

**Laboratório Nacional de Computação Científica - LNCC**  
**Programa de Pós-Graduação em Modelagem Computacional**  
**Curso de Mestrado em Modelagem Computacional**

**MÉTODOS NUMÉRICOS PARA RESOLUÇÃO DE PROBLEMAS DA  
DINÂMICA POPULACIONAL**

Por  
**Simone de Almeida Delphim**

sob orientação de  
**Prof. Dr. Regina Célia de Almeida**

e sob co-orientação de  
**Prof. Dr. Michel Iskin da Silveira Costa**

Junho de 2005  
Petrópolis, RJ - Brasil

# **Livros Grátis**

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

Milhares de livros grátis para download.

MÉTODOS NUMÉRICOS PARA RESOLUÇÃO DE PROBLEMAS  
DA DINÂMICA POPULACIONAL

**Simone de Almeida Delphim**

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO CORPO DOCENTE DA  
COORDENAÇÃO DE FORMAÇÃO DE RECURSOS HUMANOS DO  
LABORATÓRIO NACIONAL DE COMPUTAÇÃO CIENTÍFICA  
COMO PARTE DOS REQUISITOS NECESSÁRIOS PARA  
OBTENÇÃO DO TÍTULO DE MESTRE EM MODELAGEM  
COMPUTACIONAL.

Aprovada por:

---

**Prof. Dr. Regina Célia de Almeida**  
Orientador

---

**Prof. Dr. Michel Iskin da Silveira Costa**  
Co-orientador

---

**Prof. Dr. Paulo De Marco Júnior**

---

**Prof. Dr. Abimael Fernando Dourado Loula**

---

**Prof. Dr. Sandra Mara Cardoso Malta**

Petrópolis, RJ - Brasil

Junho de 2005

DELPHIM, SIMONE DE ALMEIDA

Métodos Numéricos para Resolução  
de Problemas da Dinâmica Populacional  
[Petrópolis] 2005

IX, 79, 27,5cm (MCT/LNCC, M. Sc.,  
Modelagem Computacional)

Dissertação - Laboratório Nacional  
de Computação Científica, LNCC.

1. Método Numérico

I. MCT/LNCC II. Título (Série)

# Índice

<b>Agradecimentos</b>	<b>v</b>
<b>Introdução</b>	<b>1</b>
<b>1 Dinâmica Populacional</b>	<b>8</b>
1.1 Equação de Balanço populacional . . . . .	9
1.2 Equações Constitutivas . . . . .	11
1.2.1 Fluxo Populacional . . . . .	12
1.2.2 Função de Crescimento . . . . .	27
<b>2 Invasão biológica</b>	<b>43</b>
2.1 Características de Espécies Invasoras . . . . .	47
2.2 Processo de Invasão . . . . .	48
2.3 Modelos de Invasão . . . . .	51
<b>3 Modelo</b>	<b>55</b>
3.1 Problema Populacional . . . . .	55
3.1.1 Formulação Variacional . . . . .	60
3.1.2 Formulação Discreta . . . . .	62
<b>4 Resultados</b>	<b>70</b>
4.1 Homing Animal . . . . .	70
4.2 Dispersão de Insetos . . . . .	81
4.3 Dispersão com Efeito Allee . . . . .	84
4.3.1 Efeito Allee forte . . . . .	87
4.3.2 Efeito Allee fraco . . . . .	95
<b>Conclusões</b>	<b>100</b>
<b>A Solução Analítica</b>	<b>103</b>

# Agradecimentos

- Aos meus orientadores Regina Almeida e Michel Costa pelo grande incentivo e dedicação.
- A minha mãe Regina Elizabeth pelo empreendimento na concretização dos meus objetivos.
- A minha família, em especial a Silvia Regina, minhas tias Maria e Dulcinéa e prima Selma pelo grande apoio em todos os momentos de minha vida.
- Aos amigos conquistados no LNCC pelo convívio e bons momentos.
- A Ana Paula, Ana Neri, Angela e Maria do Carmo, Leandro Gazoni, Arthur, Paulo Faria pelo suporte e ajuda diária.
- Ao Edson, companheiro inestimável nas diversas horas, além do carinho, pela compreensão e paciência dispensadas.
- Ao MCT/LNCC pelo apoio no desenvolvimento deste projeto.
- A FAPERJ pelo financiamento da pesquisa através da bolsa de mestrado.

Resumo da Dissertação apresentada ao MCT/LNCC como parte dos requisitos necessários para obtenção do grau de Mestre em Ciências (M.Sc.)

## MÉTODOS NUMÉRICOS PARA RESOLUÇÃO DE PROBLEMAS DA DINÂMICA POPULACIONAL

Simone de Almeida Delphim

8 de junho de 2005

Orientador: Regina Célia de Almeida  
Michel Iskin da Silveira Costa

Programa: Modelagem Computacional

Uma solução numérica é apresentada para resolver problemas da dinâmica populacional de uma única espécie, com ênfase na dispersão de um organismo invasor. Este problema é matematicamente modelado por uma equação de transporte não linear de advecção-difusão-reação e resolvido numericamente usando o método de elementos finitos. Os exemplos apresentados demonstram a estabilidade e precisão da metodologia proposta.

A influência do efeito Allee forte e fraco é analisada na dispersão de uma espécie de organismo invasor em um domínio uni-dimensional. Neste caso a dinâmica populacional descreve a propagação de frentes populacionais que representam a invasão ou o recuo da espécie. Alguns cenários são investigados para avaliar a interação da frente de ondas populacionais para diferentes valores de parâmetros indicando numericamente quando é possível reverter ou bloquear a invasão de espécies.

Abstract of Thesis presented to MCT/LNCC as a partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Science (M.Sc.)

## NUMERICAL METHODS TO SOLVE DINAMIC POPULATION PROBLEMS

Simone de Almeida Delphim

8 de junho de 2005

Advisors: Regina Célia de Almeida

Michel Iskin da Silveira Costa

Department: Modelagem Computacional

A numerical method is presented to solve single species population dynamics problems, with focus on the spread of invading organisms. This problem is mathematically modeled by a non-linear advection-diffusion-reaction transport equation, which is numerically solved by a finite element methodology. Some examples are conducted, showing the stability and accuracy of the proposed methodology.

The role of the weak and strong Allee effects is analyzed on the spread of a single species invading organism in a one-dimensional domain. In this case the population dynamics describe propagation of traveling population fronts that represent either single-species invasion or single-species retreat. Some scenarios are investigated so as to evaluate the interaction of traveling population fronts under different parameter values, allowing to derive numerically whether they can reverse or block the species invasion.



# Introdução

Problemas relacionados a dispersão de espécies biológicas receberam muita atenção recentemente (Mooney e J.A.Drake, 1986; Drake et al., 1989; Hengeveld, 1989) provavelmente porque muitos ecossistemas têm sido invadidos por organismos exóticos com conseqüências potencialmente drásticas para a fauna e flora nativa.

Visando compreender, controlar e até prevenir o processo de dispersões específicas, surgiram diversos modelos matemáticos cujos principais focos são a investigação da forma e taxa de dispersão da população<sup>1</sup> em um ambiente. Inicialmente nos modelos contínuos em ecologia matemática a variação temporal da densidade populacional era obtida considerando o balanço entre nascimentos, mortes, migração e interações entre outras espécies. Um exemplo deste tipo de modelagem em que o ambiente é considerado homogêneo é o modelo de Lotka-Volterra no qual a variação temporal ou taxa de crescimento populacional é expressa em termos de equações diferenciais ordinárias (EDO). Em observações de situações reais, entretanto, percebe-se que o

---

<sup>1</sup>População: Qualquer grupo de organismos em que os indivíduos possam intercambiar a informação genética (Odum, 1931).

ambiente raramente é homogêneo, como em casos de experimentos em laboratórios.

Mais recentemente, parte da literatura modelos ecológicos na área de dispersão populacional é baseada em modelos determinísticos expressos em termos de equações diferenciais parciais (EDP) que consideram que o ambiente pode ser heterogêneo possuindo locais favoráveis e hostís para a sobrevivência de uma espécie. Tais modelos permitem considerar também situações nas quais o ambiente é homogêneo, mas a distribuição inicial da população é não homogênea. Um exemplo ocorre nos casos em que os indivíduos tendem a se dispersar de regiões com alta densidade para áreas não ocupadas produzindo uma frente de invasão. Este problema será tratado com maiores detalhes nos próximos capítulos.

Pode-se dizer então, que o uso das EDP's se deve em parte ao fato de serem consideradas mais abrangentes para serem utilizadas em modelos ecológicos embora sejam usualmente mais difíceis de serem resolvidas do que as EDO's. Entretanto, o fato de serem capazes de modelar simultaneamente processos temporais e espaciais que governam a dinâmica populacional, possibilitam a obtenção de informações importantes sobre processos fundamentais da população como dispersão e invasão ecológica, o que as torna especialmente interessantes e vantajosas.

Nas primeiras aplicações de modelos de EDP's na ecologia populacional, assumiu-se que o organismo tem movimento Browniano aleatório e que a taxa de dispersão é independente do tempo e do espaço. Esta hipótese conduz ao modelo de difusão

(Okubo e Levin, 2001; Edelstein-Keshet, 1986). Embora simples, o modelo de difusão tem sido usado para descrever o movimento de uma variedade de animais, sendo em geral mais preciso quando o ambiente é homogêneo (Dobzhansky e Wright, 1943; Kareiva, 1982).

Um dos primeiros modelos matemáticos usados formalmente para descrever a dispersão populacional de uma espécie foi desenvolvido por Skellam (1951), utilizando equações de difusão-reação para modelar a expansão da população de ratos silvestres na Europa. O modelo de Skellam considera um movimento por difusão e o crescimento Malthusiano e prediz que a área ocupada por um invasor aumenta linearmente com o tempo (Okubo 2001). Este modelo foi bem sucedido em descrever a faixa de expansão histórica do Estorninho (*Sturnus vulgaris*), do pombo inglês (*Passer domesticus*), entre outros (Okubo e Levin, 2001).

Modelos de dispersão a partir de equação de difusão-reação se tornam mais complexos (matematicamente) quando o crescimento populacional é dependente da densidade como ocorre no modelo clássico de Fisher (1937), que representa uma dispersão por difusão aleatória incluindo um crescimento populacional logístico (Skellam, 1951). O modelo de Fisher tem sido usado para fazer previsões da faixa de expansão usando dados em micro-escala de movimentos individuais para uma variedade de animais, representando particularmente bem a dispersão de algumas espécies como borboletas, ratos silvestre entre outros (Okubo et al., 1989; Andow et al., 1990).

Quando os animais são orientados na direção de um estímulo ou são carregados por vento ou água, o termo de convecção é adicionado ao modelo de Fisher ou de Skellam. Assim, um modelo capaz de incorporar este tipo de comportamento é descrito por uma equação do tipo convecção-difusão-reação com termos, eventualmente, não lineares.

A solução de um problema do tipo convecção-difusão-reação pode ter carácter bastante distinto dependendo dos parâmetros do problema. A existência de soluções analíticas são restritas a poucas situações. Algumas delas são apresentadas em (Petrovskii e Li, 2003). Assim, soluções numéricas podem ser uma importante ferramenta no estudo de fenômenos de dispersão como ocorre nos casos de invasão de espécies.

