a}{4} \right) (1 - k^2 + k^4)^{-1/2} \quad (3.11)$$

Finalmente substituindo os valores de  $\alpha$ ,  $\beta$  e  $\gamma$  na equação Eq. (3.6), obtém-se a forma geral para a solução :

$$u(\psi) = \frac{a}{b} \left\{ f_\alpha(k) cd^2 [\sqrt{a} f_\beta(k) \psi, k] + f_\gamma(k) \right\}, \quad (3.12)$$

onde:

$$\begin{cases} f_\alpha(k) = \frac{3}{2} k^2 (k'^2 + k^4)^{-1/2}; \\ f_\beta(k) = \frac{1}{2} (k'^2 + k^4)^{-1/4}; \\ f_\gamma(k) = \frac{1}{2} [1 - (k^2 + 1)(k'^2 + k^4)^{-1/2}]; \\ k'^2 = 1 - k^2; \end{cases} \quad (3.13)$$

Uma conseqüência do resultado acima é a possibilidade de se obter o valor máximo da densidade populacional e relacioná-lo com o tamanho da área protegida. Para tal, faz-se necessário tomar o termo  $cd^2 [\sqrt{a} f_\beta(k) \psi, k] = 1$ , ou seja,  $\psi = 0$ . Aplicando esta condição e seguindo os passos descritos no apêndice **B3**, obtém-se para o valor máximo da densidade:

$$u_m = \frac{a}{2b} \left[ k^2 - k'^2 + (k'^2 + k^4)^{-1/2} \right] (k'^2 + k^4)^{-1/2} \quad (3.14)$$

Esta solução ainda pode ser usada para testar o modelo através do confronto com os parâmetros extraídos dos experimentos e também testar a aplicabilidade da Equação de Fisher-Kolmogorov na descrição de sistemas deste tipo.

No entanto, até este ponto não determinamos  $k$ , que é aqui arbitrário. A sua determinação se faz através das condições de contorno. Lembrando, estas são:

$$u(\pm w/\sqrt{D}) = 0 \quad ,$$

o que leva à:

$$cd^2\left(\frac{\beta w}{\sqrt{D}}, k\right) = -\frac{\gamma}{\alpha} \quad , \quad (3.15)$$

que é uma equação para  $k$  em termos de  $w$ , visto que  $\alpha$ ,  $\beta$  e  $\gamma$  são dados em termos de  $k$ . Trata-se evidentemente de uma equação implícita que deve ser resolvida numericamente. Com isto completamos a solução da equação de Fisher-Kolmogorov estacionária.

### 3.2 A densidade de saturação

O fato de podermos obter  $k$  numericamente a partir da Eq.(3.15) nos permite obter imediatamente  $u_m$  a partir da Eq.(3.14). De fato, pouco nos interessa  $k$  em si. Abaixo, temos o gráfico de  $u_m$  em termos de  $w$ :

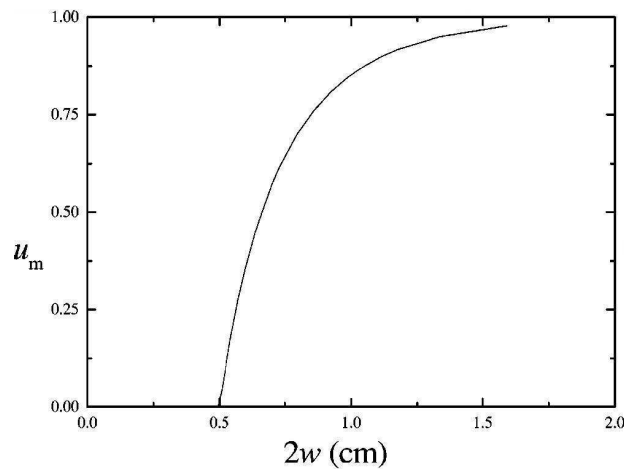


Figura 3.1: Densidade de saturação em termos do tamanho da máscara. Ref[14].

O gráfico obtido revela imediatamente a existência de um valor  $w_c$  tal que  $u_m = 0$  se  $w < w_c$ . Trata-se do mesmo fenômeno mencionado no capítulo anterior, o da existência de um tamanho crítico para que haja prosperidade da população. Para determiná-lo precisamos impor  $u_m = 0$ . Da Eq.(3.14), vê-se que  $u_m = 0 \rightarrow k = 0$ . A Eq.(3.15) associa a cada  $k$  um valor de  $w$ . Para saber que valor de  $w$  corresponde a  $k = 0$ , fazemos  $k \rightarrow 0$  nesta equação e temos



$$\lim_{k \rightarrow 0} cd^2\left(\frac{\beta w}{\sqrt{D}}, k\right) = -\lim_{k \rightarrow 0} \frac{\gamma}{\alpha} \quad (3.16)$$

Calculando o limite de ambos os lados desta última equação, obtem-se:

$$\cos^2\left(\frac{w}{2}\sqrt{\frac{a}{D}}\right) = -\lim_{k \rightarrow 0} \frac{-(k^2 + 1) + (1 - k^2 + k^4)^{1/2}}{3k^2} \quad (3.17)$$

Através da regra de L'Hopital é possível reduzir o lado direito desta equação e obter uma nova equação para o tamanho crítico da máscara:

$$\cos^2\left(\frac{w}{2}\sqrt{\frac{a}{D}}\right) = \frac{1}{4}, \quad (3.18)$$

donde finalmente, para uma máscara de tamanho  $2w$ , obtém-se a relação entre o tamanho crítico da máscara e os parâmetros da equação como se segue:

$$2w_{crit} = \pi\sqrt{\frac{D}{a}} \quad (3.19)$$

que é o mesmo valor que obtivemos através da análise linear do capítulo anterior.

Veja-se que obtivemos a existência de um valor crítico para o tamanho da região habitável através de dois processos diferentes. Este segundo, no qual se utiliza a equação não-linear tem o valor de nos dar ademais a densidade de saturação, que evidentemente não poderia ter sido obtida pela análise linear.

A guisa de analogia, podemos pensar em  $u_m$  como um parâmetro de ordem, que sobre uma transição de fase no ponto crítico  $w_c$ .

No entanto, a crítica que se pode fazer a este resultado é que a condição de fronteira é muito “dura”, ou seja, impussemos que não há possibilidade da espécie em questão subsistir fora da região habitável. De certa forma, no caso das bactérias, discutidas no capítulo anterior, tal condição pode praticamete ser implementada. Porém, se estivermos interessados em extrapolar resultados para o âmbito ecológico, por exemplo, então não estamos sendo realistas. O que há são regiões favoráveis à vida e regiões desfavoráveis à vida. Consequentemente, devemos nos interessar pelos casos em que as condições fora da área protegida não sejam consideradas infinitamente desfavoráveis. Esta proposta é utilizada na próxima sessão como tentativa de deixar o modelo mais realista, levando-nos a mostrar a existência uma transição mais suave entre a região favorável e desfavorável.

Uma suposição como esta abre precedente para questionarmos o fator que faz surgir tamanho crítico da região habitável. Realmente deve existir uma relação entre as condições do ambiente e o tamanho mínimo de uma área progetida? Qual a real dependência entre estes dois parâmetros?

Questões como estas serão respondidas introduzindo esta modificação no modelo, ou seja, vamos observar mais fortemente os parâmetros que controlam as condições ambientais. No nosso caso, este parâmetro estará representado no termo não-linear da equação .

## Capítulo 4

# Modelo de Fisher-Kolmogorov com Capacidade Espacialmente Dependente

Vimos nos capítulos anteriores que a equação de Fisher-Kolmogorov, quando considerada num domínio finito, explica o fenômeno de existência de um tamanho crítico para este domínio, tal que a população em consideração possa se estabelecer. Veja-se aqui que usamos um modelo muito simples, de uma única espécie, e não obstante obtivemos um resultado que revela-se importante na compreensão da dinâmica espacial das populações. Desejamos agora, refiná-lo. Começemos por reescrever a equação de Fisher-Kolmogorov:

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} + au(x, t) - bu^2(x, t) \quad (4.1)$$

Lembremos que  $D$  representa o coeficiente de difusão,  $a$  a taxa de crescimento populacional e  $b$  um parâmetro ligado à competição ou a representação das condições ambientais onde a população está. O inverso de  $b$  é definido aqui como sendo a *capacidade de suporte* do sistema.  $1/b$  seria a densidade de saturação se estivessemos considerando o domínio infinito. Os indivíduos no estudo são representados por uma densidade espaço-temporal de população denotada por  $u(x, t)$ .

O estudo do capítulo anterior, em que se resolve a equação acima num domínio finito, corresponde a supor que  $b \rightarrow \infty$  fora do domínio, ou seja, a capacidade de suporte da ambiente externo é nula. Com isto, obtivemos uma grande simplificação do problema: transformamos um problema definido na reta real  $\mathfrak{R}$ , com  $b$  dependendo de  $x$ , em um problema definido num domínio finito, com condições de fronteira de Dirichlet e  $b$  constante. Desejamos agora voltar ao problema definido  $\mathfrak{R}$  e estudar os efeitos advindos da finitude de  $b$  fora da região favorável à vida. Ou seja, a proposta discutida neste capítulo é considerar não um problema do tipo Dirichlet, mas sim um novo problema, onde exista penetração na região desfavorável à vida, ou seja, as condições ambientais fora da área protegida não são tão desfavoráveis.

Existirá uma parcela da população que sobrevive perto da fronteira de transição e que longe dela deve tender para um valor proporcional às condições ambientais externas. A pergunta que se coloca então é saber como se reformula o problema da existência de um tamanho crítico para região favorável à vida. Com relação ao problema anteriormente discutido, temos agora um novo parâmetro, que mede as condições externas.

Apresenta-se a seguir uma descrição mais resumida do modelo, dado que isto foi feito anteriormente. Em seguida, apresenta-se a modificação introduzida, seguida de uma análise semianalítica do modelo, permitindo assim, representar de uma forma mais geral, a solução tanto para o problema do tipo Dirichlet como a nova proposta. Finalmente expõe-se os resultados da simulação numérica.

## 4.1 Descrição do Modelo

É bastante conveniente escrever a equação de Fisher-Kolmogorov em termos de variáveis adimensionais. Para tal, definem-se novas variáveis espaciais e temporais como se segue:

$$x = x' \sqrt{\frac{D}{a}} \tag{4.2}$$

$$t = t' \frac{1}{a} \tag{4.3}$$

Isto implica em:

$$\begin{aligned} \partial_x &= \partial_{x'} \sqrt{\frac{D}{a}} \\ \partial_t &= \partial_{t'} a \end{aligned} \tag{4.4}$$

Nestas novas variáveis, a equação de Fisher-Kolmogorov resulta ser:

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} + u(x, t) - Cu^2(x, t) \tag{4.5}$$

O controle do modelo é reduzido ao último parâmetro  $C = b/a$ .

### 4.1.1 Generalidades do Modelo

Aspectos gerais do modelo podem ser entendidos reduzindo a análise a um gráfico unidimensional envolvendo a densidade inicial de população e a área favorável de acordo com a figura abaixo:

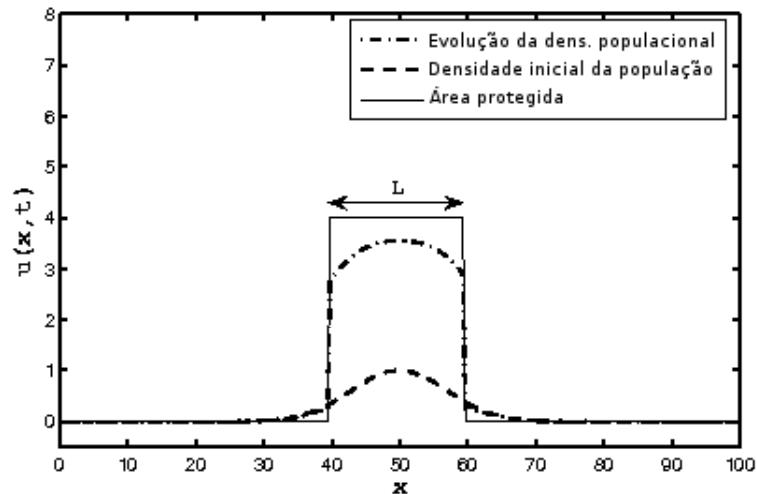


Figura 4.1: Evolução temporal da densidade de população  $u$ , dentro da máscara ela inicia com um valor mínimo e evolui para um valor de saturação máximo. Fora da máscara a população é conduzida para extinção.