O objetivo de qualquer método numérico é discretizar o problema contínuo de interesse para obter um problema discreto ou um sistema de equações com um número finito de incógnitas. O método clássico para a resolução de equações diferenciais parciais é o método das diferenças finitas (MDF) onde as derivadas são aproximadas por diferenças que envolvem os valores (incógnitas) em certos pontos do domínio. Apesar de não ser muito utilizado o MDF é o mais frequentemente usado na modelagem numérica de problemas ecológicos (Lewis e Kareiva, 1993; Carbonel e Valentin, 1999; Gaylord e Gaines, 2000). Entretanto, a metodologia utilizada nesta dissertação é baseada no método dos elementos finitos (MEF) para resolver a equação não-linear de convecção-difusão-reação que modela a dispersão de uma única espécie.

O primeiro passo para resolver uma dada equação diferencial pelo método dos elementos finitos é reformular o problema (denominado forma forte ou problema forte) numa forma variacional equivalente (forma fraca ou problema fraco). Em seguida, a partir dos requisitos de precisão e da forma variacional, os espaços de dimensão finita são construídos usando polinômios de suporte compacto. Tal metodologia, além de possuir sólidos fundamentos matemáticos permite tratar, mais facilmente que o MDF, geometrias complicadas, condições de contorno e propriedades variáveis e/ou não lineares (Johnson, 1990; Hughes, 2000).

Assim, desenvolve-se neste trabalho uma metodologia numérica para resolver problemas de dispersão de uma única espécie num domínio uni-dimensional que utiliza o método dos elementos finitos estabilizados para uma discretização espacial e o método das diferenças finitas Crank-Nicolson para a discretização temporal. A reação de dependência da densidade nos fenômenos de convecção, na dinâmica vital e no coeficiente de difusão existente nas situações tratadas insere não linearidades no modelo e pode ter um grande impacto na qualidade da aproximação numérica obtida. Assim, para linearizar a EDP que governa a dispersão dos indivíduos utiliza-se o método de Newton. Dessa forma, as soluções numéricas foram obtidas e pôde-se demonstrar a precisão do método a partir de comparações feitas com a solução analítica em algumas situações.

Este trabalho encontra-se organizado da seguinte forma: no capítulo 1 são introduzidos os conceitos de dependência espacial e as equações diferenciais parciais que descrevem a dinâmica de populações (uma espécie) em meios espacialmente heterogêneos. Neste contexto, a equação de conservação é derivada e estabelecida como o modelo contínuo geral que descreve a distribuição da densidade populacional de uma espécie. Alguns modelos que descrevem possíveis fluxos e funções de crescimento populacionais são descritos.

O problema da invasão biológica é apresentado no capítulo 2. São descritos alguns modelos clássicos usados em problemas dessa natureza.

O capítulo 3 apresenta uma metodologia numérica para resolver a classe de problemas populacionais que são modelados por equações do tipo convecção-difusão-reação, nas quais a velocidade de convecção, o coeficiente de difusão e o termo de reação dependem da densidade populacional, tornando-as fortemente não lineares.

Esta metodologia consiste na utilização de métodos de elementos finitos estáveis e o método de Crank-Nicolson na discretização temporal para a obtenção da solução aproximada, juntamente com o método de Newton para linearizar o problema.

No capítulo 4 são apresentadas diversas simulações de problemas de dispersão animal usando a metodologia desenvolvida no capítulo 3. O primeiro problema tratado foi o de homing de pássaros no qual se verifica que a simples equação de difusão não é capaz de modelar a dispersão, sendo necessária a inclusão da função de crescimento

Malthusiano como termo de reação (modelo de Skellam).

O segundo problema tratado refere-se ao problema de dispersão numa região na qual existe um ponto para o qual os indivíduos são atraídos. Além disso, incluiu-se a dependência da pressão populacional sobre o coeficiente de difusão, tornando o problema não linear.

No capítulo 4 também apresentam-se problemas de dinâmica populacional que descrevem a propagação de frentes populacionais que representam a invasão ou recuo de uma espécie em relação a um ambiente. Nesta situação são modeladas migrações causadas por fatores ambientais (independentes da densidade) e por mecanismos biológicos (dependentes da densidade) e o crescimento populacional sujeito ao efeito Allee. Analisando o comportamento da solução com base numa série de experimentos numéricos para uma larga faixa de parâmetros pôde-se observar sob quais condições é possível impedir um processo de invasão (Almeida et al., 2004; Delphim et al., 2004).

Assim, na seqüência deste trabalho passaremos a desenvolver o tema de dissertação proposto que, resumidamente, consistiu em desenvolver, estudar e aplicar uma metodologia numérica para a resolução de problemas de dinâmica populacional influenciados por fatores dependentes da densidade.

# Capítulo 1

## Dinâmica Populacional

A modelagem adotada neste trabalho pressupõe a satisfação de duas hipóteses *a priori*. A primeira é que a distribuição da espécie no tempo e no espaço pode ser aproximada por funções de derivadas suaves. A segunda é que a evolução destas funções ocorre de forma determinística. É claro que as populações biológicas não se distribuem continuamente no espaço. Entretanto, se a escala espacial utilizada é grande quando comparada ao tamanho do indivíduo e ao espaçamento entre indivíduos, a hipótese de continuidade espacial passa a ser razoável.

Com o tempo, ocorre aproximações semelhantes: espera-se que a variação da distribuição ao longo do tempo seja gradual o suficiente para que seja considerada continuamente diferenciável no tempo. Assim, a cada instante de tempo, existirão indivíduos em todos os estágios de maturidade. Eventualmente pode ser importante



distinguir os indivíduos por estágios, o que pode ser feito nomenando-os como *espécies* diferentes. Tal estrutura etária não foi considerada neste trabalho.

Estas hipóteses são mais razoáveis quando a população é grande, valendo também para a hipótese determinística. Neste contexto, a aleatoriedade está de certa forma diluída na população grande. Entretanto, a modelagem determinística a tempo contínuo não é sempre feita em grandes populações ou em escala de tempo de muitas gerações. Então, o conhecimento biológico é vital para determinar a validade do modelo (Fife, 1979).

Neste Capítulo, descreve-se como as equações diferenciais parciais (EDP's) modelam processos de dinâmica populacional espacialmente dependentes e por qual procedimento elas podem ser construídas de forma que sejam aceitáveis tanto matematicamente quanto fisicamente. Observa-se que sob hipóteses apropriadas o movimento pode ser representado por equações de conservação ou balanço, que são amplamente utilizadas em descrições matemáticas de problemas em diversos ramos da ciência.

## 1.1 Equação de Balanço populacional

Existem basicamente dois mecanismos diferentes responsáveis pela variação da densidade da população de um organismo: um associado a processos locais, como nascimentos, mortes e predação, e o outro está associado à redistribuição da população no espaço devido ao movimento de seus indivíduos. A dispersão de uma espécie

biológica em uma região qualquer, descrita matematicamente por um subconjunto  $\Omega \subset \mathbb{R}^n$  aberto, conexo limitado com fronteira suficientemente regular  $\Gamma$ , é determinada por funções do vetor posição  $\mathbf{x}$  e do tempo  $t$ . Define-se:

- $C(\mathbf{x}, t)$  como a densidade populacional (o número de indivíduos por unidade de volume em  $\mathbf{x}$  no tempo  $t$ );
- $V(\mathbf{x}, t)$  como a velocidade de dispersão (a velocidade média na qual indivíduos se movem de um ponto a outro no espaço num dado intervalo de tempo);
- $\sigma(\mathbf{x}, t)$  como a taxa de crescimento da população por unidade de volume (o resultado final entre a natalidade e mortalidade no grupo).

$C, V$  e  $\sigma$  devem ser consistentes com a seguinte lei de balanço populacional: Para todo domínio  $\Omega$  e em todo tempo  $t$ ,

$$\frac{d}{dt} \int_{\Omega} C d\Omega + \int_{\Gamma} CV \cdot \mathbf{n} d\Gamma = \int_{\Omega} \sigma C d\Omega \quad , \quad (1.1)$$

onde  $\mathbf{n}$  é o vetor unitário normal voltado para fora do contorno  $\Gamma$ . Esta equação expressa o seguinte princípio básico de balanço num dado tempo  $t$ :

$$\{\text{Taxa de variação populacional}\} + \{\text{variação do fluxo de indivíduos através de } \Gamma\} = \{\text{Taxa de crescimento populacional em } \Omega\}.$$

A integral de superfície em (1.1) pode ser facilmente convertida numa integral de volume usando o teorema da divergência de Gauss, isto é,

$$\int_{\Gamma} CV \cdot n d\Gamma = \int_{\Omega} \operatorname{div}(CV) d\Omega, \quad (1.2)$$

onde  $\operatorname{div}(\cdot)$  expressa o operador divergente tal que  $\operatorname{div} W = \nabla \cdot W$ , onde  $\nabla$  denota o operador gradiente. O vetor  $CV = J$  é o fluxo de indivíduos e seu divergente representa a tendência das partículas deixarem um determinada posição. Substituindo (1.2) em (1.1) obtém-se

$$\int_{\Omega} \left\{ \frac{\partial C}{\partial t} + \operatorname{div} J - \sigma C \right\} d\Omega = 0. \quad (1.3)$$

Considerando o integrando suficientemente regular, a seguinte equação é localmente satisfeita:

$$\frac{\partial C}{\partial t} = -\operatorname{div} J + \sigma C. \quad (1.4)$$

A equação (1.4) é chamada *equação diferencial de balanço de massa* ou *equação da continuidade* ou ainda *equação da conservação de massa*.

A resolução de (1.4) pressupõe a definição das equações constitutivas para o fluxo, e para a função de crescimento populacional que caracterizam a espécie estudada e o meio onde se dispersa.

## 1.2 Equações Constitutivas

### 1.2.1 Fluxo Populacional

O fluxo  $J$  depende essencialmente das propriedades do movimento. Em geral, o fluxo pode ser decomposto em componentes aleatórios e determinísticos. Os componentes aleatórios são relacionados ao movimento aleatório dos próprios indivíduos, e podem ser incluídos no processo de difusão. Os demais componentes, depois da exclusão de sua parte aleatória, não são diretamente relacionados a difusão mas também atuam na mudança da distribuição espacial da população.

A forma mais simples de fluxo é aquela em que o movimento dos indivíduos pode ser considerado aleatório. Assumindo a difusão como um componente aleatório podemos obter diversas formas para o fluxo. Em termos de aleatoriedade, difusão pode ser então definida como "*um fenômeno basicamente irreversível pelo qual matéria, grupo de partículas, populações, etc, espalham-se em um dado espaço de acordo com o movimento aleatório individual*" (Okubo et al., 1989). O termo irreversível deve ser interpretado num sentido probabilístico.

#### Caminho Aleatório

O ponto de partida da teoria de difusão é o modelo do caminho aleatório no qual cada indivíduo percorre uma certa distância  $\lambda$  em uma direção num curto espaço de tempo  $\tau$ . Este movimento aleatório é dito ser simples ou isotrópico se a probabilidade de movimento é a mesma para qualquer direção e não depende da posição (Spitzer,

1976).

Sem perda de generalidade adotaremos apenas a variação em uma das direções do vetor posição  $\mathbf{x}$ . Considere que depois de um tempo  $\tau$ , uma dada população espalha-se de forma isotrópica, ou seja, metade percorre uma distância  $\lambda$  para a direita da origem e metade move-se a mesma distância para a esquerda. Pressupõe-se que não se sabe qual direção o indivíduo percorreu a distância  $\lambda$  no tempo anterior. No próximo intervalo de tempo  $\tau$ , cada indivíduo move-se uma distância  $\lambda$  para a direita ou esquerda da posição atual, cada alternativa com a probabilidade  $1/2$ , independente do movimento anterior. Então, em  $2\tau$ ,  $1/4$  da população anda realmente uma distância  $2\lambda$  para a direita ou esquerda da origem, enquanto  $1/2$  da população retorna a origem. Após  $n\tau$  tempos passados, cada indivíduo ocupa um dos pontos do espaço e a distribuição populacional espacial não é uniforme (Okubo et al., 1989). O movimento dos indivíduos, como descrito anteriormente, está esquematicamente representado na figura (1.1).

Considerando a equação que governa a estatística de um indivíduo e definindo-se a probabilidade de um indivíduo solto na origem em  $t=0$  alcançar um ponto  $x$  num tempo  $t$  por  $p(x,t)$ , num intervalo de tempo  $t + \tau$ , o indivíduo foi para um dos pontos  $x - \lambda$  ou  $x + \lambda$ . Se chamarmos de  $\alpha$  a probabilidade do indivíduo se mover para a direita numa unidade de tempo  $\tau$ , e de  $\beta$  a probabilidade do indivíduo se mover para a esquerda ( $\alpha + \beta = 1$ ), então :

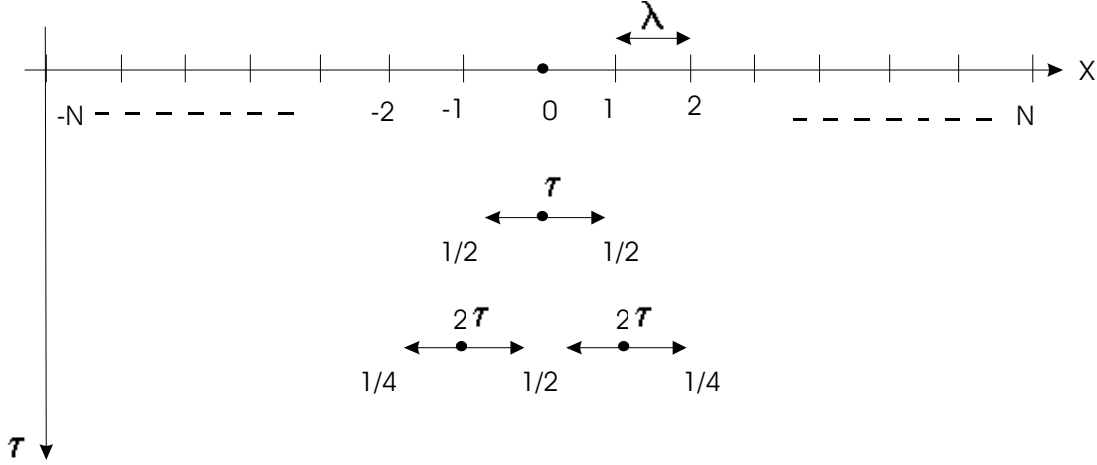


Figura 1.1: Modelo de Caminho Aleatório (caso uni-dimensional).

$$p(x, t) = \alpha p(x - \lambda, t + \tau) + \beta p(x + \lambda, t + \tau). \quad (1.5)$$

Assume-se que  $\lambda$  e  $\tau$  são pequenos se comparados com  $x$  e  $t$ , respectivamente, de modo que  $p(x - \lambda, t + \tau)$  e  $p(x + \lambda, t + \tau)$  possam ser expandidos em série de Taylor em  $x$  e  $t$ , isto é,

$$p(x - \lambda, t - \tau) = p(x, t) - \lambda \frac{\partial p}{\partial x} - \tau \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\lambda^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \lambda \tau \frac{\partial^2 p}{\partial x \partial t} + \frac{\tau^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial t^2} + \dots \quad ; \quad (1.6)$$

$$p(x + \lambda, t - \tau) = p(x, t) + \lambda \frac{\partial p}{\partial x} - \tau \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\lambda^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} - \lambda \tau \frac{\partial^2 p}{\partial x \partial t} + \frac{\tau^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial t^2} + \dots \quad . \quad (1.7)$$

Todas as derivadas do lado direito são avaliadas em  $(x,t)$ . Se (1.6) e (1.7) são substituídas em (1.5), obtém-se

$$p(x,t) = (\alpha + \beta)p(x,t) - (\alpha - \beta)\lambda \frac{\partial p}{\partial x} - (\alpha + \beta)\tau \frac{\partial p}{\partial t} + (\alpha + \beta) \frac{\lambda^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + (\alpha - \beta)\lambda\tau \frac{\partial^2 p}{\partial x \partial t} + (\alpha + \beta) \frac{\tau^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial t^2} + \dots \quad (1.8)$$

Definindo  $\alpha - \beta \equiv \varepsilon$  em (1.8), onde  $\varepsilon = 0$  caracteriza o caminho isotrópico e  $\varepsilon \neq 0$  o caminho em que uma das direções é preferencial, ou seja, o caminho não isotrópico, obtém-se:

$$0 = -\varepsilon\lambda \frac{\partial p}{\partial x} - \tau \frac{\partial p}{\partial t} + \frac{\lambda^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \varepsilon\lambda\tau \frac{\partial^2 p}{\partial x \partial t} + \frac{\tau^2}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial t^2} + \dots, \quad (1.9)$$

ou, da mesma forma,

$$\frac{\partial p}{\partial t} = -\frac{\lambda\varepsilon}{\tau} \frac{\partial p}{\partial x} + \frac{\lambda^2}{2\tau} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \lambda\varepsilon \frac{\partial^2 p}{\partial x \partial t} + \frac{\tau}{2} \frac{\partial^2 p}{\partial t^2} + \dots, \quad (1.10)$$

onde os parâmetros  $\lambda, \tau$  e  $\varepsilon$  são assumidos constantes.

Agora, assume-se que estes parâmetros tendem a zero e ainda que considera-se o caso particular do caminho isotrópico ( $\varepsilon = 0$ ). Antes, entretanto, assume-se que  $\tau$  é pequeno, e  $\lambda$  e  $\varepsilon$  são da mesma ordem de grandeza que  $\tau^{1/2}$ . Em outras palavras, o segundo termo do lado direito de (1.10) passa a ser definido por

$$\lim_{\lambda, \tau \rightarrow 0} \frac{\lambda^2}{2\tau} = D. \quad (1.11)$$

Como os demais termos do lado direito de (1.10) convergem para zero, a seguinte

equação é obtida:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}. \quad (1.12)$$

Esta equação é denominada **equação de difusão para caminho aleatório**, resultante do processo de limite considerado, onde a constante  $D$  é denominada coeficiente de difusividade ou simplesmente difusividade, representando o grau de aleatoriedade do movimento (quão *móveis* são os indivíduos). Se  $p$  é multiplicado pelo número total de indivíduos por unidade de volume, a concentração de indivíduos  $C$  é obtida.

Comparando as expressões (1.12) e (1.4) e generalizando para domínios multi dimensionais obtém-se a expressão do fluxo para o caminho aleatório:

$$J = -D\nabla C. \quad (1.13)$$

Uma outra expressão para o fluxo foi obtida pelo fisiologista Adolph Fick (1855), um dos primeiros a estudar o processo de difusão através de membranas biológicas, representando os casos em que o mecanismo de transporte é governado somente pela diferença de concentração.

### **Lei de Fick**

De acordo com a lei de Fick, a quantidade de um material transportada através de uma unidade de área na direção normal numa unidade de tempo (fluxo  $J$ ) é proporcional ao gradiente de concentração do material, isto é,



$$J = -D\nabla C. \tag{1.14}$$

O sinal negativo indica que o fluxo ocorre dos locais de alta concentração para os de baixa concentração. Se a difusividade  $D$  é definida apropriadamente, a equação (1.14) fornece o mesmo resultado que o modelo de caminho aleatório isotrópico (1.13). Logo, a difusão Fickiana é aplicável somente para um fenômeno de difusão que corresponde ao caminho aleatório quando  $\lambda$  e  $\tau$  são pequenos se comparados com  $x$  e  $t$ , respectivamente (domínio do continuum).

As expressões (1.13) e (1.14) constituem a teoria básica de dispersão aleatória de populações biológicas. Entretanto, Skellam, o fundador da teoria da biodifusão, enfatizou a necessidade de formulação de modelos mais realistas que levassem em conta interações entre indivíduos, estímulos e resposta animal ao comportamento (Skellam, 1973; Skellam e Jeffers, 1972). Um modelo desse tipo poderia ser obtido, por exemplo, tornando os parâmetros do movimento do indivíduo,  $\lambda$  e  $\tau$ , variáveis em função do espaço e do tempo de acordo com cada fator de heterogeneidade de estímulo e ambiente, escolha do habitat e variação no comportamento em geral. Assim, segundo Skellam, o processo de dispersão não pode ser considerado puramente aleatório, já que existem espécies para as quais uma porção do espaço é preferida para o uso e há elementos de escolha do local. Além disso, existem investigações experimentais do fenômeno de dispersão animal (Dobzhansky e Wright, 1943,1947; Morisita,1952,1954,1971) que

indicam a inclusão, na modelagem da difusão biológica, do conceito de interações de forças. Enfatizam, portanto, que um modelo de dispersão deve considerar a ação de forças entre os indivíduos e não devem ser limitados ao simples caminho aleatório. Estas forças ao longo do tempo criam um fluxo populacional.

Quando heterogeneidade de estímulo e ambiente produzem uma resposta no indivíduo, a probabilidade de movimento numa direção específica aumenta e o caminho aleatório associado é acompanhado pela advecção, que se deve a interferência destes fatores no fluxo advindo apenas pela difusão. Alguns destes aspectos serão expostos a seguir.

### Modelo Estendido de Caminho Aleatório

Uma extensão do modelo de caminho aleatório (Okubo e Levin, 2001) pode ser obtida para o caso de comportamentos não isotrópicos fazendo  $\varepsilon \neq 0$  em (1.10). Assim, tomando-se o limite no primeiro termo de (1.10),

$$\lim_{\lambda, \tau \text{ e } \varepsilon \rightarrow 0} \frac{\lambda \varepsilon}{\tau} = v, \quad (1.15)$$

obtemos a seguinte expressão

$$\frac{\partial p}{\partial t} = -v \frac{\partial p}{\partial x} + D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}. \quad (1.16)$$

Nesta situação, o fluxo é expresso genericamente por

$$J = Cv - D\nabla C. \quad (1.17)$$

## Modelo de Patlak

Patlak em (1953) desenvolveu uma versão estendida do modelo de caminho aleatório, considerando correlações entre passos sucessivos, comportamentos não isotrópicos (heterogeneidade) e forças externas. Além disso, assumiu tanto a velocidade como o intervalo de tempo do passo de cada indivíduo variáveis. Assim, neste modelo o fluxo tem a seguinte expressão:

$$J = u_d C - D \nabla C. \quad (1.18)$$

onde  $u_d$  é a velocidade de difusão. Exemplos de movimentos não isotrópicos também podem ser obtidos observando-se o comportamento de alguns organismos que realizam movimentos estimulados por fatores físicos ou químicos chamados **taxia**<sup>1</sup> ou **cinese**<sup>2</sup>, que determinam a forma pela qual um organismo é hábil para escolher seu habitat durante o processo de dispersão.