Para construção deste gráfico utiliza-se:

$$C(x) = \begin{cases} +\infty, & \text{se } |x| > L; \\ C_0, & \text{se } |x| < L; \end{cases} \quad (4.6)$$

Como fora da área segura de tamanho  $L$  as condições de sobrevivência são extremamente ruins, a população vai para um regime de extinção após um certo intervalo de tempo. Assume-se que  $C_0$  tem um valor positivo e constante dentro da máscara. Após certo intervalo de tempo, suficiente para o sistema evoluir, a população confinada na área favorável atinge um limite que depende do tamanho da máscara. A figura [4.2] mostra a evolução do valor máximo da densidade populacional (no caso,  $u(0, t)$ ), tendendo para a saturação. Esta é a situação descrita no capítulo anterior, agora obtida por uma integração numérica direta da equação de Fisher-Kolmogorov, mostrando-nos que, apesar de não resolvermos analiticamente a dita equação, os argumentos baseados na obtenção da solução estacionária fornecem resultados corretos.

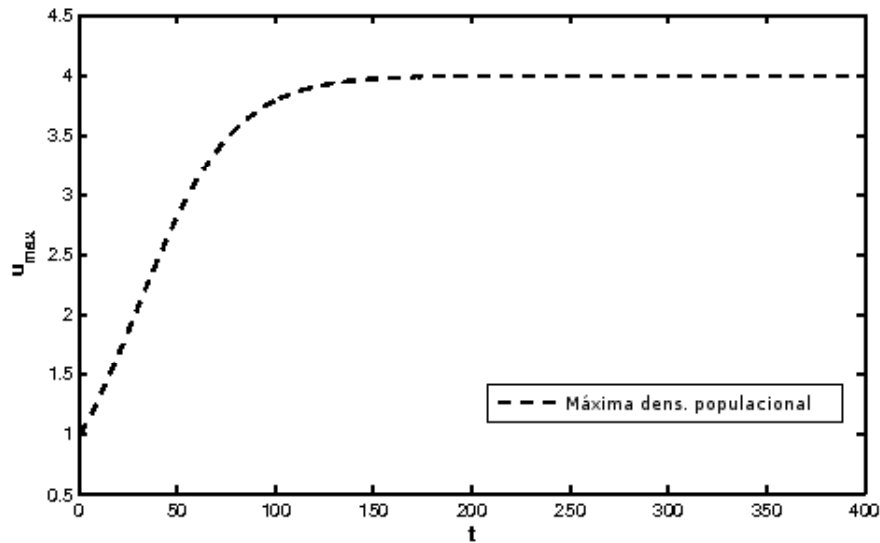


Figura 4.2: Evolução do valor máximo da densidade populacional.

## 4.2 Modelo Modificado

O problema pode ser redefinido agora considerando condições desfavoráveis externas mais suaves. Diferentemente do último caso, agora os indivíduos da população têm alguma chance de sobreviver fora da região favorável, existindo uma penetração na área anteriormente “proibida”. Intuitivamente esperamos que fora da região favorável a densidade populacional tenda para o máximo valor estacionário localmente permitido. Dentro da máscara o valor máximo da densidade populacional deve ir para o valor estacionário. Os valores da densidade populacional são diferentes porque existem valores diferentes para as condições de sobrevivência nestas duas regiões.

A análise pode ser feita redefinindo a Eq. (4.6) como segue:

$$C(x) = \begin{cases} C_1, & \text{se } |x| < L/2, \\ C_0, & \text{se } |x| > L/2, \end{cases} \quad (4.7)$$

onde  $C_1$  é escolhida como as condições ambientais dentro da região favorável e  $C_0$  fora desta. Neste caso deve-se ter  $C_0 > C_1$  porque as condições externas devem ser mais desfavoráveis que as de dentro. No caso em que  $C_0 \rightarrow \infty$  as soluções são escritas em termos das funções elípticas de Jacobi, como discutido anteriormente. Neste ponto, note-se que a largura da região favorável redefinida em termos de novas variáveis com o objetivo de conservar a adimensionalização dos parâmetros do nosso

modelo. Desta forma,  $L$  fica reescrito como  $L\sqrt{D/a}$ .

A variável densidade populacional é reescrita como:

$$u = \frac{3}{2} \frac{\phi}{C_1} \quad (4.8)$$

Desta forma, o modelo fica descrito pela equação :

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + \phi - \frac{3}{2} k(x) \phi^2, \quad (4.9)$$

onde:

$$k(x) = \begin{cases} k = \frac{C_0}{C_1}, & \text{se } |x| > L/2, \\ 1, & \text{se } |x| < L/2. \end{cases} \quad (4.10)$$

Dado que  $k(x)$  é constante por partes, o problema para  $\phi(x, t)$  pode ser reescrito agora como:

$$\begin{aligned} \phi_t &= \phi_{xx} + \phi - \frac{3}{2} k \phi^2 & x > |L/2| & \text{ fora da máscara,} \\ \phi_t &= \phi_{xx} + \phi - \frac{3}{2} \phi^2 & x < |L/2| & \text{ dentro da máscara,} \end{aligned} \quad (4.11)$$

Definindo  $\phi^o$  como a densidade populacional externa e  $\phi^i$  a densidade populacional interna, tem-se as seguintes condições:

$$\phi^o(\pm \frac{L}{2}, t) = \phi^i(\pm \frac{L}{2}, t), \quad (4.12)$$

$$\phi_x^o(\pm \frac{L}{2}, t) = \phi_x^i(\pm \frac{L}{2}, t), \quad (4.13)$$

$$\phi^o(\pm \infty, t) = \frac{2}{3k}, \quad (4.14)$$

$$\phi(x, 0) = \phi_0(x) \quad . \quad (4.15)$$

Desta forma, tem-se a continuidade da população e do fluxo de população na fronteira  $x = \pm \frac{L}{2}$ . Conseqüentemente, se  $\phi_0(-x) = \phi_0(x)$  tem-se um problema de simetria que é válido com  $\phi_0(-x, t) = \phi_0(x, t)$ . No infinito impusemos a condição de que a população tende ao valor de saturação externa  $2/3k$ . A questão imediata a ser formulada é: partindo de uma densidade inicial para a população, o sistema estabelecerá um regime de vida para  $|x| < L/2$ ? Pode-se dizer que isto é equivalente a existência ou não de uma solução estacionária não-trivial  $\phi(x, \cdot)$ , para a qual existe

um conjunto de soluções  $\phi|_{\varphi}(x, t)$  do sistema (4.11-4.15) que convergem para  $\phi(x, \cdot)$ , isto é:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \phi|_{\varphi}(x, t) = \phi(x, \cdot). \quad (4.16)$$

Em outro caso, tem-se outro conjunto de soluções do sistema (4.11-4.15) que, dadas certas condições iniciais, elas satisfazem:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \phi|_{\varphi}(x, t) = 0. \quad (4.17)$$

Desta forma, estamos procurando uma solução estacionária não-trivial  $\phi(x, \cdot)$  para o sistema (4.11-4.15), ou seja:

$$\begin{aligned} \phi_{xx} + \phi - \frac{3}{2}k\phi^2 &= 0 & x > |\frac{L}{2}|, \\ \phi_{xx} + \phi - \frac{3}{2}\phi^2 &= 0 & x < |\frac{L}{2}|, \end{aligned} \quad (4.18)$$

$$\begin{aligned} \phi^o(-\frac{L}{2}, \cdot) &= \phi^i(-\frac{L}{2}, \cdot), \\ \phi_x^o(-\frac{L}{2}, \cdot) &= \phi_x^i(-\frac{L}{2}, \cdot), \\ \phi^o(-\infty, \cdot) &= \frac{2}{3k}. \end{aligned}$$

Não consideramos as condições para a parte positiva de  $x$  porque  $\phi(x, \cdot)$  não depende das condições iniciais e as condições físicas são simétricas. Desta forma,  $\phi(-x, \cdot) = \phi(x, \cdot)$ .

Vamos observar que a equação diferencial está na forma  $\phi_{xx} = f(\phi)$  sendo possível realizar a integração separadamente em cada região. Assim, será considerada uma solução derivada de uma equação implícita, onde  $x = g(\phi)$ . Em seguida, tomando a condição de continuidade para a população e sua primeira derivada em  $x = L/2$  junto com a condição de simetria, torna-se possível encontrar uma solução única para  $\phi(x, \cdot)$ .

O primeiro passo é integrar a equação diferencial para obter uma expressão com duas constantes indeterminadas. Isto pode ser feito multiplicando a equação diferencial por  $\phi_x/2$  e realizando a integral. Como resultado, obtém-se:

$$\phi_x^2 + \phi^2 - k\phi^3 - a = 0, \quad (4.19)$$

onde  $a$  é a constante de integração. Como nosso espaço está dividido em duas regiões, faz-se necessário reescrever esta equação para as regiões dentro e fora da máscara:



$$\phi_x + \phi^2 - k\phi^3 - a_0 = 0 \quad x < -L/2, \quad (4.20)$$

$$\phi_x + \phi^2 - k\phi^3 - a_i = 0 \quad 0 > x > -L/2, \quad (4.21)$$

onde  $a_0$  e  $a_i$  são constantes de integração . Note que para  $x < -L/2$ , tem-se:

$$x_\phi = \frac{1}{\sqrt{k\phi^3 - \phi^2 + a_0}}, \quad (4.22)$$

e uma solução similar é encontrada para a outra equação . Agora integra-se a equação em  $\phi$  para a solução , nas duas regiões , ser expressa como:

$$x(\phi) = \int \frac{d\phi}{\sqrt{k\phi^3 - \phi^2 + a_0}} + b_0 \quad x < -L/2, \quad (4.23)$$

$$x(\phi) = \int \frac{d\phi}{\sqrt{k\phi^3 - \phi^2 + a_i}} + b_i \quad 0 > x > -L/2, \quad (4.24)$$

onde  $b_0$  e  $b_i$  são as novas constantes de integração , que junto com  $a_0$  e  $a_i$ , serão determinadas pelas condições de contorno.

As condições de contorno para o problema inverso  $x(\phi)$  podem ser vistas pela Fig.(4.3). Segue-se que:

Dentro da máscara, região onde  $|x| \leq L/2$ , tem-se o valor  $\phi(0, \cdot) = \phi^*$  para o qual  $\phi_x(0, \cdot) = 0$ . Adicionalmente, existe um valor  $\phi^+$  para o qual  $\phi(-L/2, \cdot) = \phi^i(-L/2, \cdot) = \phi^+$ . Então , tem-se  $\frac{2}{3k} < \phi^+ \leq \phi^i \leq \phi^* < \frac{2}{3}$ , onde  $k > 1$  e  $\phi^i$  é o valor da densidade populacional em  $|x| \leq \frac{L}{2}$ . Percebe-se também que o valor máximo da densidade populacional  $\phi^*$  é próximo de  $2/3$  e neste ponto é possível tomar as seguintes condições :

$$\phi_x(0, \cdot) = 0 \quad \text{ou} \quad x_\phi(\phi^*) = \infty \quad (4.25)$$

$$\phi(0, \cdot) = \phi^* \quad \text{ou} \quad x(\phi^*) = 0. \quad (4.26)$$

Partindo da condição  $\phi_x(0, \cdot) = 0$  em  $\phi^*$  e (4.19), obtém-se  $a = -\phi^{*3} + \phi^{*2}$ . Desta forma, nas Eqs. (4.23) e (4.24) podemos verificar que a equação polinomial  $\phi^3 - \phi^2 - \phi^{*3} + \phi^{*2} > 0$  não tem um zero em  $2/3k < \phi < \phi^*$  e em  $\phi = \phi^*$  existe um simples zero da equação . Tal fato nos garante que a integral é convergente. De acordo com estas afirmações , escreve-se as equações Eq. (4.23) e (4.24) de maneira geral como:

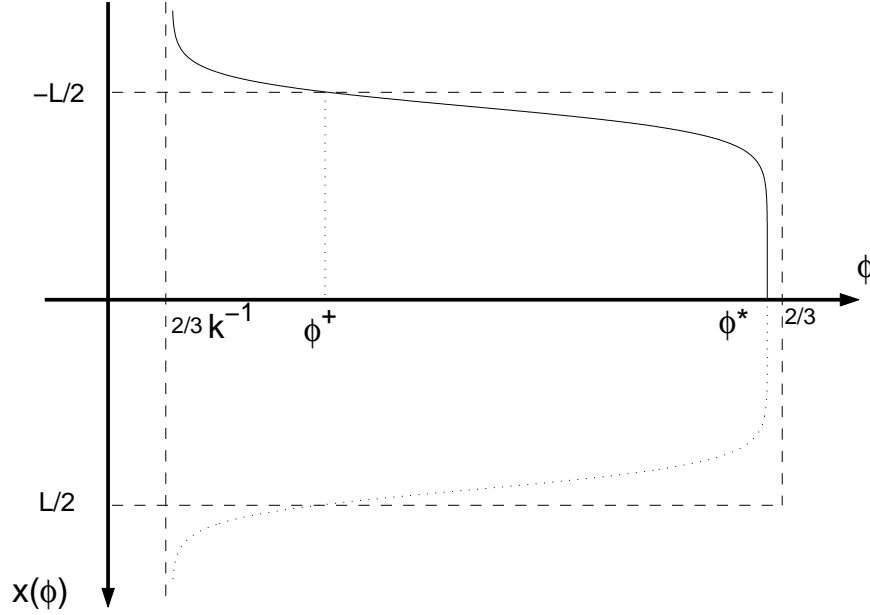


Figura 4.3: O gráfico é dividido em duas regiões (1 e 2) com suas respectivas variáveis. Dentro da máscara o ponto onde tem-se a máxima densidade populacional é denominado  $\phi^*$  e o ponto onde a densidade populacional penetra na região proibida é chamado  $\phi^+$ . Também o tamanho da máscara é considerado  $L/2$  porque a análise deve ser a mesma para o lado positivo de  $x$ .

$$x(\phi) = \int_{\phi^*}^{\phi} \frac{d\varphi}{\sqrt{\varphi^3 - \phi^{*3} - \varphi^2 + \phi^{*2}}} \quad 0 > x > -L/2, \quad (4.27)$$

onde verifica-se que em  $\phi^*$  a integral converge para zero e satisfaz as condições (4.26) e (4.26).

Fora da máscara, região onde  $|x| \geq L/2$ , a população é  $\frac{2}{3k} < \phi \leq \phi^+$ . O mínimo da densidade populacional ocorre perto de  $\frac{2}{3k}$  e neste ponto é possível tomar as seguintes condições :

$$\phi_x(-\infty, \cdot) = 0 \quad \text{ou} \quad x_\phi\left(\frac{2}{3k}\right) = \infty \quad (4.28)$$

$$\phi(-\infty, \cdot) = \frac{2}{3k} \quad \text{ou} \quad x\left(\frac{2}{3k}\right) = -\infty. \quad (4.29)$$

Da primeira condição tem-se que  $a = \frac{4}{27}k^{-1}$ . Neste caso, o polinômio na Eq. (4.23) é  $k\phi^3 - \phi^2 + \frac{4}{27}k^{-2}$  e para  $\phi = \frac{2}{3}k^{-1}$  encontra-se um zero de segundo grau. Logo, a Eq. (4.23) pode ser reescrita como:

$$x(\phi) = \int_{\phi^+}^{\phi} \frac{3k d\varphi}{(3k\varphi - 2)\sqrt{k\varphi + \frac{1}{3}}} - \frac{L}{2}, \quad x < -L/2 \quad (4.30)$$

de onde verificam-se as condições (4.28) e (4.29).

Desta forma, para cada região , a solução é encontrada como (4.27) e (4.30), embora não saibamos ainda os valores de  $\phi^*$  e  $\phi^+$ . Estes valores são determinados através da condição de continuidade da densidade da população e de seu fluxo em  $\phi(-\frac{L}{2}, \cdot) = \phi^+$ . Da continuidade do fluxo em  $x = -\frac{L}{2}$ , pode-se expressar  $\phi^+$  como uma função de  $\phi^*$ :

$$\phi^{+3} - \phi^{+2} - \phi^{*3} + \phi^{*2} = k\phi^{+3} - \phi^{+2} + \frac{4}{27k^2} \quad (4.31)$$

ou ainda:

$$\phi^+ = \left[ \frac{\phi^{*2} - \phi^{*3} - \frac{4}{27}k^{-2}}{k - 1} \right]^{\frac{1}{3}} = f(\phi^*). \quad (4.32)$$

Partindo da continuidade da população e da Eq. (4.32), obtém-se:

$$\int_{\phi^*}^{f(\phi^*)} \frac{d\varphi}{\sqrt{\varphi^3 - \varphi^2 - \phi^{*3} + \phi^{*2}}} = -\frac{L}{2}. \quad (4.33)$$

Este é um importante passo porque estabelecemos uma relação entre o tamanho da máscara ( $l$ ) e o valor máximo da densidade populacional dentro da área protegida ( $\phi^*$ ). Assim, será possível investigar como o valor máximo da densidade populacional se comporta com máscaras de diferentes tamanhos para uma dada condição ambiental.

Veja-se que a condição (4.33) determina o valor de  $\phi^*$ . Isto torna o problema completamente determinado, com uma solução única. Seja  $P[\phi]$  uma primitiva da integral na Eq. (4.33), então :

$$G(\phi^*, L) = P[f(\phi^*)] - P[\phi^*] + \frac{L}{2} \equiv 0. \quad (4.34)$$

Esta expressão fornece a relação entre a máxima amplitude da densidade populacional,  $\phi^*$ , e  $L$ . Como a função acima não está dada em termos de funções elementares, deve-se desenvolver um tratamento numérico do problema, o qual ser feito na próxima secção .

### 4.3 Tratamento numérico

O gráfico mais relevante para a nossa análise é o que nos dá o máximo valor da população ,  $\phi^*$ , em termos de  $L$  para um dado valor de  $k$ . Ou seja, trata-se de resolver

a Eq.(4.34) para  $\phi^*$ . O gráfico dado abaixo, na Fig.(4.4), mostra os resultados obtidos, com cada curva correspondendo a um dado valor de  $k$ , indicado no gráfico.

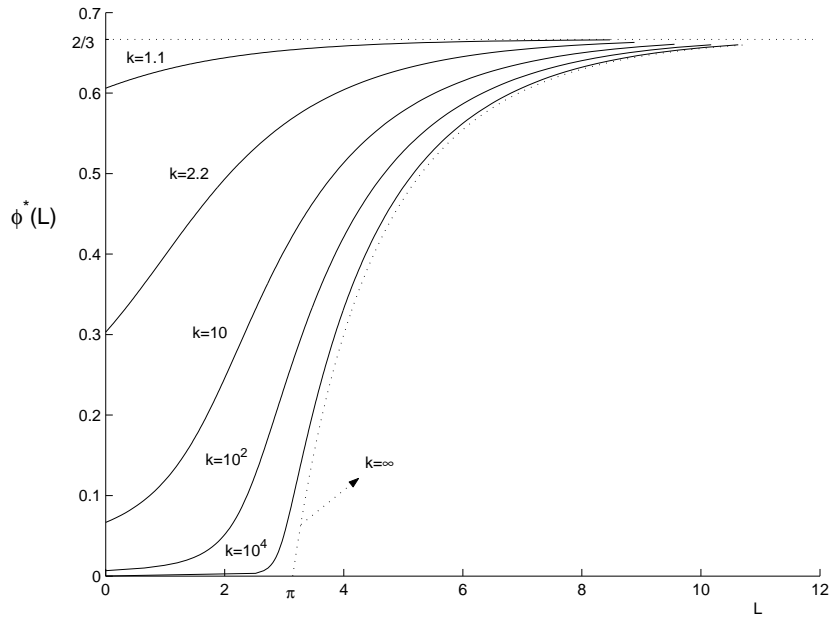


Figura 4.4: Máxima densidade populacional como função de  $L$ , para diversos valores de  $k$ .

Este conjunto de curvas mostra a dependência da população máxima com as condições ambientais externas, codificadas por  $k$ . Diferentemente da situação já estudada, quando  $k$  é diferente de infinito não existe necessariamente uma região de transição aguda. De fato, apenas quando  $k \rightarrow \infty$  é que  $\frac{\partial \phi^*(L)}{\partial L}$  apresenta uma singularidade. O efeito é análogo ao que comparece no estudo de transições de fase em mecânica estatística de sistemas finitos. Em suma, para  $k \neq \infty$ , não existe a rigor um tamanho crítico de  $L$  tal que não exista vida dentro da área interna se  $L$  for menor que um dado valor. Sempre existirá vida.

Considerando agora valores intermediários de  $k$  (digamos  $k \sim 10$ ) o conceito de *tamanho crítico* deixa de ter sentido porque existe densidade populacional considerável para qualquer valor de  $L$ .

Outra importante informação fornecida pelo gráfico é que todas as curvas convergem para um valor máximo independente das condições do ambiente. Existe portanto uma capacidade limite de densidade populacional que é definida pelos parâmetros do problema.

Vejamos agora a dependência de  $\phi^*$  com  $k$  de forma mais explícita. Para tanto, façamos o gráfico de  $\phi^*$  como função de  $k$  para diversos valores de  $L$ . Espera-se que quanto pior forem as condições ambientais mais difícil a sobrevivência e portanto

menores valores da densidade populacional para pequenos valores de  $L$ .

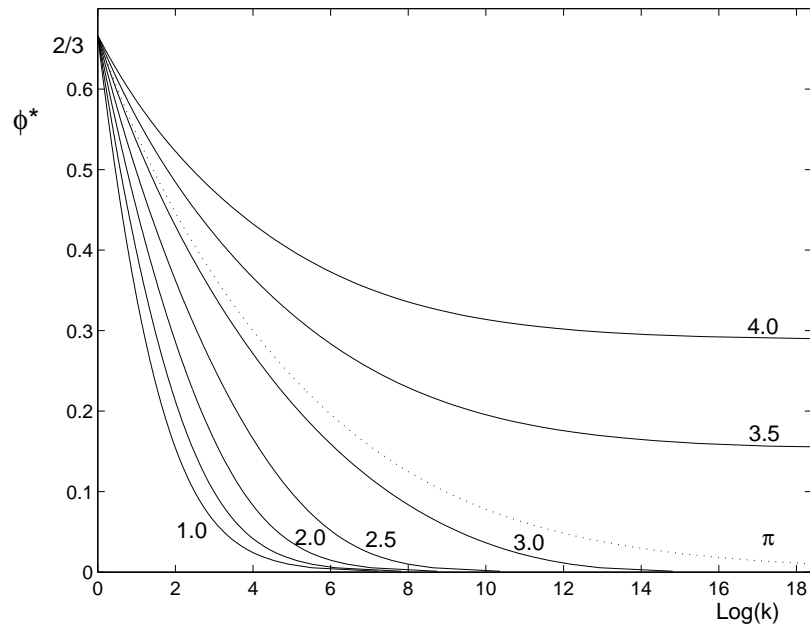


Figura 4.5: Máxima densidade populacional como função de  $k$  para diversos valores de  $L$ .

Percebe-se que a curva para  $L = \pi$  separa duas regiões. Para  $L < \pi$  o máximo da densidade populacional vai para zero conforme  $k$  aumenta. No outro caso,  $L > \pi$ , a densidade populacional tende assintoticamente para um valor constante. Ou seja, se  $L > \pi$ ,  $\phi^*$  é também limitado inferiormente (sob variações de  $k$ ) por um valor diferente de zero, mesmo para condições externas muito desfavoráveis. De um ponto de vista biológico, temos aqui um fenômeno de robustez: mesmo com a piora das condições externas, o refúgio de tamanho  $L$  não sofre perigo de extinção.