O estudo matemático de movimentos estimulados é feito usualmente em termos de equações diferenciais parciais para fluxo de populações ou densidade de probabilidade e de equações diferenciais ordinárias para densidade no tempo (Patlak, 1953; Nossal e Weiss, 1989; Alt, 1980; Okubo e Levin, 2001; Othmer e Alt, 1988).

Porém, também existem outras abordagens como algoritmos de busca em uma área

---

<sup>1</sup>Taxia: Movimento no qual os organismos são atraídos ou repelidos de uma fonte de estímulo. A *taxia* é nomeada de acordo com o agente estimulante. Exemplos: *fototaxia* (luz), *quimiotaxia* (agente químico), *tignotaxia* (tato), *reotaxia* (correntes de água), etc.

<sup>2</sup>Cinese (do grego *kinesis* = movimento): movimentos que o organismo executa, após receber um estímulo, que não são orientados no sentido ou para longe da fonte de estímulo, ao contrário da *taxia*.

restrita, utilizadas nos casos em que animais respondem a alto nível de atrator ambiental girando mais freqüentemente ou movendo-se mais lentamente (Smith, 1974; Kareiva e G.Odell, 1987; Ducas e Real, 1993; Veit et al., 1993, 1994) e tática direcional ou algoritmos cinéticos usadas em casos nos quais animais respondem diretamente a gradientes de atração positiva girando menos ou movendo-se mais rapidamente (Keller e L.A.Segel, 1971; Segel, 1978; Murray, 1989; Tranquillo e W.Alt, 1990).

Movimentos de micro-organismos, como bactérias (Berg e Brown, 1974; Tyson et al., 1989; Rubi now et al., 1981; Tranquillo e W.Alt, 1990; Mitchell et al., 1991), leucócitos (Alt, 1980) e insetos (Kareiva e G.Odell, 1987; Odendaal et al., 1988) foram descritos com impressionante nível de detalhes. Entretanto, em sua maior parte, estas descrições não abrangem a descrição do fluxo populacional de tais espécies.

Uma abordagem lógica consiste em especificar os coeficientes de difusividade e o campo de advecção em termos estatísticos pois são facilmente comparáveis a observações empíricas. Desta forma, o modelo de probabilidade de transição apresentado a seguir pode ser considerado (Skellam, 1973).

### **Modelo Probabilidade de Transição**

O modelo de probabilidade de transição (Okubo e Levin, 2001) descreve o fluxo de indivíduos movendo-se numa linha. A probabilidade de transição em geral depende

de condições em cada ponto e entre eles, conforme esquematizado na figura (1.2).

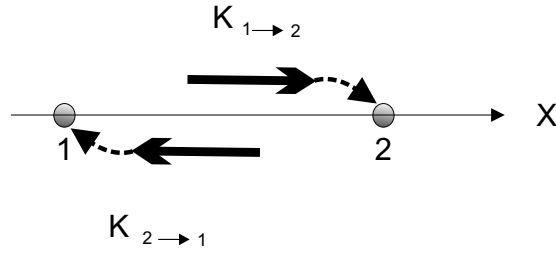


Figura 1.2: Modelo de Probabilidade de Transição.

Consideremos as densidades nos pontos 1 e 2 no tempo  $t$  como  $C(1,t)$  e  $C(2,t)$ , respectivamente. Definindo a probabilidade de transição de um indivíduo se mover do ponto 1 ao 2 num pequeno intervalo de tempo  $\tau$  por  $k_{1 \rightarrow 2}$ , a concentração populacional no tempo  $\tau$  é dada por

$$k_{1 \rightarrow 2}C(1, t) - k_{2 \rightarrow 1}C(2, t).$$

Se a distância entre os dois pontos é  $\lambda$ , então o fluxo populacional entre eles é dado por:

$$J = \frac{\lambda^2}{\tau} \frac{k_{1 \rightarrow 2}C(1, t) - k_{2 \rightarrow 1}C(2, t)}{\lambda}. \quad (1.19)$$

Neste modelo, pode-se destacar três situações de transição.

### 1. Transição Neutra

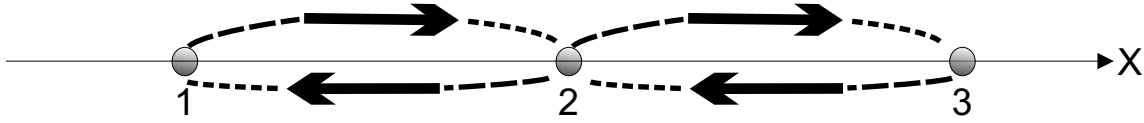


Figura 1.3: Transição Neutra.

Conforme esquematizado na figura (1.3), na transição neutra as probabilidades de transição são assumidas iguais, ambas dependendo da média entre os dois pontos, isto é,

$$k_{1 \rightarrow 2} = k_{2 \rightarrow 1} = k(1; 2), \quad (1.20)$$

sendo, então, o fluxo dado por

$$J = \frac{\lambda^2}{\tau} k(1; 2) \frac{C(1, t) - C(2, t)}{\lambda}. \quad (1.21)$$

Na situação limite na qual  $\lambda$  e  $\tau \rightarrow 0$ , obtém-se

$$J = -D(x) \frac{\partial C(x, t)}{\partial x}, \quad (1.22)$$

e, generalizando para domínios multi dimensionais,

$$J = -D \nabla C, \quad (1.23)$$

em que  $D = \lim_{\lambda, \tau \rightarrow 0} \frac{\lambda^2}{\tau} k(1; 2)$ .

Esta é essencialmente a expressão Fickiana para fluxo. Como a probabilidade de transição depende do estado médio entre os dois pontos (*transição neutra*), esta

formulação pode ser apropriada em alguns casos de difusão biológica quando o fluxo está sempre direcionado da alta concentração para baixa concentração.

## 2. Transição Repulsiva

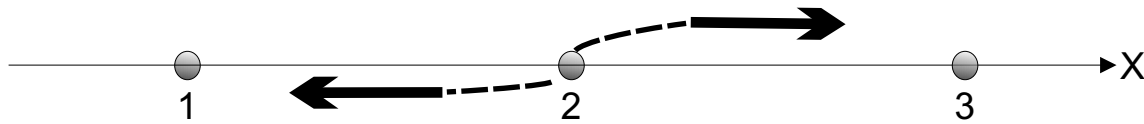


Figura 1.4: Transição Repulsiva.

Neste caso a probabilidade de transição, conforme figura (1.4), depende somente de condições no ponto de partida, isto é,

$$k_{1 \rightarrow 2} = k(1), \quad k_{2 \rightarrow 1} = k(2). \quad (1.24)$$

Assim, o fluxo é determinado por

$$J = \frac{\lambda^2}{\tau} \frac{k(1)C(1, t) - k(2)C(2, t)}{\lambda}, \quad (1.25)$$

sendo que, no limite, quando com  $\lambda$  e  $\tau \rightarrow 0$ , tem-se

$$J = -\frac{\partial}{\partial x} \{D(x)C(x, t)\}, \quad (1.26)$$

ou, genericamente,

$$J = -\nabla(DC), \quad (1.27)$$

onde  $D = \lim_{\lambda, \tau \rightarrow 0} \frac{\lambda^2}{\tau} k(1)$ .

Na transição repulsiva obtém-se também uma expressão para fluxo com a difusividade espacialmente variável, sendo que a probabilidade de transição depende somente do estado no ponto de partida e não do estado médio entre os dois pontos como no caso anterior. Certos tipos de biodifusão animal e dispersão são melhor manipulados em termos de *transição repulsiva* por dependerem somente das condições no ponto de partida. Neste caso, o fluxo também pode ser escrito como

$$J = -\frac{\partial D}{\partial x}C - D\frac{\partial C}{\partial x} \equiv u_d C - D\frac{\partial C}{\partial x}, \quad (1.28)$$

ou, genericamente,

$$J = u_d C - D\nabla C. \quad (1.29)$$

Pode-se relacionar este fluxo à difusão Fickiana acrescida de uma advecção ocorrendo na direção de decrescimento da repulsão.

### 3. Transição Atrativa

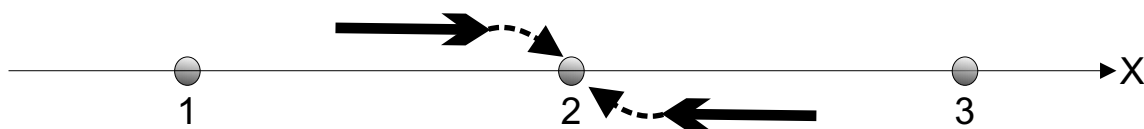


Figura 1.5: Transição Atrativa.

Neste caso a probabilidade de transição depende de condições no ponto de



chegada conforme esquematizado na figura (1.5), isto é,

$$k_{1 \rightarrow 2} = k(2), \quad k_{2 \rightarrow 1} = k(1). \quad (1.30)$$

Nesta situação, o fluxo é modelado por

$$J = \frac{\lambda^2 k(2)C(1, t) - k(1)C(2, t)}{\tau \lambda}, \quad (1.31)$$

o qual, no limite quando  $\lambda$  e  $\tau \rightarrow 0$ , é dado por

$$J = -D^2(x) \frac{\partial}{\partial x} \left\{ \frac{C(x, t)}{D(x)} \right\}, \quad (1.32)$$

onde  $D = \lim_{\lambda, \tau \rightarrow 0} \frac{\lambda^2}{\tau} k(2)$ .

Novamente uma expressão para fluxo com difusividade variando espacialmente é obtida, só que aplicável somente em casos onde a probabilidade depende somente do estado no ponto de chegada. A expressão do fluxo neste caso pode ser escrita como

$$J = \frac{\partial D}{\partial x} C - D \frac{\partial C}{\partial x} \equiv u_d C - D \frac{\partial C}{\partial x}, \quad (1.33)$$

ou, genericamente,

$$J = u_d C - D \nabla C. \quad (1.34)$$

Esta expressão pode ser entendida como fluxo Fickiano com uma advecção adicional efetiva na direção do aumento da atração. Percebe-se que nos casos de

transição atrativa e repulsiva, o fluxo não é necessariamente direcionado da região de alta concentração para a região de baixa concentração.

Nos três casos anteriormente descritos, podemos observar que o fluxo pode ser **não linear** na sua relação de dependência com a densidade.

Usando argumentos da mecânica do continuum, Gurtin e McCammy (1977) concluíram que a equação constitutiva que descreve o fluxo populacional é necessariamente não-linear, corroborada pela evidência de que para muitas espécies a migração para evitar superpopulações é a causa principal de dispersão, ao invés de movimento aleatório. Isto acontece mesmo que a região para onde se dispersam seja um habitat considerado menos favorável.

## 1.2.2 Função de Crescimento

De uma forma geral os modelos de dinâmica populacional com população homogeneamente distribuída no espaço, podem ser expressos da seguinte forma:

$$\frac{dC}{dt} = \sigma C, \quad (1.35)$$

onde  $\sigma$  é a taxa intrínseca de crescimento populacional. Para apresentarmos alguns dos diversos modelos de dinâmica local, adotaremos nessa seção a hipótese de homogeneidade espacial descrita em (1.35).

Segundo (Odum, 1931) algumas populações tendem a ser auto-limitadas porque a taxa de crescimento diminui conforme a densidade aumenta. Tais populações tendem a nivelar a densidade antes da saturação e o seu crescimento populacional pode ser dito como sendo *dependente da densidade*. Outras populações não são auto-limitantes mas tendem a crescer em progressão geométrica a menos, ou até, que sejam freadas por fatores externos à população. Tais populações podem exaurir suas próprias fontes de energia e as do habitat onde se encontram. Seu crescimento populacional pode ser dito como sendo *independente da densidade*, pelo menos até que a densidade se torne muito grande. Quando fracamente reguladas por fatores externos, estas espécies são sujeitas a grandes oscilações na densidade e podem, eventualmente, atingir uma densidade em que sejam capaz de gerar dano econômico ou a saúde humana. Um terceiro tipo de

relação entre a densidade e a taxa de crescimento pode ser descrito como ocorrendo em algumas espécies em que a taxa de reprodução é maior em densidade intermediária do que na densidade baixa ou na alta. Ou seja, tanto a falta como o excesso são limitantes. Este padrão é chamado de *tipo de crescimento de Allee* ou *efeito Allee* (Courchamp et al., 1999). A figura (1.6) expõe de maneira genérica estas três funções de crescimento populacionais clássicas.

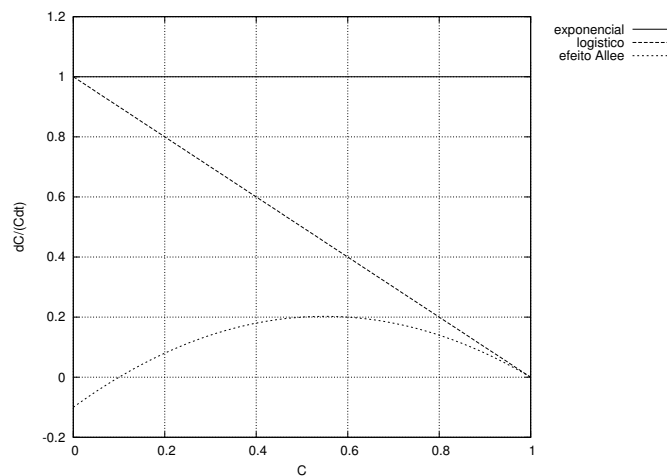


Figura 1.6: funções de crescimento exponencial, logístico e efeito Allee.

O conceito de dependência da densidade foi primeiro descrito por Smith (1935) e modelado por Howard e Fiske (1985). Em geral se os efeitos da competição, predação ou outros fatores aumentam significativamente quando a densidade populacional aumenta, a ação é diretamente dependente da densidade. Se o efeito diminui, de uma forma mensurável com o aumento da densidade, a ação é inversamente dependente

da densidade. Se a ação não é correlacionada com a densidade, como o efeito letal do tempo (tempestades, ciclones etc), o fator é chamado independente da densidade porque elimina uma parcela da população independentemente da densidade (Gutierrez, 1996).

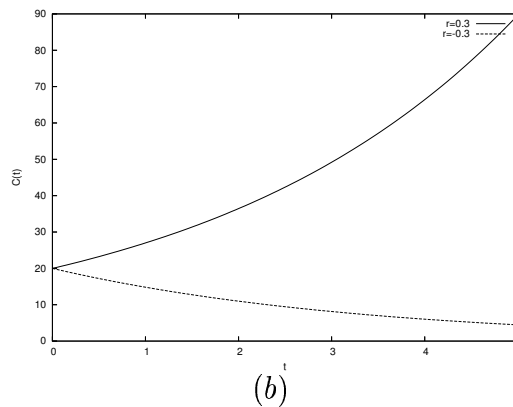
Desta forma, após esta breve introdução, descrevemos alguns modelos clássicos que fornecem os conceitos básicos de modelagem matemática da dinâmica temporal de populações.

### **Crescimento Exponencial**

Thomas Robert Malthus (1766-1834) desenvolveu o modelo denominado *modelo Malthusiano* em que considera-se que a taxa de crescimento da população é proporcional ao tamanho da mesma sendo a proporcionalidade determinada a partir da diferença, pressuposta constante, entre a taxa de natalidade e a taxa de mortalidade da população, a qual denotamos por  $r$ . O modelo de Malthus é matematicamente descrito como:

$$\frac{dC}{dt} = rC. \quad (1.36)$$

Se  $r > 0$ , a população cresce exponencialmente, e se  $r < 0$ , a população decai exponencialmente ao longo do tempo. Se  $r = 0$ , ou seja, se a taxa de natalidade for exatamente igual a taxa de mortalidade, a população permanecerá invariante ao longo do tempo. Este comportamento está descrito graficamente na figura (1.7a)



(a)

Figura 1.7: Modelo Malthusiano para  $r=0.3$  e  $r=-0.3$ . a) função de crescimento per-capita e b) densidade populacional por tempo para uma população inicial igual a 20.

Este modelo é uma primeira aproximação para o estudo da variação populacional. Tem como principal deficiência o fato de não considerar que a população se encontra em um sistema ecológico aberto e está sujeita a limitações de alimento, água, ar ou espaço e considerar as taxas de natalidade e mortalidade constantes.

Uma forma de tornar este modelo mais realista é incluir explicitamente na taxa de crescimento a taxa de natalidade  $\beta$  e a taxa de mortalidade  $\delta$  como funções do tempo, considerando por exemplo a sazonalidade e perturbações ambientais, isto é,

$$r = \beta(t) - \delta(t). \quad (1.37)$$

Este modelo é mais realista porque  $r$  raramente é constante, podendo depender de vários fatores como fertilidade, saúde da população, comida disponível, etc, fatores

estes que têm relação direta com as taxas de natalidade e de mortalidade.

O modelo Malthusiano descreve o crescimento de espécies que possuem crescimento exponencial. Contudo, experiências em laboratório e observações na natureza mostram que as populações podem exibir este tipo de crescimento por um curto período de tempo, a partir do qual elas usualmente apresentam limitações.

### **Crescimento Logístico**

Pierre François Verhulst (1804-1849) foi um matemático belga que generalizou o modelo Malthusiano, levando em conta o fato de que populações se deparam com competição intraespecífica enquanto crescem dentro de um ambiente fechado, e esta competição retarda a taxa de crescimento. A competição acontece quando um membro da população encontra qualquer outro membro e compete com ele por recursos como comida, terra, água, entre outros. Na realidade, apenas uma pequena fração dos encontros mencionados acontecem, e ainda, nos encontros que ocorrem, nem todos resultam em competição por recurso. Então, o novo componente de competição por recursos é um múltiplo do número possível de encontros  $\mu = \frac{r}{K}$  que reduzirá a taxa de crescimento, onde  $K$  é a capacidade de suporte. Assim, o modelo logístico é expresso por:

$$\frac{dC}{dt} = rC - \mu C^2, \quad (1.38)$$

ou

$$\frac{dC}{dt} = rC \left(1 - \frac{C}{K}\right). \quad (1.39)$$

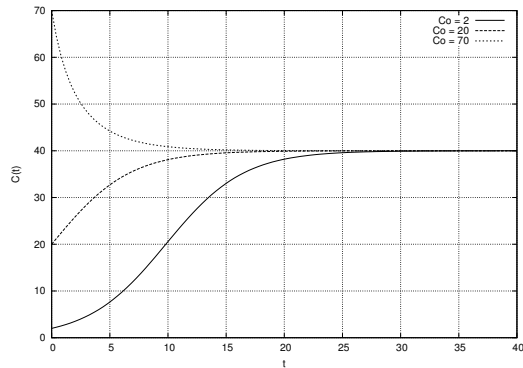


Figura 1.8: Soluções do modelo logístico para  $r=0.3$  e  $K=40$  para três condições iniciais diferentes.

A figura (1.8) apresenta a solução do modelo de Verhulst com  $r = 0.3$  e  $K = 40$  para três distintas condições iniciais. Observa-se que, quando  $C < K$ , para uma condição inicial ( $C_0$ ) menor que  $K$  e assumindo  $r > 0$ , a população cresce a uma taxa crescente até  $C(t) = \frac{K}{2}$ ; daí em diante, a população está sujeita à uma taxa decrescente até o valor limite  $C(t)=K$ . Para o caso em que a população inicial é maior que  $K$ ,  $C(t)$  é uma função monotonicamente decrescente até o valor limite  $C(t) = K$ .

A equação logística de Verhulst é também referida na literatura como a equação Verhulst-Pearl pois, apesar de ter sido introduzida por Verhulst, Pearl a utilizou com



grande êxito para aproximar o crescimento populacional nos Estados Unidos em torno de 1920.

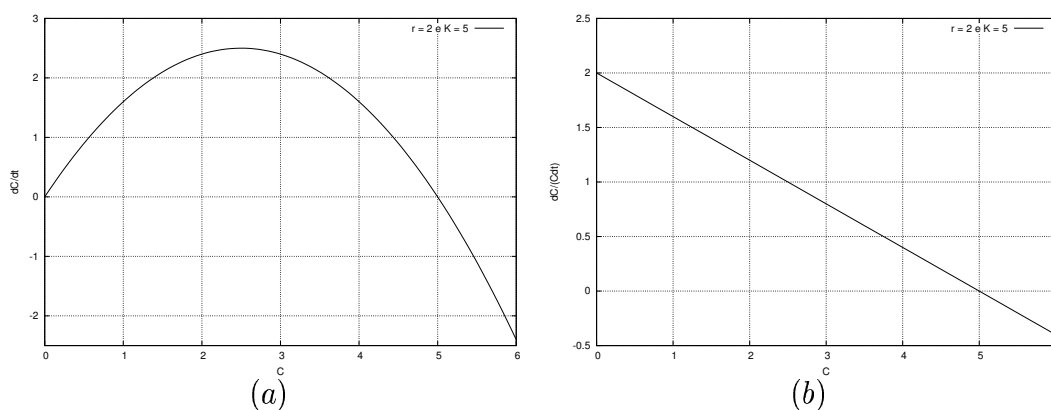


Figura 1.9: Modelo logístico para  $r=2$  e  $K=5$  a)função de crescimento populacional e b)função de crescimento per-capita.

As figuras (1.9a) e (1.9b) apresentam graficamente o comportamento da função de crescimento e função de crescimento per-capita, respectivamente para  $r = 2$  e  $K = 5$ .

As três principais características do crescimento logístico observáveis na figura (1.9) são:

1.  $\lim_{t \rightarrow \infty} C(t) = K$ , denotando que a população alcança seu limite superior denominado capacidade suporte;
2. a taxa de crescimento per-capita ( $\frac{dC}{Cdt}$ ), declina linearmente com o aumento populacional e alcança o mínimo zero em  $C = K$ ;
3. o ponto de inflexão da curva, que representa a variação da densidade populacional com o tempo (onde a taxa de crescimento é máxima)  $C_{inf}$ , é exatamente

a metade da capacidade suporte ( $C_{inf} = K/2$ ) e  $\max \left\{ \frac{dC}{dt} \right\} = rK/4$ .