Os resultados obtidos encontram-se dentro de um contexto em que suposemos que para grandes tempos a solução vai para um estado estacionário. De fato, tal suposição pode ser demonstrada no contexto da teoria das equações diferenciais parabólicas [9, 7], aonde se faz uso de funcionais de Lyapunov para provar a estabilidade e atratividade global as soluções estacionárias. Não faz parte do escopo desta tese discutir tais questões aqui. No entanto, para melhor fundamentar a nossa abordagem, fizemos a integração numérica da equação de Fisher-Kolmogorov Eq.(4.9). Para diferentes valores de  $k$  e  $L$  obtivemos  $\phi^*$ . Tal processo consiste num razoável trabalho computacional, visto que para cada par  $(k, L)$  devemos resolver uma equação diferencial parcial e esperar que  $\phi$  tenda ao equilíbrio. Os resultados estão representados na Fig(4.6). Como se constata visivelmente, estes se mostram de acordo com a teoria desenvolvida a partir das soluções estacionárias.

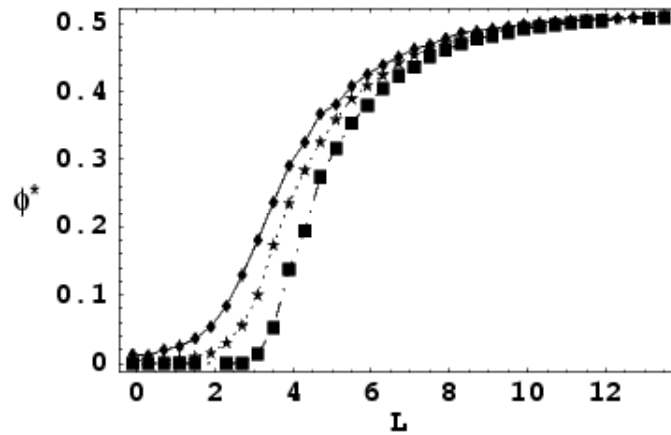


Figura 4.6: Evolução da densidade populacional para alguns valores de  $k$ .

No próximo capítulo vamos nos estender sobre as conseqüências biológicas dos resultados desta secção e sobre o seu valor observacional, visando dar a elas um embasamento que vá além do seu valor matemático. Os fatos mais importantes a se ter em mente são que a existência de um valor crítico para o tamanho de um domínio aonde as condições de vida são favoráveis não tem valor rigoroso se puder haver uma população externa residual. No entanto, o valor  $L = \pi$  separa dois regimes: se  $L > \pi$  o domínio interior é robusto, se  $L < \pi$  o domínio interior é frágil, podendo gerar uma diminuição muito grande de uma população devido a piora de condições ambientais externas.

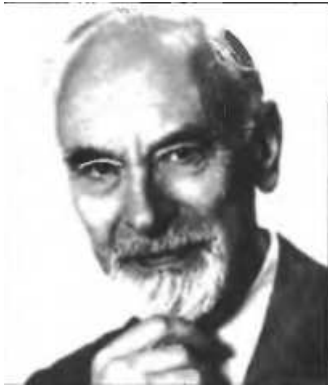
## Capítulo 5

### Discussão dos Resultados

#### 5.1 Analogia com Camada Limite

Na hidrodinâmica freqüentemente nos deparamos com a seguinte situação : um fluido muito pouco viscoso é aproximado por um fluido de viscosidade zero. Nada mais natural, mas de um ponto de vista mais formal temos um problema conceitual. Este aparece mais claramente quando se considera o fluir, deste fluido, ao redor de um corpo sólido. As equações de Euler para um fluido invíscido prevêm que o fluido possa deslizar ao redor do corpo, ou seja, possa ter uma velocidade tangencial não nula na superfície do corpo. Mas se tomarmos as equações completas – com viscosidade – de Navier-Stokes, as condições de contorno a serem impostas na interface de um fluido e um sólido são de que as velocidades tangencial e normal se anulem na superfície. Como pode então ser possível aproximar um fluido de densidade diferente de zero ( mesmo muito baixa) por um fluido de viscosidade nula?

A solução deste problema envolve o se chama de **camada limite**. Em 1905 Ludwig Prandtl, engenheiro motivado a encontrar campos realísticos próximos a corpos de várias formas, sugeriu que, para baixa viscosidade, as forças viscosas são desprezíveis em todos os lugares exceto próximo a fronteira do corpo do sólido. Nesta região a velocidade varia muito rapidamente entre zero ( na superfície) e o valor da velocidade *euleriana* externa. Assim, está de acordo com o fato de que os efeitos de uma viscosidade pequena devem ser pequenos no fluxo, ao mesmo tempo que satisfaz as equações de Navier-Stokes ( e portanto, pode também explicar o arrasto dos corpos).



Ludwing Prandt

A espessura desta camada limite deve se aproximar de zero conforme a viscosidade vai para zero. Desde o tempo de Prandtl, o conceito *camada limite* tem sido generalizado e as técnicas matemáticas têm sido formalizadas, extendidas e aplicadas em vários ramos da física. O conceito de camada limite é considerado um dos marcos da história da mecânica de fluidos.

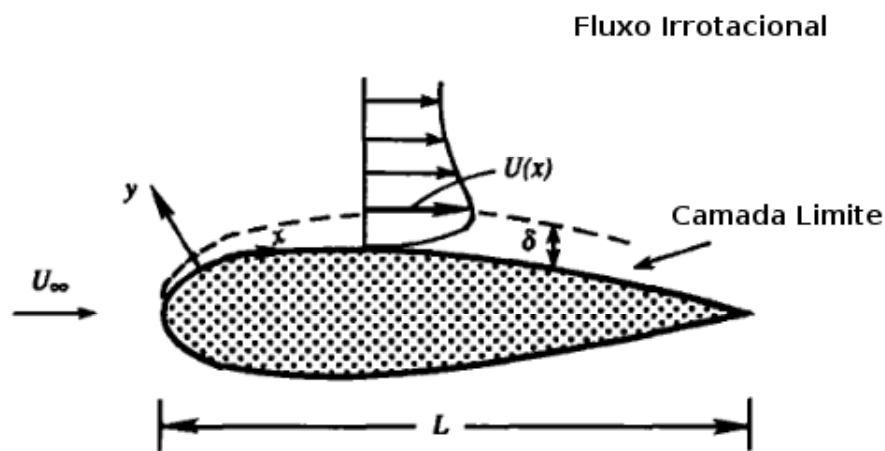


Figura 5.1: Exemplo da camada limite num sólido em forma de asa de um avião .

A título de exemplo, nesta figura tem-se  $U_\infty$  como sendo a velocidade de ataque, euleriana. A camada limite é representada pela linha tracejada e  $\delta$  representa sua espessura, neste caso bem exagerada. Também  $U$  é a velocidade na parede da camada limite. Toma-se o sistema de coordenadas curvilíneas onde  $x$  é considerado ao longo da superfície e  $y$  sendo normal a esta. Percebe-se claramente que existe uma transição entre duas regiões de valores de velocidades, ilustrada pelos módulos dos vetores  $U(x)$ .

Os resultados obtidos anteriormente tem uma clara analogia com o conceito de camada limite. No nosso caso, a equação de Fisher-Kolmogorov num domínio limitado faz as vezes de sistema viscoso; a equação de Fisher-Kolmogorov na reta real com uma região central favorável à vida rodeada de uma região desfavorável faz as vezes de fluido invíscido. Eles se aproximam quando  $k$  é muito grande, e a região de transição é tão mais acentuada quanto maior for  $k$ . Assim, neste caso  $1/k$  tem função parecida com a da viscosidade.



## 5.2 O tamanho crítico revisitado

Tendo obtido um resultado matemático relevante, voltemos agora a nos debruçar sobre os sistemas biológicos em si.

Os resultados obtidos anteriormente revelam um horizonte onde a sugestão da extensão destes resultados para o campo ecológico, é bastante significativa. Como este trabalho teve também a intenção de ser um instrumento multidisciplinar entre as ciências exatas e biológicas, é de grande importância confrontar resultados entre as duas áreas.

Antes de qualquer inferência, faz-se necessário lembrar que diferentes espécies apresentam diferentes características relevantes no modelo, por exemplo: diferentes espécies se reproduzem em ritmos diferentes, bem como possuem um forma específica de explorar o terreno onde vivem. Em outras palavras, cada espécie tem seu próprio parâmetro  $a$  e  $D$ . Desta forma, a relação  $\sqrt{\frac{D}{a}}$  é bastante peculiar a cada espécie em estudo.

Semelhantemente, a heterogeneidade espacial  $k$ , que depende de como a espécie interage espacialmente com o espaço o seu redor, seja ele próximo ou distante, é uma característica que não deve ser universalizada para todas as espécies de animais.

O conceito de tamanho crítico para um segmento de terreno habitável é bastante difundida na literatura de biologia teórica, sobretudo naquilo que se chama de estudos de insularidade, onde este termo se refere a todo tipo de região habitável cercada por uma região desabitada. Se pretendemos utilizar os modelos apresentados na seção anterior, devemos fazer face a existência real de tamanhos críticos. O ponto central a reconciliar modelos e experimentos está em que densidades muito pequenas são equivalentes à zero de fato. Isto porque populações muito diminutas não sobrevivem a ataques de predadores que de outro modo não as atacariam, ou ainda por não encontrarem parceiros para reprodução. Trata-se de um efeito conhecido por *efeito Allee*.

A definição de tamanho crítico pode ser introduzida em ecologia com o auxílio de outros dois trabalhos [3, 22], onde é introduzido o conceito de **densidade populacional de corte**. Este conceito diz que abaixo de um certo valor da densidade populacional, as observações de espécies não são mais possíveis. A figura [4.4] pode ilustrar bem este resultado, mas discutiremos ele um pouco mais profundamente.

Vamos denotar  $\Phi$  como este valor de corte. Considerando na figura [4.4] o tamanho correspondente da área como o valor de  $L$  relativo a intersecção de uma curva para um dado valor constante de  $k$  com o valor de corte  $\phi = \Phi$ . Denota-se este valor de  $L$  como sendo crítico  $L_{crit}$ . Observações para valores de  $L < L_{crit}$  as observações não devem detectar a presença de espécies. Desta forma,  $L_{crit}$  é um

tamanho crítico generalizado. Entretanto, as curvas para um dado valor de  $k$  interseccionam o eixo  $\phi^*$  no valor exato  $2/3k$ . Isto implica que se  $\Phi < 2/3k$ , não ocorre intersecção e o tamanho crítico  $L_{crit}$  passa a ser zero.

Os resultados mostram claramente que existe uma relação entre  $L_{crit}$  e  $k$ . Esta relação pode ser vista pelas figuras abaixo:

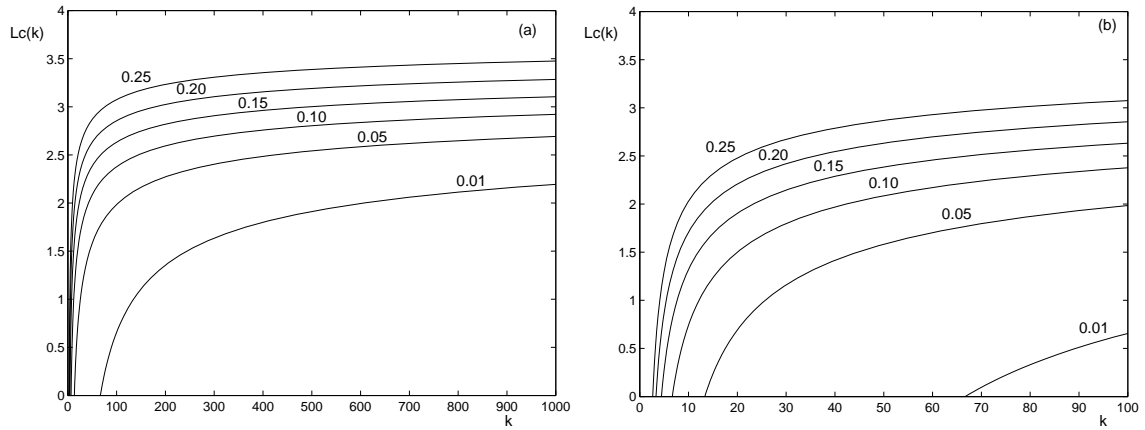


Figura 5.2: Tamanho crítico generalizado  $L_{crit}$  como função de  $k$ . Na figura (a) mostra-se um conjunto de curvas para um amplo espectro valores de  $k$ . Percebe-se que para valores pequenos de  $k$  não existe uma definição exata do tamanho crítico. Em (b) apenas uma ampliação da origem dos eixos. Os números sobre as curvas correspondem aos valores de da densidade de corte  $\Phi$ .