Diversas contribuições sugerindo formas de crescimento alternativas foram publicadas tendo como base o trabalho original de Verhulst (1838) e de Pearl e Reed (1920). Dentre elas algumas que são utilizadas também em estudos de crescimento de massa corporal como por exemplo o trabalho de Von Bertalanffy (1938) que modificou a curva de crescimento logístico para compreender alguns metabolismos<sup>3</sup> simples baseados em razões fisiológicas e a utilizou para modelar o aumento de peso de peixes. Richards (1959) aproximou dados experimentais de plantas obtidos por Nelder (1961) através de uma generalização da curva de Von Bertalanffy que denominou *Equação Logística Generalizada*. A partir do trabalho de Richards (1959), outras generalizações surgiram buscando ampliar o potencial de modelagem de curvas baseadas no modelo logístico, como é o caso da *Equação Logística Genérica* desenvolvida por Turner et al.(1969; 1976). Estes três modelos serão sucintamente apresentados a seguir.

### **Modelo de Von Bertalanffy**

Ludwig von Bertalanffy (1901-1972), um dos fundadores da teoria geral dos sistemas, para quem o organismo é um todo maior que a soma das suas partes e a concepção orgânica é fundamental na compreensão dos processos em biologia, propôs

---

<sup>3</sup>Metabolismo: É o conjunto de transformações que as substâncias químicas sofrem no interior dos organismos vivos *fonte: <http://pt.wikipedia.org/wiki/Metabolismo>*.

a seguinte forma, que pode ser vista como um caso particular da equação diferencial de Bernoulli:

$$\frac{dC}{dt} = rC^{2/3} \left\{ 1 - \left( \frac{C^{1/3}}{K} \right) \right\}. \quad (1.40)$$

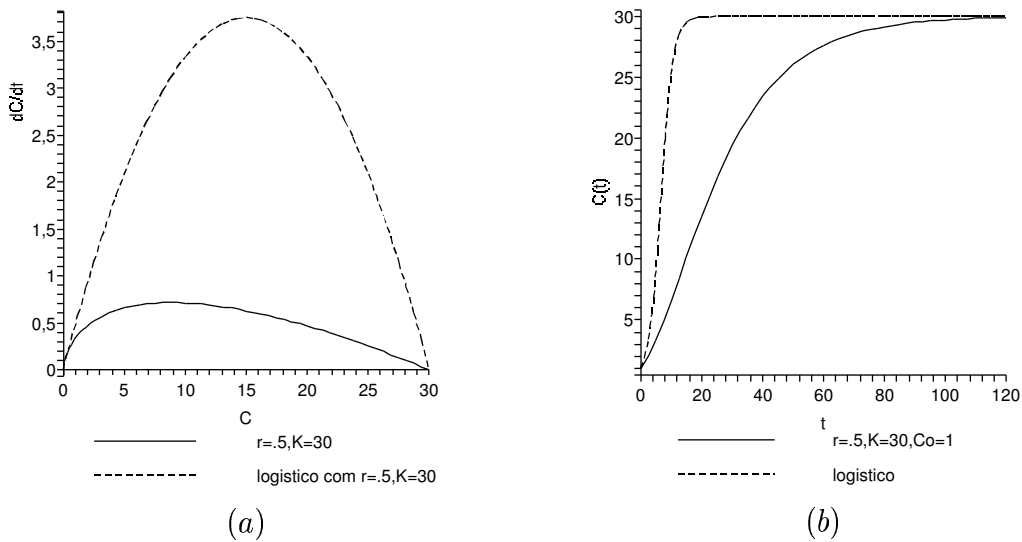


Figura 1.10: Modelo de Von Bertalanffy a) taxa de crescimento populacional por densidade populacional e b) densidade populacional por tempo.

A figura (1.10) descreve o comportamento do modelo de Von Bertalanffy em relação ao logístico de Verhulst.

### Modelo de Richards

(Richards, 1959) sugeriu a seguinte equação que também é um caso particular da equação diferencial de Bernoulli:

$$\frac{dC(t)}{dt} = rC \left[ 1 - \left( \frac{C}{K} \right)^\beta \right]. \quad (1.41)$$

Note que quando  $\beta = 1$ , (1.41) reduz-se a equação de crescimento de Verhulst (1.38); para  $\beta = 0$ , (1.41) reduz-se ao crescimento exponencial. Dividindo-se (1.41) por  $\beta$  com  $\beta \rightarrow 0$  obtém-se o modelo de Gompertz, que é usualmente utilizado para descrever o crescimento exponencial de uma população de células tumorais. A figura (1.11a) apresenta a função de crescimento de Richards com  $\beta = 0.25$ ,  $r = 0.5$  e  $K = 30$  comparada com a logística, enquanto na figura (1.11b) compara-se a solução do modelo de Richards para diferentes  $\beta$  com  $r = 0.5$  e  $K = 30$ .

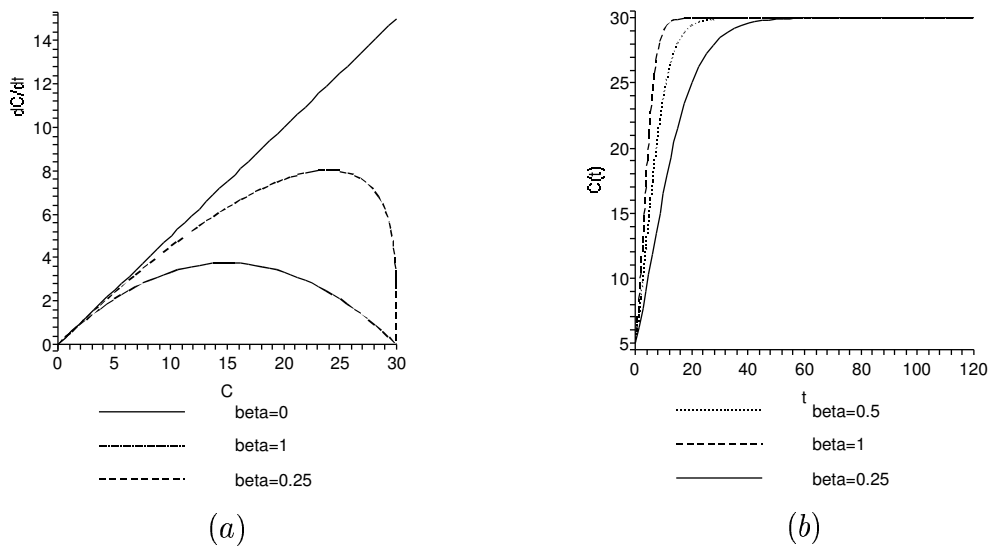


Figura 1.11: Modelo de Richards: a) taxa de crescimento populacional por densidade populacional e b) densidade populacional por tempo para  $r = 5$ ,  $K = 30$ ,  $C_0 = 5$  e vários valores de  $\beta$ .

## Equação Logística Genérica

A equação logística modificada por Turner et al. (1969, 1976), denominada função de crescimento genérico, pode ser expressa por:

$$\frac{dC}{dt} = rC^{1+b(1+g)} \left[ 1 - \left( \frac{C}{K} \right)^b \right]^g, \quad (1.42)$$

onde os expoentes  $b$  e  $g$  são positivos tais que a seguinte inequação é satisfeita

$$g < 1 + 1/b. \quad (1.43)$$

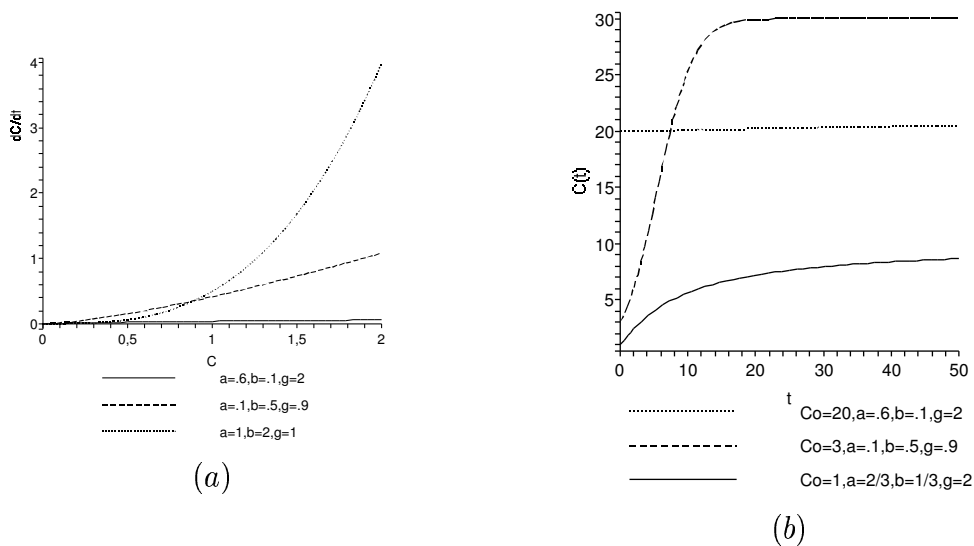


Figura 1.12: Equação logística genérica para  $r = 0.5$  e  $K = 30$ : a) taxa de crescimento populacional por densidade populacional e b) densidade populacional por tempo.

As características do modelo logístico genérico são apresentadas nas figuras (1.12a) e (1.12b) Apesar de Turner et al. (1976, 1969) terem proposto uma equação capaz de abranger diversos modelos derivados da equação de Verhulst, observa-se que o

modelo de Von Bertalanffy não pode ser obtido através de uma escolha de parâmetros adequados ( $a = 2/3, b = 1/3, g = 1$ ) em (1.42) porque tais valores violam a condição (1.43).

Dos tipos de crescimento presentes na figura (1.6), falta ainda descrever o terceiro tipo de crescimento populacional denominado efeito Allee que pode ser obtido através da equação logística de Verhulst (1.38) ponderando-a por uma relação dependente de um parâmetro extra ( $K_0$ ) produzindo assim a dependência inversa da densidade em pequenas populações (Courchamp et al., 1999).

### **Efeito Allee**

Allee (1931) observou que algumas espécies de animais ou plantas sofrem um decréscimo de taxa per-capita de crescimento quando suas populações alcançam tamanhos pequenos ou baixa densidade. Sob tais condições a taxa de crescimento pode ser zero ou até mesmo negativa. Este princípio tornou-se conhecido como efeito Allee (Hopf e Hopf, 1985) ou depensação (Myers et al., 1995).

Nestes casos a população possui uma taxa de reprodução maior em densidade intermediária do que na densidade baixa ou na alta. Em outras palavras tanto a falta como o excesso de indivíduos são fatores limitantes (Odum, 1931).

O efeito Allee refere-se estritamente a dependência inversa da densidade em baixas densidades.

Existem vários fatores capazes de gerar um efeito Allee em uma população. Estes fatores podem ser classificados em três principais categorias: perda de heterozigotidade, estocasticidade demográfica e redução de interações cooperativas (Lande, 1998). Pode-se citar como exemplos das três categorias (Courchamp et al., 1999): a manipulação genética de plantas; casos em que a configuração espacial dos indivíduos da população é tal que diminui a chance de acasalamento, e populações cuja eficácia das estratégias de caça envolvem uma quantidade mínima de indivíduos. Para todos estes e outros fenômenos a maior consequência do efeito Allee (forte) é a existência de uma densidade crítica abaixo da qual a única agregação considerada (populações, colônias, grupos sociais) é a provável extinção.

Adicionando um termo extra em (1.38) que introduz o efeito Allee tem-se:

$$\frac{dC}{dt} = rC \left\{ 1 - \frac{C}{K} \right\} \left\{ \frac{C}{K_0} - 1 \right\}, \quad (1.44)$$

ou

$$\frac{dC}{dt} = \alpha C \{K - C\} \{C - K_0\}, \quad (1.45)$$

onde  $K_0$  é um limite populacional inferior ( $K_0 < K$ ) que a população deve ultrapassar a fim de obter taxa de crescimento per-capita positivo e  $\alpha = r/(K_0K)$ .

É conveniente o uso da variável adimensional  $c=C/K$ , de modo que (1.45) é reescrita como

$$\frac{dc}{dt} = \alpha c \{c - \beta\} \{1 - c\}, \quad (1.46)$$

onde  $\beta$  representa a intensidade do efeito Allee. Neste caso  $c \in [0, 1]$  onde  $c = 0$  indica ausência de indivíduos e  $c = 1$  indica que a população se encontra na capacidade suporte do ambiente. O chamado efeito Allee forte ocorre quando  $0 < \beta < 1$ , ou seja,  $\sigma$  é negativa quando  $c$  é pequeno. O efeito Allee fraco ocorre quando  $-1 < \beta < 0$ , isto é,  $\sigma$  pequeno. Em Clark e W.Colin (1991), um efeito Allee forte é chamado *dependência crítica* e um efeito Allee fraco é chamado *dependência não crítica*.

A figura (1.13) apresenta as funções de crescimento populacional e de crescimento per-capita com efeito Allee forte com  $\beta = 0.2$  e fraco com  $\beta = -0.2$  em comparação com o modelo logístico. Destaca-se o crescimento per-capita positivo em baixas densidades quando o efeito Allee está presente

Embora seja um fenômeno intraespecífico, algumas relações interespecíficas são fortemente influenciadas pelo efeito Allee, tais como: interação do tipo presa-predador, hospedeiro-parasitóide e hospedeiro-parasita. É possível observar que grupos reduzidos de presas podem estar mais expostos à predação que grupos grandes (Courchamp et al., 1999).

A equação de balanço de massa (1.4), com equações constitutivas adequadas, pode modelar uma grande variedade de problemas biológicos, dentre eles, o problema de invasões biológicas que em virtude da globalização tem se tornado cada vez mais sério.



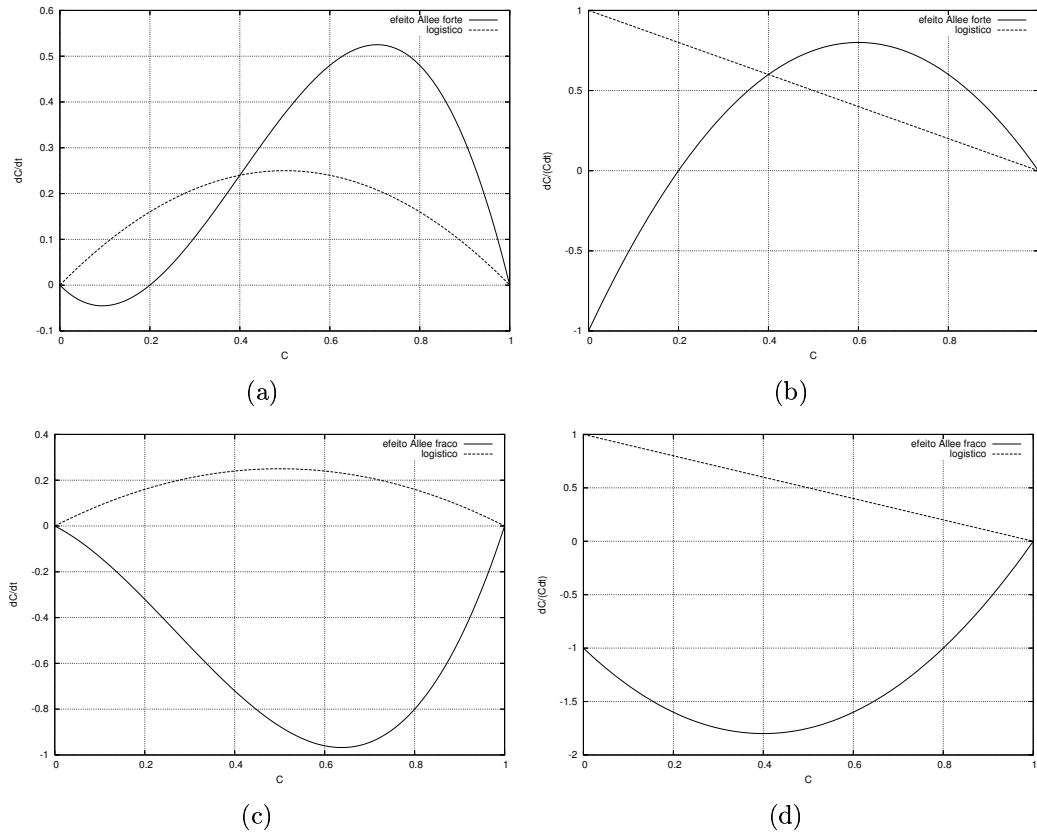


Figura 1.13: função de crescimento e crescimento per-capita com efeito Allee em comparação ao modelo logístico para  $r = 1$ ,  $K = 1$  : (a) e (b) efeito Allee forte ( $\beta = 0.2$ ); (c) e (d) efeito Allee fraco ( $\beta = -0.2$ ).

Este problema será abordado no capítulo que segue.

Cabe, entretanto, mencionar que estudos teóricos (Kot et al., 1996; Lewis e Kareiva, 1993) e empíricos (Veit e Lewis, 1996) mostram que o efeito Allee pode afetar de forma adversa a taxa de invasão de uma espécie. A teoria sugere que um efeito Allee pode retardar ou mudar o padrão da expansão (Davis et al., 2004). De acordo com Okubo e Levin (2001) o efeito Allee pode também explicar o intervalo de tempo longo, frequentemente observado, entre quando uma espécie se estabelece numa nova região

e quando ela começa a se dispersar rapidamente através do novo ambiente.

## Capítulo 2

# Invasão biológica

Através da evolução histórica, água e terra serviram de barreiras para isolar o biota<sup>1</sup> mundial em diferentes compartimentos. Com o aumento da mobilidade humana e o comércio mundial, muitas destas barreiras caíram e espécies são frequentemente transportadas para novos habitats (Art, 1993). O primeiro a definir o conceito de invasão biológica foi Elton (1958) que documentou casos em que espécies foram transportadas acidentalmente de um continente a outro atingindo altas densidades às custas das espécies nativas.

A introdução de uma **espécie exótica**<sup>2</sup> em uma nova área está direta ou indiretamente relacionada a fatores sociais e econômicos. Plantas exóticas têm sido introduzidas com fins de forragem, medicinais ou ornamentais; para controle de erosão; e

---

<sup>1</sup>Biota é o conjunto de seres vivos, flora e fauna, que habitam ou habitavam um determinado ambiente geológico, como, por exemplo, biota marinha e biota terrestre, ou, mais especificamente, biota lagunar, biota estuarina, biota bentônica e etc.

<sup>2</sup>Espécie exótica: qualquer espécie que não é nativa de um ecossistema específico, também denominada espécie alienígena ou não nativa (Art, 1993).

para plantações de madeira. Outras fontes de introdução acidental de espécies são lotes impuros de sementes para plantio e comércio de animais de estimação (Baker, 1974, 1986).

Atividades como a agricultura também podem facilitar o estabelecimento de espécies exóticas porque alteram o equilíbrio natural do ambiente, tornando-o um local favorável a colonização. A agricultura também facilita a invasão quando pestes em sistemas agropecuários são expostas a técnicas de controle por várias gerações, resultando em uma seleção baseada em características que as tornam persistentes e nocivas (Sakai et al., 2001).

Além dos impactos econômicos, também devem ser considerados os impactos em espécies nativas, colocando em risco a diversidade genética, riqueza local de espécies e a diversidade de habitat. Tais fatores tornaram espécies exóticas agentes de mudança global (Vitousek et al., 1996; Simberloff, 2000; Pimentel et al., 2000).

A entrada e dispersão recente da sigatoka negra da bananeira, que entrou pela Venezuela ou pela Colômbia, a mosca-da-carambola vinda, provavelmente, da Guiana Francesa, a mosca-negra-dos-citros proveniente do Caribe, a ferrugem asiática da soja, proveniente do Paraguai, além de outros exemplos já ocorridos no Brasil (mosca-branca, nematóide do cisto da soja, vírus da tristeza do citros, cancro-cítrico, ferrugem do cafeeiro, vespa-da-madeira) são apenas alguns dos organismos presentes,

atualmente, nos sistemas agrícolas seja de forma localizada ou dispersos. Outro exemplo de introdução e conseqüente estabelecimento da praga em lavouras de cacau, é o da vassoura-de-bruxa. Como conseqüência, o Brasil passou do segundo produtor mundial de cacau em 1985, com uma produção de 500.000 toneladas, para o quarto lugar no ano de 2000 (Pimentel, 2002; Parker et al., 1999; Williamson, 1996; WRI et al., 1992; Oliveira, 2005).

Apesar de inúmeras pragas já terem sido introduzidas no Brasil, outras centenas, ainda podem entrar e se estabelecer. Em levantamentos recentes realizados pelo Laboratório de Quarentena Vegetal (LQV), da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, observou-se que aproximadamente 1.000 insetos podem colocar em risco a agricultura brasileira (Oliveira, 2005). Essas e outras pragas ou espécies invasoras exóticas podem afetar o valor agrônômico e florestal de produtos, elevar custos de controle, diminuir a qualidade e quantidade de alimentos disponíveis, contaminar o meio-ambiente, entre outros fatores, tirando o país da competição do comércio internacional. Neste sentido a compreensão de modelos que possam representar a dispersão de insetos torna-se de supra importância na geração de cenários que venham a subsidiar políticas públicas.

Buscando solucionar esses problemas, a Organização das Nações Unidas (ONU) e outros órgãos internacionais criaram, em 1997, o Programa Global de Espécies Invasoras (GISP). Posteriormente, o Ministério do Meio Ambiente Brasileiro (MMA) e

a Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuária (EMBRAPA) promoveram reuniões com representantes de toda América Latina visando a troca de informações e incentivando pesquisas sobre o assunto. Desde então muitas ações têm sido tomadas neste sentido, como a criação da lista com as cem *piores* espécies invasoras do mundo elaborada pela União Mundial de Conservação (IUCN) objetivando alertar aos países para os riscos da possível introdução de algumas dessas espécies (Oliveira, 2005).

Observa-se que nem todas espécies exóticas introduzidas em outros ambientes causam prejuízos econômicos, ambientais ou a saúde humana. Somente as espécies denominadas invasoras causam tais danos. Espécies invasoras, são espécies exóticas que ao serem introduzidas em um determinado ambiente são capazes de se adaptar e se reproduzir, exercendo uma certa *dominação* sobre as espécies nativas (Ziller, 2001).