Finalmente, todos os resultados obtidos neste trabalho podem ser sumarizados em algumas afirmativas. A primeira delas nos permite dizer que fragmentos, pedaços ou ainda áreas favoráveis de qualquer tamanho comportam vida ou uma certa quantidade de densidade populacional. Não existe um comportamento crítico no real sentido do termo. Um tamanho crítico generalizado pode ser efetivamente estabelecido através da idéia da densidade populacional de corte, abaixo da qual observações não são mais possíveis.

A variação de  $L_{crit}$  é grande para pequenos valores de  $k$ . Na situação contrária,  $L_{crit}$  aproxima-se de um valor limite ou de saturação. Desta forma, variações do parâmetro de isolamento não são tão importantes para grandes valores de  $k$ . Assim, em sistemas que já estão bastante isolados, o tamanho do fragmento favorável à vida é definido pela ocupação populacional.

A análise para valores intermediários de  $k$  pode representar um importante ponto na determinação dos valores de equilíbrio populacional em certos intervalos de áreas favoráveis. Isto pode ser visto mais uma vez na figura [4.4], na região de valores de  $k$  compreendidos no meio da figura admite-se, para um dado  $L$ , uma série de valores para  $\phi^*$ . Nesta região, mudanças no valor de  $k$  podem resultar em importantes efeitos, dentre eles a possibilidade de extinção ou a possibilidade de recolonização. O grau de isolamento está diretamente conectado com os valores relativos da capacidade de suporte do meio.

### 5.3 Medidas de Isolamento

No capítulo anterior discutimos uma situação que envolve uma geometria bastante simples. No caso, tratamos de uma região central favorável, cercada de uma região desfavorável à vida. Algumas situações reais são bem aproximadas por esta geometria: ilhas oceânicas ou ainda oásis em desertos. São, por assim dizer, casos de insularidade generalizada. No entanto, o escopo de nossos resultados pode ser estendido para casos mais gerais. Vejamos como.

Considere um caso em que  $k(x)$ , ao invés de ser dado pela Eq.(4.10), seja dado por (com  $D > L/2$ ):

$$k(x) = \begin{cases} k_2, & \text{se } D > |x| > L/2 \quad , \\ 1, & \text{se } |x| < L/2 \quad \text{ou } |x| > D. \end{cases} \quad (5.1)$$

Ou seja, temos aqui uma região central favorável à vida, rodeada de uma região externa *de tamanho limitado* desfavorável, seguida novamente de uma região favorável. Tal problema pode-se resolver da mesma forma que o do capítulo anterior,

mas com mais álgebra e uma integração numérica adicional. O que importa observar é que para cada região do problema teremos uma solução da forma

$$x(\phi) = \int \frac{d\phi}{\sqrt{k\phi^3 - \phi^2 + a_i}} + b_i \quad (5.2)$$

onde o índice  $i$  indexa as regiões. Temos seis constantes e seis condições ( uma em  $x = 0$ , outra em  $x \rightarrow -\infty$ , e duas tanto em  $x = -L/2$  quanto em  $x = -D$ ) e o problema está coerentemente colocado. Estamos interessados apenas na região central, e no valor máximo de  $\phi$  nesta região. Este será dado por uma equação da mesma forma que a Eq.(4.33), ou seja:

$$\int_{\phi^*}^{F(\phi^*)} \frac{d\varphi}{\sqrt{\varphi^3 - \varphi^2 - \phi^{*3} + \phi^{*2}}} = -\frac{L}{2} \quad , \quad (5.3)$$

onde agora  $F(\phi^*)$  não é mais a simples função dada pela Eq.(4.32), e sim uma função de  $\phi^*$ ,  $k_2$  e  $D$ . Podemos, no entanto – e aqui está o ponto central de nosso argumento – fazer sempre que  $\phi^*$  calculado no problema estendido seja igual ao valor obtido no problema simples, em que  $k$  é constante na região exterior. Isto impõe uma relação entre  $k$  e  $k_2$  e  $D$ . Assim, o problema mais complexo pode ser trocado pelo problema mais simples, se estivermos interessados apenas na região interior.

De fato, podemos apresentar um argumento mais geral. Sejam dois problemas, dados pelas equações :

1.

$$u_{xx} + u - u^2 = 0 \quad \text{se } |x| < L/2 \quad (5.4)$$

$$u_{xx} + u - k(x)u^2 = 0 \quad \text{se } |x| > L/2 \quad (5.5)$$

com  $k(x)$  como função com  $\lim_{x \rightarrow \pm\infty} k(x) = k_1$

2.

$$v_{xx} + v - v^2 = 0 \quad \text{se } |x| < L/2 \quad (5.6)$$

$$v_{xx} + v - k_2v^2 = 0 \quad \text{se } |x| > L/2 \quad (5.7)$$

O problema (1) representa uma situação mais real, aonde uma região favorável à vida é rodeada por uma região complexa, cujas condições são codificadas pela função  $k(x)$ . Já o problema (2) representa um problema muito mais simples em que as condições exteriores são constantes, ou seja, trata-se da equação discutida no capítulo anterior. Nossa afirmação é a seguinte: *para cada problema complexo (1), existe uma problema simples (2) que produz as mesma solução que (1) na região interior  $|x| < L/2$ .*

Para entender a afirmação acima consideremos inicialmente o problema (1), mais complexo. A solução interior está unicamente definida pelas condições (visto se tratar de uma ODE de segunda ordem):

$$u_x(0) = 0 \quad \text{e} \quad u_x(-L/2) = F$$

aonde  $F$  ainda está por ser determinada. Já a solução exterior também estará unicamente determinada por:

$$u_x(-\infty) = 0 \quad \text{e} \quad u_x(-L/2) = F.$$

Denotemos por  $u^i(x)$  a solução interior e por  $u^o(x)$  a solução exterior. Ambas estão fixadas em termos de  $F$ . Mas devemos ademais impor que:

$$u^i(-L/2) = u^o(-L/2) \equiv G(F)$$

o que fixa  $F$  e determina completamente o problema (1). Queremos agora que o problema (2) – mais simples – tenha a mesma solução interior que o problema (1). Para tanto, os valores em  $x = -L/2$  da solução exterior do problema (2) devem ser:

$$v^o(-L/2) = G \quad \text{e} \quad v_x^o(-L/2) = F \quad ,$$

visto que desta forma a solução interior  $v^i(x)$  forçosamente será a mesma que  $u^i(x)$  visto obedecerem a mesma equação diferencial com as mesmas condições de fronteira. A solução do problema exterior com  $v_x(\infty) = 0$  e  $v^o(-L/2) = G$  é:

$$x(v) = \int_{G(F)}^v \frac{d\varphi}{\sqrt{k_2\varphi^3 - \varphi^2 + \frac{4}{27k_2^2}}} - \frac{L}{2} \quad , \quad (5.8)$$

mas

$$x_v(G) = \frac{1}{F} \quad ,$$

o que nos leva à:

$$F^2 = k_2 G^3 - G^2 + \frac{4}{27k_2^2} \quad , \quad (5.9)$$

que é uma equação para  $k_2$ , visto serem  $F$  e  $G$  determinados. Ou seja, **mostramos que é possível obter um  $k_2$  para o problema simples que faz com que as soluções interiores do problema simples e do complexo sejam as mesmas.** Assim, num problema como o do capítulo anterior, em que a função  $k(x)$  assume um valor constante na região exterior, este valor pode ser visto como sendo uma forma *efetiva* de levar em conta uma região externa muito mais complexa.

Desta forma chegamos ao conceito de isolamento. Sustentamos que  $k$  é uma medida do isolamento do sistema. Quanto maior for  $k$ , maior o efeito do exterior

em fazer a região interior “enxerga-la” como inóspita à vida. O fator  $k$  resume todo  $k(x)$  real exterior. A região real exterior pode muito bem ser composta de vários segmentos de variados valores da capacidade (*carrying capacity*). O efeito conjunto desta diversidade, quando considerada apenas a solução interior, em nada mais se resume numa constante efetiva  $k$ . Se  $k$  for pequeno, praticamente não haverá diferença entre exterior e interior. Se  $k$  for grande, o interior estará ilhado.

Vamos a seguir ver um exemplo de como estes conceitos podem proveitosamente ser utilizados no estudo de um sistema real, no qual se considera a população de uma espécie de pássaros num segmento de floresta mais ou menos isolado.

## 5.4 Dinâmica de Pássaros de Sub-Bosque em Fragmentos da Floresta Amazônica

A dinâmica de populações de pássaros de sub-bosque habitando a floresta amazônica tem sido objeto de diversos estudos, todos eles emanados do Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), atualmente levado adiante pelo INPA da Amazônia e pela Smithsonian Institution. Tal projeto consiste no estudo de fragmentos florestais preservados, rodeados de terrenos de pastagem, de diversos tamanhos e graus de isolamento e comparados com áreas de igual tamanho imersos na floresta amazônica original. O estudo ocorre numa área da SUFRAMA de 600 mil hectares, perto de Manaus. O projeto está em andamento desde 1979.

As escalas de tempo e de espaço envolvidas são inéditas para projetos de observação ecológica. A finalidade do projeto é avaliar os efeitos da fragmentação do terreno nas mais diversas variáveis biológicas. Um aspecto da maior importância do projeto é o fato que extensos dados sobre fauna e flora foram coletados antes da fragmentação, permitindo fazer comparações posteriores.

Um dos sub-projetos do PDBFF é o estudo de aves de sub-bosque. Este estudo foi realizado num período de 13 anos, utilizando 26 segmentos de floresta, 13 dos quais sofreram posterior isolamento por pastagens. Mais de 50 espécies de pássaros de sub-bosque foram analisadas. Uma imagem ilustrativa, tirada de [8] é apresentada na Fig(5.3). Nestas observações foi possível medir a população de saturação de um dado fragmento. Depois, utilizando dados de diversos fragmentos foi possível estudar a dependência desta população com o tamanho dos fragmentos. O fato do estudo se estender sobre um longo período de tempo evita efeitos transientes. Resultados recentes [24, 8] mostraram como a população de uma dada espécie de pássaros depende da área do fragmento de floresta e de seu isolamento. Mostra-se na Fig.(5.4) dois casos representativos, o da *dendrocincla merula* (Arapaçu-da-

taoca) e da *frederickena viridis* ( Borralhara-do-norte). Nos demais casos estudados, repetem-se aproximadamente os mesmos padrões.



Figura 5.3: Fragmento de floresta objeto de estudos do PDBFF, Ref[8]

Quais foram as principais conclusões obtidas por [8, 24]? Podemos resumi-las da seguinte forma:

- As espécies analisadas mostram clara correlação entre o tamanho do habitat e a população de saturação ;
- a extrapolação para fragmentos muito pequenos não leva à uma população nula, apesar de ser algumas vezes pequena;
- pássaros que se dispersam mais facilmente são mais facilmente extintos, tendo populações de equilíbrio menores;
- o isolamento pode ou não ter um efeito relevante sobre as populações de equilíbrio, sendo ele maior para as aves que se dispersam mais facilmente.

A questão que se coloca agora é de saber se os desenvolvimentos teóricos que apresentamos anteriormente podem ser aplicados a estes dados recém mencionados. Para isso necessitamos de algumas considerações :

1. a dinâmica de pássaros pode bem ser modelada como de espécies que interagem com o meio, mas não entre si;
2. é possível pensar na constante de difusão,  $D$ , como relacionada com a habilidade de uma espécie se dispersar, visto que  $D$  é – num modelo simples de movimento browniano subjacente – proporcional ao livre caminho médio de um dado indivíduo;

3. parece ser aceitável considerar  $D$  independente de  $x$  para uma dada espécie apesar de se tratar de uma evidente aproximação . O caso específico de pássaros de sub-bosque parece se adaptar à hipótese;
4. a teoria foi desenvolvida para apenas uma dimensão espacial, sendo as observações em duas dimensões. Uma correspondência pode ser pensada em que  $L \sim \sqrt{\text{área}}$ .

Neste contexto, podemos ver que todas as quatro principais conclusões dos trabalhos [24, 8] podem ser explicadas pelo nosso modelo simples. Vejamos:

**Correlação entre área e população de saturação .** O nosso modelo mostra curvas exatamente como as curvas observacionais, que vão à um valor assintótico para grandes  $L$  e uma valor finito para  $L \rightarrow 0$ , que pode ou não ser pequeno, dependendo do grau de isolamento;

**População residual para pequenos  $L$ .** Como dito acima, a população de saturação não necessariamente vai a zero se  $L \rightarrow 0$ . Populações menos isoladas têm maiores populações residuais. Pode-se constatar que nos casos em que os efeitos do isolamento são mais importantes, a população para  $L \rightarrow 0$  é menor.

**Efeitos da Dispersão sobre a População de equilíbrio.** A dispersão entra em nossos resultados se lembrarmos que  $L = L_d \sqrt{a/D}$ , onde  $L_d$  é o comprimento dimensional. Ou seja, o parâmetro relevante no nosso estudo é  $L_d \sqrt{a/D}$ . Quanto maior  $D$ , mais estaremos numa região de menores  $L$ . Quanto menor  $L$ , menor a população de equilíbrio (Fig.(4.4). Ou seja, a dispersão maior faz com que o tamanho efetivo da região favorável visto pela espécie seja menor, levando à menores densidades e conseqüentemente tornando a população mais propensa à extinção . Deve-se notar que tal resultado de Ferraz *et all* em [8] é um dos pontos mais ressaltados nos comentários sobre o artigo [21].

**Efeitos do Isolamento.** O resultado obtido em [8] mostra que o isolamento pode ou não ser importante, estando correlacionado com a capacidade de dispersão da espécie. No nosso caso, lembremos novamente que grandes valores de  $D$  implicam em pequenos valores de  $L$ . Ora, vê-se claramente – (Fig.(4.4 e 4.5)) – que é para pequenos valores de  $L$  que o efeito da variação de  $k$  é mais acentuado. Como argumentamos acima,  $k$  representa o grau de isolamento da área focal considerada, assim chegamos à conclusão que os efeitos do isolamento são mais importantes para espécies de maior dispersão.



Para terminar esta secção devemos discorrer sobre as possíveis críticas aos resultados obtidos nas observações e sua correspondência com nossa teoria. O primeiro ponto a salientar é que as observações contêm em si barras de erro muito apreciáveis. Qualquer comparação entre teoria e observação, nesta fase dos conhecimentos, pode apenas ser qualitativa e indicadora dos principais mecanismos de ação atuantes. Isto é mais importante de se frisar com relação à correlação entre efeitos de isolamento e capacidade de dispersão, que precisa ainda ser mais bem estudada. Outro ponto a comentar é que o nosso modelo considera cada espécie por si, não tratando das interações entre pássaros ( que se dariam prioritariamente por competição ) nem com as espécies predadoras ou presas envolvidas no sistema ecológico. Aparentemente, o nível de competição entre os pássaros de sub-bosque considerados nas observações não é muito grande, estando eles em condições de coexistência. Por outro lado, a abundância de alimentos parece ser tal que a dinâmica das populações predadas pelos pássaros não se afigura relevante.

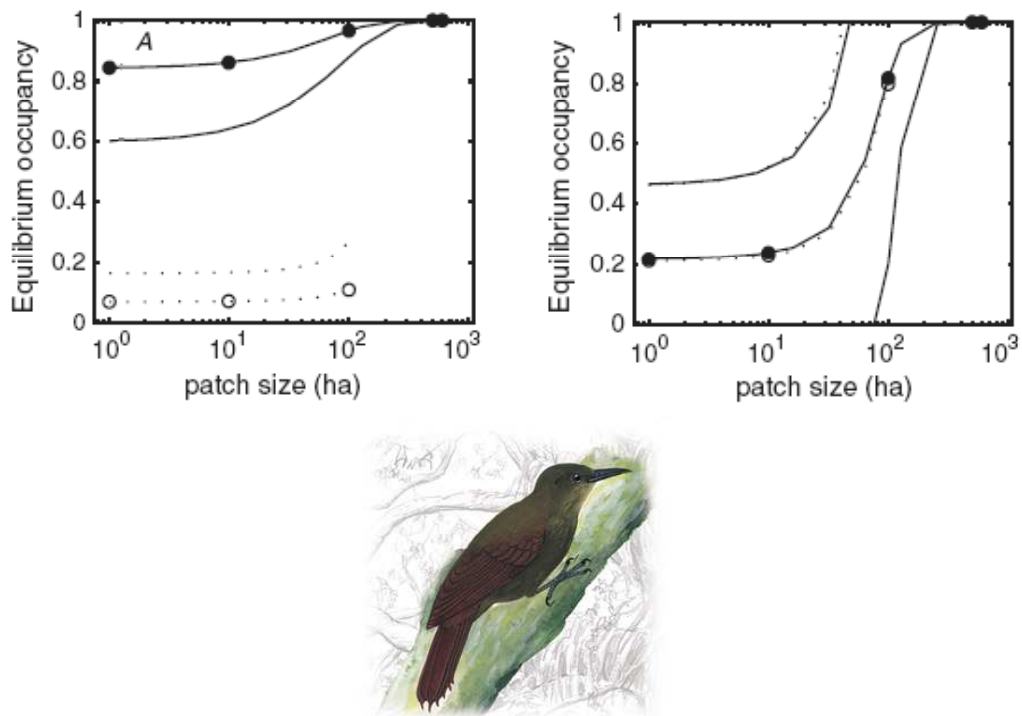


Figura 5.4: Resultado observacional obtido em [8]. Estas figuras mostram como a densidade populacional de duas espécies de pássaros – *dendrocincla merula*, à esquerda e *frederickena viridis*, à direita – varia em termos da área dos fragmentos da floresta Amazônica. Os círculos sólidos representam áreas de floresta contínua e os círculos abertos, representam fragmentos de floresta medidos em hectares. Abaixo, uma imagem do Arapaçu-da-taoca.

## Capítulo 6

### Conclusão

A presente tese ocupou-se da dinâmica espacial de uma população (de uma espécie) no caso em que existam heterogeneidades espaciais passíveis de serem codificadas através de uma função capacidade que varia no espaço. Para modelar esta dinâmica fizemos uso da equação de Fisher-Kolmogorov, que se escreve como:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\nabla^2 u + ru \left(1 - \frac{u}{K}\right) \quad (6.1)$$

onde  $u$  representa a densidade espacial da população,  $D$  a sua constante de difusão,  $r$  a sua taxa de reprodução, e  $K$  a capacidade. Subjacente a esta equação estão diversas hipóteses, das quais vale mencionar:

1. Aproximação do contínuo, ou seja, a população é composta de um número suficientemente grande de indivíduos para que faça sentido falar em densidade. Flutuações estatísticas não são levadas em conta;
2. Movimento browniano subjacente, levando a um termo de difusão fickiano, e correspondendo a não levar em conta efeitos de *home-range*;
3. Aproximação de espécie “não-interagente”, levando à não considerar outras espécies habitando o mesmo lugar, o que pode ser visto como tradução do fato de que a espécie em consideração não compete efetivamente com outras, seja por que há alimento em abundância, seja por efeitos de nicho;
4. Dinâmica de crescimento e saturação simples, sem efeitos do tipo *Allee*.

A heterogeneidade espacial foi introduzida através de um  $K$  dependente do espaço. Ademais, tomamos um caso unidimensional. Nossa análise se portou sobre os estados de equilíbrio, ou seja, independentes do tempo.

Em especial, a nossa atenção se deteve no caso em que uma certa região *propícia à vida* está rodeada de uma região *inóspita*. Toma-se para cada uma das regiões

um  $K$  constante. Na região propícia à vida temos  $K$  maior que na região inóspita. Este modelo simples corresponde a se estudar uma dada região focal. Quando a região inóspita (dita aqui *exterior*) tem  $K = 0$  temos um caso conhecido, em que não há sobreviventes externos. Sabe-se há muito que para que possa subsistir vida na região interior é necessário que esta seja maior que um certo tamanho mínimo. Ademais, mesmo quando esta condição é satisfeita, a densidade de saturação não é  $K$ , e sim só uma parcela dele. A existência de um tamanho mínimo advém do balanço entre difusão e crescimento.

Nesta tese, um ponto central foi considerar o caso em que as condições da região inóspita correspondem a um  $K \neq 0$ , mas simplesmente menor que a capacidade interior. Neste caso, pudemos mostrar que, a rigor, não há um tamanho crítico, visto que sempre existirá uma população residual interior. Pudemos também obter curvas que mostram o comportamento de densidade máxima no interior em função tanto do tamanho da região interior, quanto da relação entre as capacidades interna e externa.

A situação analisada refere-se a uma geometria bastante especial. No entanto, como argumentamos no último capítulo, quando estamos interessados na região interior, podemos sempre substituir as complexidades da região exterior por uma região de  $K$  constante, por assim dizer, uma *capacidade efetiva*. Essa capacidade efetiva exterior é uma medida do isolamento da região .

Como um último desenvolvimento teórico, introduzimos uma densidade de corte, abaixo da qual a detecção da população não se faz possível. Com isto, um novo conceito de tamanho mínimo pode ser introduzido e de fato estudado numericamente.

Os resultados acima mencionados mostram-se aplicáveis ao estudo de pássaros de sub-bosque na região amazônica, podendo explicar alguns dos resultados recentemente publicados com análises de dados do Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos de Floresta (PDBFF). Dentre as conclusões que expusemos no último capítulo, vale ressaltar sobretudo duas:

- Espécies com maior facilidade de dispersão têm menores valores da densidade de equilíbrio e, conseqüentemente, têm uma maior probabilidade de extinção .
- Efeitos de isolamento são mais importantes para espécies com maior facilidade de dispersão .

Estas duas conclusões anteriores estão de acordo com os resultados obtidos no PDBFF, e mostram que o arcabouço teórico aqui apresentado pode servir de fundamentação para modelos matemáticos de populações em uma região fragmentada.

É interessante notar que a forma que escolhemos escrever as equações, qual seja, de forma adimensional, torna muito natural todas as conclusões relativas à importância da dispersão no sistema. Isto porque a nossa escala de espaço depende da constante de difusão  $D$ . Isto implica que cada espécie “vê” o espaço de forma escalonada própria. De imediato, segue-se que os conceitos de espaço são todos “espécie-dependentes”.

Evidentemente temos aqui um modelo que tem limitações claras, e deveria possivelmente ser estendido. Duas extensões mais imediatas seriam as seguintes:

- Tratamento bidimensional: evidentemente as populações estudadas aqui não vivem em uma dimensão e sim – a rigor – em três dimensões. No entanto, a dimensão vertical é no mais das vezes passiva, ao menos nos casos típicos em que a espécie estudada não vive naturalmente acima de um certo nível. Assim, a extensão mais importante seria para duas dimensões espaciais. Escrever as equações dinâmicas não representa um problema maior, no entanto a sua solução acabará sendo eminentemente numérica. De fato, como muitas vezes ocorre, não esperamos grandes novidades nos resultados.
- Mais espécies: populações de espécies diferentes interagem entre si. No tratamento apresentado nesta tese utilizamos o caso de uma espécie “não-interagente”. Isto se mostra útil para certos tipos de populações, como foi o caso dos pássaros de sub-bosque. Em outras situações, poderia ser necessário postular modelos de espécies em competição, ou então do tipo predador-presa. Acreditamos que estes desenvolvimentos se colocam como dos mais interessantes para o futuro.

A parte destes desenvolvimentos naturais, devemos aqui comentar sobre alguns efeitos não levados em conta no tratamento apresentado.

- Efeitos de estocasticidade. Tudo que aqui foi apresentado baseou-se numa aproximação de contínuo, pela qual as flutuações ao redor de médias são muito pequenas. Isto permite em especial tomar a descrição de uma população apenas através de sua densidade. Se esta porém for muito pequena, as flutuações passam a ser importantes e nossa aproximação deixa de ter sentido. Assim, devemos ter muito cuidado na discussão sobre possibilidades de extinções, visto que nestes casos os fatores estocásticos podem ser decisivos (por exemplo, na estimativa do tempo-para-extinção).
- Efeitos tipo *Allee*. Pequenas populações podem muitas vezes ter maiores chances de serem predadas e tal efeito (*Allee*) não é bem modelado pela equação de Fisher-Kolmogorov. No entanto, existem formas de modificar a equação

de tal modo se fazer isto, mudando os termos de crescimento e saturação . Um desenvolvimeto neste sentido não está descartado.

- A existência de áreas de vida (*home-range*). O movimento de muitas espécies obedece a um lei fickiana de difusão apenas aproximadamente. De fato, subjacente a esta está um movimento browniano simples. No entanto, usualmente uma espécie tem uma área vital finita, não se difundindo além de uma certa distância. Levar em conta esta área vital finita se configura num problema teórico interessante a se explorar [12]. Devemos, no entanto, notar que se a área vital for muito maior que o nosso domínio de tamanho  $L$  , a finitude desta área vital pouco efeito tem sobre os nossos resultados. Se, ao contrário, a área vital for pequena comparada com  $L$  então terá conseqüências importantes. No caso específico de nossa discussão sobre pássaros de sub-bosque na Amazônia, a influência da área vital parece ser pouco importante.

# Apêndice A

## Análise da Estabilidade Linear

### A.1 Usando a análise no plano de fase

Faremos uma breve discussão sobre um sistema de equações diferenciais ordinárias, autônomas (a variável dependente não aparece explicitamente na equação diferencial) de primeira ordem, cuja forma geral :

$$\frac{dx}{dt} = f(x, y) \quad (\text{A.1})$$

$$\frac{dy}{dt} = g(x, y) \quad (\text{A.2})$$

O espaço de fase é o espaço de variáveis dependentes, neste caso o plano  $xy$ . É neste espaço que se definem as trajetórias ou as curvas associadas as equações (A.1) e (A.2) que satisfazem a seguinte equação diferencial:

$$\frac{dx}{dy} = \frac{f(x, y)}{g(x, y)} \quad (\text{A.3})$$

Ponto singular é o ponto  $(x_s, y_s)$ , tal que:

$$f(x_s, y_s) = g(x_s, y_s) = 0 \quad (\text{A.4})$$

Da teoria de equações diferenciais ordinárias sabe-se que por um ponto  $(x_0, y_0)$  passa uma única curva, salvo o caso em que este ponto não seja singular. Podemos mudar as variáveis da seguinte forma:

$$x \rightarrow \bar{x} = x + x_s \quad (\text{A.5})$$

$$y \rightarrow \bar{y} = y + y_s, \quad (\text{A.6})$$

o ponto singular  $(x_s, y_s)$  da equação (A.3) passa para  $(0, 0)$ , na equação transformada:

$$\frac{d\bar{x}}{d\bar{y}} = \frac{\bar{f}(\bar{x}, \bar{y})}{\bar{g}(\bar{x}, \bar{y})} = \frac{f(x - x_s, y - y_s)}{g(x - x_s, y - y_s)} \quad (\text{A.7})$$

Portanto, sem perda de generalidade, vamos assumir que o ponto singular é  $(0, 0)$ , isto é:

$$f(x, y) = g(x, y) = 0 \quad \rightarrow \quad x = 0 \text{ e } y = 0. \quad (\text{A.8})$$

Estudaremos o comportamento do sistema nas vizinhanças de um ponto singular. Isto nos permite estabelecer uma solução aproximada deste sistema, válida para pontos no espaço de fase, situados suficientemente próximos de um ponto singular. Para tal, as funções  $f(x, y)$  e  $g(x, y)$  devem ser analíticas nas vizinhanças do ponto  $(0, 0)$  para serem expandidas numa série de Taylor nas vizinhanças deste ponto.

Expandindo em primeira ordem de  $x$  e  $y$ , obtém-se:

$$f(x, y) \cong f(0, 0) + x \left[ \frac{\partial f}{\partial x} \right]_{(0,0)} + y \left[ \frac{\partial f}{\partial y} \right]_{(0,0)} \quad (\text{A.9})$$

$$g(x, y) \cong g(0, 0) + x \left[ \frac{\partial g}{\partial x} \right]_{(0,0)} + y \left[ \frac{\partial g}{\partial y} \right]_{(0,0)} \quad (\text{A.10})$$

Com esta expansão e a equação (A.8), torna-se possível escrever o sistema (A.1) e (A.2) em forma matricial:

$$\begin{bmatrix} \frac{dx}{dt} \\ \frac{dy}{dt} \end{bmatrix} = \mathbf{A} \cdot \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix}, \quad (\text{A.11})$$

onde define-se a matriz conhecida como matriz comunidade:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \equiv \begin{pmatrix} f_x & f_y \\ g_x & g_y \end{pmatrix}_{(0,0)} \quad (\text{A.12})$$

os índices representam as respectivas derivadas parciais calculadas nos pontos  $(0, 0)$  e definem as quantidades  $a, b, c$  e  $d$ . Esta metodologia é útil porque descrevemos o comportamento do sistema através das equações lineares abaixo:

$$\frac{dx}{dt} = ax + by \quad (\text{A.13})$$

$$\frac{dy}{dt} = cx + dy \quad (\text{A.14})$$



O sistema acima possui soluções que correspondem às formas paramétricas das curvas do espaço de fase. Para determiná-las encontra-se os autovalores  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$ , da matriz  $\mathbf{A}$ , já que as soluções do sistema são da forma:

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = c_1 \mathbf{v}_1 e^{(\lambda_1 t)} + c_2 \mathbf{v}_2 e^{(\lambda_2 t)}, \quad (\text{A.15})$$

onde  $c_1$  e  $c_2$  são duas constantes arbitrárias e os vetores  $\mathbf{v}_1$  e  $\mathbf{v}_2$  são os autovetores da matriz  $\mathbf{A}$ . Os autovalores associados a esta matriz são conhecidos resolvendo o determinante da seguinte forma:

$$\begin{vmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{vmatrix} = 0 \implies \lambda_1, \lambda_2 = \frac{1}{2}(a + d) \pm \frac{1}{2}[(a + d)^2 - 4 \det \mathbf{A}]^{1/2} \quad (\text{A.16})$$

A equação matricial para os autovetores pode ser escrita como:

$$\begin{pmatrix} a - \lambda & b \\ c & d - \lambda \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad (\text{A.17})$$

cuja solução satisfaz:

$$\begin{aligned} (a - \lambda_i)(x_1)_i + b(x_2)_i &= 0 \\ c(x_1)_i + (d - \lambda_i)(x_2)_i &= 0, \end{aligned} \quad (\text{A.18})$$

o índice  $i$  foi introduzido para distinguirmos os autovalores  $\lambda_i$ ,  $i = 1, 2$ . A primeira destas equações nos fornece explicitamente os autovetores em termos dos elementos da matriz  $A$  como:

$$\mathbf{v}_i = \begin{pmatrix} (x_1)_i \\ (x_2)_i \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{\lambda_i - a}{b} \end{pmatrix} \quad (\text{A.19})$$

Com todas as informações sobre os autovalores e autovetores uma breve análise para as diversas situações entre  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$  pode ser feita obtendo-se os esboços característicos das curvas no espaço de fase.

1. Caso  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$  reais e distintos:

Admitindo que  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$  têm os mesmos sinais. Os típicos autovetores  $\mathbf{v}_1$  e  $\mathbf{v}_2$  são ilustrados abaixo.

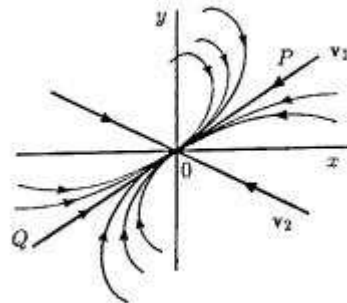


Figura A.1: Singularidade nó do tipo I. Ref[18].

Suponha que  $\lambda_2 < \lambda_1 < 0$ . Então de (A.15), por exemplo, para  $c_2 = 0$  e  $c_1 \neq 0$ , obtém-se:

$$\begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = c_1 \mathbf{v}_1 e^{(\lambda_1 t)}, \quad (\text{A.20})$$

logo a solução no plano de fase move-se ao longo de  $\mathbf{v}_1$  no sentido da origem conforme  $t \rightarrow \infty$  na direção mostrada na figura, ou seja, ao longo de  $P O$  se  $c_1 > 0$  e ao longo de  $Q O$  se  $c_1 < 0$ . Suficientemente próximo da origem todas as soluções tendem a zero. Esta singularidade é chamada de **nó** do tipo I. Com  $\lambda_1 \leq \lambda_2 < 0$  este nó é dito estável desde que todas as trajetórias tendam para  $(0, 0)$  conforme  $t \rightarrow \infty$ . Se  $\lambda_1 > \lambda_2 > 0$  este será um nó instável, ou seja, as trajetórias tendem para  $(0, 0)$  quando  $t \rightarrow -\infty$ .

Considerando que  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$  tenham sinais diferentes, por exemplo  $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$ . Isto implica que  $\mathbf{v}_1 e^{(\lambda_1 t)} \rightarrow \mathbf{0}$  ao longo de  $\mathbf{v}_1$  conforme  $t \rightarrow \infty$  enquanto que  $\mathbf{v}_2 e^{(\lambda_2 t)} \rightarrow \mathbf{0}$  ao longo de  $\mathbf{v}_2$  conforme  $t \rightarrow -\infty$ .

Existe, desta forma, direções diferentes em  $\mathbf{v}_1$  e  $\mathbf{v}_2$ : as soluções próximas ao ponto  $(0,0)$  são mostradas na figura abaixo. Esta singularidade é conhecida como ponto de sela e é sempre instável.

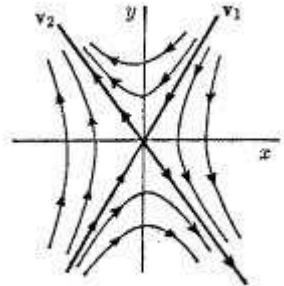


Figura A.2: Ponto de sela, esta singularidade é sempre instável. Ref[18].

2. Caso  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$  sejam complexos: Considerando  $\lambda_1, \lambda_2 = \alpha + i\beta$  com  $\beta \neq 0$  as soluções envolverão um termo da forma  $e^{(\alpha \pm i\beta)t}$  que resulta num comportamento oscilatório nas vizinhanças do ponto  $(0,0)$ .

- Para o caso  $\alpha \neq 0$  tem-se uma espiral que é estável se  $\alpha < 0$  e instável se  $\alpha > 0$ .
- Para o caso  $\alpha = 0$  tem-se curvas em forma de elipse. Singularidades desta natureza em geral não são estáveis porque uma pequena perturbação em uma curva no espaço de fase não resulta num retorno à mesma trajetória anteriormente não perturbada. A perturbação resulta numa nova solução. Isto pode ser verificado pela figura abaixo:

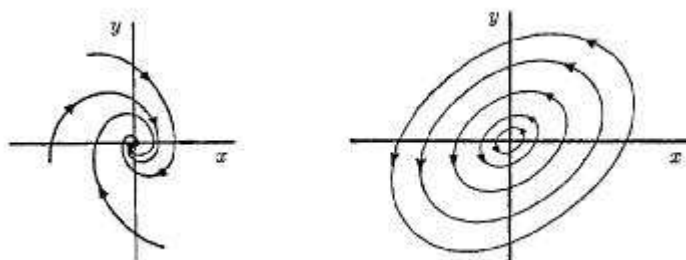


Figura A.3: Singularidade espiral e do tipo central. Ref[18].

3. Caso em que  $\lambda_1 = \lambda_2 = \lambda$ : Agora os autovalores não são distintos e em geral as soluções envolvem termos como  $te^{\lambda t}$ . Desta forma, existe somente um autovetor  $\mathbf{v}$  ao longo do qual as soluções tendem para  $(0,0)$ . O tempo  $t$  no termo  $te^{\lambda t}$  modifica a solução longe do ponto  $(0,0)$ . Esta singularidade é conhecida como **nó de segundo tipo**. Se as soluções não contém o termo do tipo  $te^{\lambda t}$  tem-se uma singularidade do tipo estrela, a qual pode ser estável ou instável dependendo do sinal de  $\lambda$ . Estas singularidades são ilustradas na figura a seguir:

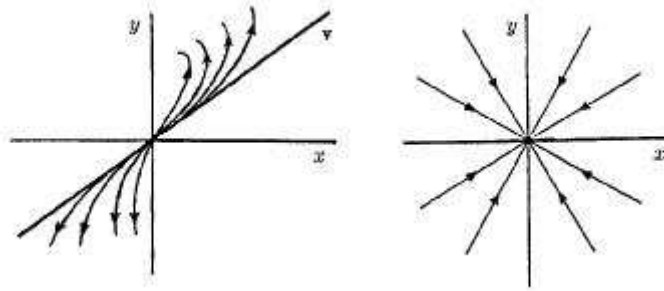


Figura A.4: Singularidade nó do tipo II e do tipo estrela. Ref[18].

## Apêndice B

### Equação de Fisher-Kolmogorov em Domínio Finito

#### B.1 Diferenciação da Eq. (3.6):

A equação Eq. (3.6) é dada por:

$$u_i(\psi) = \alpha cd^2(\beta\psi, k) + \gamma \quad (\text{B.1})$$

Diferenciando a Eq. (3.6) uma vez com respeito a  $\psi$  e sabendo que  $cd = cn/dn$ , obtém-se:

$$\frac{du}{d\psi} = 2\alpha cd cd' = -2\alpha\beta sn cd + 2\alpha\beta k^2 sn cd^3, \quad (\text{B.2})$$

onde:

$$cd' = \frac{cn' dn - cn dn'}{dn^2} = \frac{-\beta sn dn^2 + \beta k^2 sn cn^2}{dn^2} = -\beta sn + \beta k^2 sn cd^2 \quad (\text{B.3})$$

A segunda derivada de Eq. (B.2) resulta em:

$$\begin{aligned} \frac{d^2u}{d\psi^2} &= -2\alpha\beta sn' cd - 2\alpha\beta sn cd' + 2\alpha\beta k^2 sn' cd^3 + 6\alpha\beta k^2 sn cd^2 cd' \\ &= -2\alpha\beta^2 cn^2 - 2\alpha\beta^2 sn (-sn + k^2 sn cd^2) + 2\alpha\beta^2 k^2 cn^2 cd^2 \\ &\quad + 6\alpha\beta^2 k^2 sn cd^2 (-sn + k^2 sn cd^2) \\ &= -2\alpha\beta^2 cn^2 + 2\alpha\beta^2 sn^2 - 2\alpha\beta^2 k^2 sn^2 cd^2 + 2\alpha\beta^2 k^2 cn^2 cd^2 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 & -6\alpha\beta^2k^2 sn^2 cd^2 + 6\alpha\beta^2k^4 sn^2 cd^4 \\
 = & -2\alpha\beta^2 cn^2 + 2\alpha\beta^2 sn^2 - 2\alpha\beta^2k^2 sn^2 cd^2 + 2\alpha\beta^2k^2 cn^2 cd^2 \\
 & -6\alpha\beta^2k^2 sn^2 cd^2 + 6\alpha\beta^2k^2 cd^4 - 6\alpha\beta^2k^2 cn^2 cd^2 \\
 = & -2\alpha\beta^2 cn^2 + 2\alpha\beta^2 sn^2 - 2\alpha\beta^2k^2 sn^2 cd^2 + 2\alpha\beta^2k^2 cn^2 cd^2 \\
 & -6\alpha\beta^2k^2 cd^2 + 6\alpha\beta^2k^2 cd^4 \\
 = & 2\alpha\beta^2 sn^2 - 2\alpha\beta^2 cn^2 + 2\alpha\beta^2k^2 cd^2 - 4\alpha\beta^2k^2 sn^2 cd^2 \\
 & - 4\alpha\beta^2k^2 cd^2 - 2\alpha\beta^2k^2 cd^2 + 6\alpha\beta^2k^2 cd^4 \\
 = & 2\alpha\beta^2 sn^2 - 2\alpha\beta^2 cn^2 - 4\alpha\beta^2 cd^2 + 4\alpha\beta^2 cn^2 - 4\alpha\beta^2k^2 cd^2 \\
 & + 6\alpha\beta^2k^2 cd^4 \\
 \frac{d^2u}{d\psi^2} = & 2\alpha\beta^2 - 4\alpha\beta(k^2 + 1) cd^2 + 6\alpha\beta^2 cd^4 \quad (\text{B.4})
 \end{aligned}$$

Substituindo esta equação na Eq. (3.1) obtém-se a Eq. (3.7).

## B.2 Obtenção de $\gamma$ proporcional a $\alpha$ e $k$ :

De acordo com a equação Eq. (3.8), escreve-se a razão  $a/b$  nas equações *I* e *III* e  $\beta^2$  na equação *II* como segue:

$$\begin{cases} \frac{a}{b} = 2\gamma + \frac{4\beta^2}{b}(k^2 + 1) \\ \beta^2 = \frac{b\alpha}{6k^2} \\ \frac{a}{b} = \gamma - 2\alpha\beta^2 \end{cases} \quad (\text{B.5})$$

Substituindo o valor de  $\beta^2$  nas equações acima e igualando a terceira com a primeira, obtém-se:

$$\begin{aligned}
 2\gamma + \frac{2}{3} \frac{b\alpha}{k^2 b} (k^2 + 1) &= \gamma - \frac{1}{3} \frac{b\alpha^2}{k^2 b} \\
 \gamma^2 + \gamma \frac{2\alpha}{3k^2} (k^2 + 1) + \frac{\alpha^2}{3k^2} &= 0 \quad (\text{B.6})
 \end{aligned}$$

Resolvendo esta equação do segundo grau, obtém-se:

$$\begin{aligned}
 \Delta &= \frac{4\alpha^2(k^2 + 1)^2}{9k^4} - \frac{4\alpha^3}{3k^2} = \frac{4}{9}\alpha\sqrt{1 - k^2 + k^4} \\
 \gamma &= \alpha \left[ \frac{-(k^2 + 1) \pm \sqrt{1 - k^2 + k^4}}{3k^2} \right] \quad (\text{B.7})
 \end{aligned}$$

### B.3 Determinação de $u_m$ :

Observando a equação Eq. (3.12) tem-se que o máximo de  $u$  ocorre quando  $cd^2 (\sqrt{a}f_\beta(k)\psi, k) = 1$ , ou seja,  $\psi = 0$ . Distto extrai-se:

$$\begin{aligned}
 u_m &= \frac{a}{b}(f_\alpha(k) + f_\gamma) \\
 &= \frac{a}{b} \left\{ \frac{3}{2}k^2(k'^2 + k^4)^{-1/2} + \frac{1}{2} [1 - (k^2 + 1)(k'^2 + k^4)^{-1/2}] \right\} \\
 &= \frac{a}{2b} \left\{ 3k^2(k'^2 + k^4)^{-1/2} + (k'^2 + k^4)^{-1/2} [(k'^2 + k^4)^{-1/2} - (k^2 + 1)] \right\} \\
 &= \frac{a}{2b} \left\{ (k'^2 + k^4)^{-1/2} [3k^2 + (k'^2 + k^4)^{-1/2} - k^2 - 1] \right\} \\
 &= \frac{a}{2b} (k'^2 + k^4)^{-1/2} [k^2 + (-1 + k^2) + (k'^2 + k^4)^{-1/2}] \tag{B.8}
 \end{aligned}$$

O que resulta em:

$$u_m = \frac{a}{2b} [k^2 - k'^2 + (k'^2 + k^4)^{-1/2}] \tag{B.9}$$

## Referências

- [1] G. Abramsom, V.M. Kenkre, *Spatiotemporal patterns in the Hantavirus infection*, Phys. Rev. E **66**, 011912 (1-5) (2002).
- [2] M.A. Aguirre, G. Abramson, A.R. Bishop, V.M. Kenkre, *Simulations in the mathematical modeling of the spread of the Hantavirus*, Phys. Rev. E **66**, 041908 (1-5) (2002).
- [3] D. Andow, P. Karaieva, S. Levin, and A. Okubo, *Spread of invading organisms*, Landscape Ecology **4**, 177-188 (1990).
- [4] W. Artiles, P.G. S. de Carvalho e R.A. Kraenkel, *Patch-size and isolation effects in the Fisher-Kolmogorov equation*, submetido ao J. Math. Biol.
- [5] M. Ballard, V. M. Kenkre and M. N. Kupperman, *Periodically varying externally imposed environmental effects on population dynamics*, Phys. Rev. E **70**, 031912 (2004).
- [6] E. Ben-Jacob, I. Cohenand, and H. Levine, *The Cooperative Self-Organization of Microorganisms*, Adv. Phys. **49**, 395 (2000).
- [7] R.S. Cantrell and C. Cosner, *Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations* (Wiley, NY, 2003)
- [8] G. Ferraz, *et alli: A large scale deforestation experiment: effects of patch area and isolation on amazon birds*, Science **315** 238-241 (2007).
- [9] P.C. Fife, *Mathematical Aspects of Teacting and Diffusionong Systems* (Springer, Berlin, 1979)
- [10] R. A. Fisher, *The wave of advance of advantageous genes*, Ann Eugenics **7**, **355** (1937).
- [11] M. Fuentes, M.N. Kuperman, and V.M. Kenkre, *Nonlocal Interaction Effects on Pattern Formation in Population Dynamic*, Phys. Rev. Lett. **91**, 158104 (2003).



- [12] L. Giuggioli, G. Abramson, V.M. Kenkre, R.R. Parmenter, and T.L. Yates, *Theory of home range estimation from displacement measurements of animal populations*, Journal of Theoretical Biology **240**, pp. 126-135 (2006).
- [13] A. G. Gomes, M. C. Varriale, *Modelagem de Ecossistemas: Uma Introdução* (Editora da UFSM, Santa Maria 2001).
- [14] V. M. Kenkre, M. N. Kuperman, *Applicability of the Fisher equation to bacterial population dynamics*, Phys. Rev. E **67** 051921 (1-5) (2003).
- [15] H. Kierstaed e I.B. Slobodkin, *The size of water masses containing plankton bloom*, J. Marine research **12**, pp. 141-147 (1953).
- [16] A.L. Lin, B. Mann, G. Torres, B. Lincoln, J. Kas and H.L. Swinney, *Localization and Extinction of Bacterial Populations under Inhomogeneous Growth Conditions Biophys. J.*, **87**, 75-80 (2004).
- [17] R.H. MacArthur e E.O. Wilson, *The theory of island biogeography* (Princeton Univ. Press, 1976).
- [18] J. D. Murray, *Mathematical Biology* (Springer-Verlag, NY, 1993).
- [19] T. Neicu, A. Pradhan, D.A. Larochele and Kudrolli, *Extinction transition in bacterial colonies under forced convection*, Phys Rev. E **62**, 1059 (2000).
- [20] D.R. Nelson and N.M. Shnerb, *Non-Hermitian localization and population biology*, Phys. Rev. E **58**,1383 (1998).
- [21] C. Sekerciouglu, *Conservation Ecology: Area Trumps Mobility in Fragment Bird Extinctions*, Current Biology **17**, 284 (2007).
- [22] N. Shigesada, and K. Kawasaki, *Biological invasions: theory and practice* (Oxford Univ. Press, Oxford, 1997).
- [23] J.G. Skellam, *Random Dispersal of Theoretical Populations*, Biometrika **38** pp. 196 (1951).
- [24] P.C. Stouffer, R.O. Bierregaard Jr, R. Strog, and T.E. Lovejoy, *Long-term landscape change and bird abundance in Amazonian rainforest fragments*, Conserv. Biol.: 20 1212-1223 (2006).
- [25] J. Wakita, K. Komatsu, A. Nakahara, T. Matsuyama, M. Matsushita, *Experimental Investigation on the Validity of Population Dynamics Approach to Bacterial Colony Formation*, Journ. Phys. Soc. Japan **63**, 1205 (1994).

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)