Além do fato de alguns ambientes serem mais vulneráveis à invasão que outros, há espécies cujas características facilitam o estabelecimento em outras áreas. Existem na literatura pesquisas que buscam identificar características comuns a espécies invasoras que podem ajudar a antecipar os problemas causados por estas e definir medidas de controle e restrição.

## 2.1 Características de Espécies Invasoras

Entre as características que ampliam o potencial de invasão de espécies arbóreas em ambiente perturbado (sob ação humana) estão fatores como sementes pequenas, curto período juvenil e curto intervalo médio entre o surgimento de novas sementes (Rejmánek, 1996). Baker (1974) desenvolveu o conceito de *erva daninha ideal* caracterizando-a como uma espécie com habilidade para reproduzir-se sexualmente e assexualmente, com crescimento rápido da muda até a maturidade sexual e, principalmente, com adaptação ao stress ambiental (plasticidade fenotípica)<sup>3</sup> e alta tolerância a heterogeneidade do meio ambiente.

Em pássaros a capacidade de invasão está relacionada a habilidade de dispersão, alta taxa de crescimento populacional resultante de ninhadas grandes e produção de várias ninhadas por temporada, capacidade para competir por recursos e habitat com espécies nativas e introduções repetidas (O'Connor, 1986). Considerando pássaros e plantas invasora, Newsome e Noble (1986) propuseram que invasores bem sucedidos podem ser caracterizados por germinação fácil com crescimento inicial rápido, competidores por recursos e longa vida individual. Algumas dessas características também estão presentes na definição de um peixe de água doce invasor, que inclui tolerância a uma ampla faixa de condições ambientais, dispersão e colonização rápida,

---

<sup>3</sup>Plasticidade fenotípica: variação na aparência ou característica observável pela interação de sua genética hereditária (genótipo) com seu meio ambiente (Art, 1993).

comportamento agressivo e competitivo (Moylle, 1986). Já com relação aos invertebrados, observa-se, em se comparando com as espécies mencionadas anteriormente, que são os que possuem a capacidade de invasão mais fortemente ligada a presença humana e possuem como características principais a grande abundância em seus locais de origem, tamanho grande, polifagia<sup>4</sup>, curto tempo de geração, habilidade das fêmeas em colonizar sozinhas e adaptação a uma grande variedade de condições físicas (Ehrlich, 1989). Embora existam generalizações para as características de uma espécie invasora, ainda são escassos os dados empíricos para confirmar ou refutar tais generalizações (Kollar e Lodge, 2001).

## 2.2 Processo de Invasão

O processo de invasão pode ser dividido em três fases principais: introdução, estabelecimento e dispersão, conforme tabela (2.1).

Tabela 2.1: Processo de Invasão

Fase	Descrição
Introdução	Membros da população são transportados para uma nova área
Estabelecimento	A população atinge uma densidade em que a extinção é improvável
Dispersão	A espécie se espalha pela área habitável da nova área geográfica

Denomina-se introdução a fase em que uma espécie rompe a barreira geográfica, ao ser transportada para um outro habitat. Caso nesta nova área a espécie encontre

---

<sup>4</sup>Polifagia: Característica de um indivíduo que come diferentes tipos de alimento (Oliveira, 2001).



condições ambientais que lhe permitam sobreviver e se reproduzir, ocorre o denominado estabelecimento. Quando a espécie é bem sucedida no estabelecimento, sua densidade aumenta e devido a diversos fatores, dentre eles a configuração espacial do habitat (que pode promover a movimentação da espécie exótica ou a existência de vetores adequados ao transporte), os indivíduos se espalharão para outras áreas do novo habitat conforme a figura (2.1).

Uma invasão bem sucedida depende do sucesso em cada uma das fases da invasão. Porém, deve-se considerar que em função da globalização uma grande quantidade de organismos exóticos são introduzidos, mas somente uma pequena parte destas espécies introduzidas se estabelecem e tornam-se pestes ou pragas<sup>5</sup>. É possível que isto se deva ao fato de que os organismos exóticos são transportados em muitos casos a baixas densidades, ficando assim sujeitos a estocasticidade e ao efeito Allee (Liebhold, 2003).

A influência combinada do efeito Allee e processos estocásticos afetam fortemente o estabelecimento bem sucedido de espécies exóticas (Haccou e Iwasa, 1996; Petrovskii e Li, 2003). Liebhold (2003) sugere que o entendimento das interações entre a estocasticidade e o efeito Allee torna possível otimizar as estratégias de erradicação de uma colônia de espécies exóticas recém-fundada e que em, alguns casos, a eliminação total da população invasora pode ser obtida reduzindo a sua densidade

---

<sup>5</sup>Pestes ou pragas são espécies invasoras que causam prejuízos à saúde humana ou a economia.

Figura 2.1: Processo de Introdução e invasão de uma espécie (Lewis e Kareiva, 1993).

abaixo de um limiar que impossibilite a sua subsistência. Devido a estas características, existem formas de controle biológico<sup>6</sup> baseadas na manipulação de fatores capazes de gerar um efeito Allee na população da espécie invasora.

Todas as fases da invasão são importantes e têm sido objeto de investigações teóricas. Entretanto, modelos usados na compreensão da expansão espacial de espécies invasoras podem ter grandes implicações práticas no que diz respeito a questões como: a forma pela qual a dispersão ou o sistema reprodutivo afeta a expansão; a mensuração dos possíveis impactos econômicos de uma espécie invasora; o potencial de expansão de uma invasão ao longo do tempo.

## 2.3 Modelos de Invasão

Uma das primeiras modelagens do processo de invasão biológica foi feita através da equação do tipo reação-difusão

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + \sigma C, \quad (2.1)$$

utilizada por Skellam (1951) para modelar a dispersão de ratos silvestres na Europa.

Tal modelo consiste em considerar na equação (1.4) o fluxo Fickiano com coeficiente

---

<sup>6</sup>Controle biológico: uso intencional de um ou mais organismos vivos para conter uma população animal ou vegetal, mas que não significa total eliminação das pragas e sim a redução de sua população a um nível que não represente perigo à plantação e garanta a sobrevivência dos seus inimigos naturais. (Pintado, 2004)

de difusão espacialmente constante e o crescimento populacional Malthusiano, isto é,

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + rC, \quad (2.2)$$

onde o termo associado ao  $\frac{\partial^2(\bullet)}{\partial x^2}$  representa a difusão e o termo associado à função de crescimento  $\sigma = r$  corresponde ao termo de reação.

O modelo de Skellam foi bem sucedido na descrição da expansão da área ocupada por diversos animais (Okubo e Levin, 2001; Okubo et al., 1989; Hengeveld, 1989). Este modelo prevê que a velocidade de dispersão quando o coeficiente de difusão  $D$  é constante é dada por  $\sqrt{4rD}$  (Andow et al., 1990).

Um outro modelo clássico em ecologia, que possui aplicações em problemas de invasão biológica (Petrovskii e Shigesada, 2001), é o modelo de Fisher (1937) que apresenta a dispersão por difusão de uma espécie com crescimento populacional logístico, expressa por

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + rC \left(1 - \frac{C}{K}\right). \quad (2.3)$$

A velocidade de invasão para o modelo de Fisher converge para a velocidade assintótica (Bromson, 1978),

$$\text{Velocidade} \approx \sqrt{4rD}, \quad (2.4)$$

Segundo (Hastings, 1996) apesar da dependência da densidade estar presente no modelo de Fisher a velocidade de dispersão ( $\sqrt{4rD}$ ) é uma característica pertinente

a ambos modelos porque é obtida através da dinâmica próximo a frente onde a dependência da densidade influi minimamente em virtude dos baixos níveis populacionais.

Modelos mais refinados de invasão biológica podem ser obtidos através da introdução de outras funções de crescimento como, por exemplo, o efeito Allee (Holmes et al., 1994).

Equações do tipo difusão-reação possuem limitações em modelar invasão de alguns organismos (aves, peixes, plantas (Higgins e Richardson, 1996)). Um fator que contribui para esta inadequação é a existência de outros mecanismos atuando na dispersão além da simples difusão (Allen et al., 1991). Além disso, pode haver ocorrência de invasões a partir de vários focos, aumentando a velocidade de invasão total de uma área (Mack, 1985; Moody, 1988). Esta situação foi esquematizada por (Higgins e Richardson, 1996) e definida por (Hengeveld, 1989) como *difusão estratificada*<sup>7</sup>(ver fig.2.2). Segundo (Hengeveld, 1994) em invasões com difusão estratificada os modelos de difusão-reação subestimam as taxas de dispersão.

Buscando incorporar ao modelo fenômenos com diversos mecanismos de dispersão, surgem em ecologia modelagens a partir de equações de convecção-difusão-reação que são o foco principal deste trabalho. De uma forma geral podem ser expressas por

---

<sup>7</sup>Crescimento de novas colônias criadas sucessivamente por migração de longa distância.

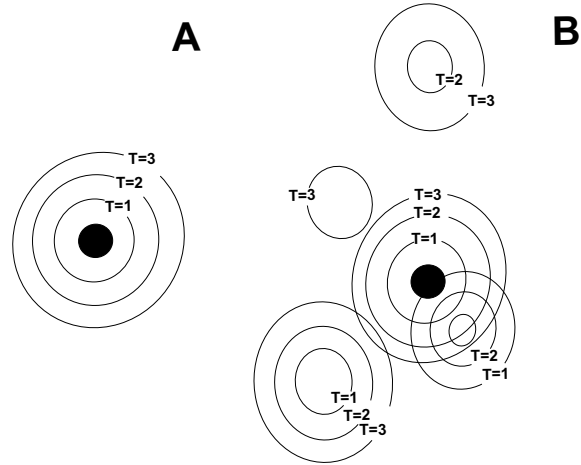


Figura 2.2: Representação esquemática da faixa de expansão entre gerações sucessivas. O ponto central representa a população invasora inicial: A) Modelo de dispersão conforme Skellam (1951); B) Dispersão prevista usando o modelo de difusão estratificada (Liebhold, 2003).

$$\frac{\partial C}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left( D \frac{\partial C}{\partial x} \right) - \frac{\partial (VC)}{\partial x} + \sigma C, \quad (2.5)$$

onde o coeficientes de difusão  $D$ , e o campo de velocidades  $V$  podem depender da densidade e/ou variar espacial/temporalmente de acordo com o problema.

# Capítulo 3

## Modelo

Neste capítulo será introduzido um problema modelo, bem como uma metodologia numérica para resolvê-lo.

### 3.1 Problema Populacional

O problema populacional considerado consiste em descrever ao longo do tempo o comportamento de uma espécie em um meio não homogêneo, definido matematicamente por  $\Omega \subset \mathfrak{R}^d$ ,  $d = 1$ . Assume-se que a população pode ser descrita por uma densidade populacional  $C \equiv C(x, t)$ , que depende da posição espacial no espaço  $x \in \Omega$  e do tempo  $t \in I \equiv [0, T]$ . A variação da densidade ocorre devido aos processos locais (mortes, nascimentos e predação) e à redistribuição populacional por difusão e/ou convecção.

Neste contexto considera-se a difusão o fenômeno em que um grupo de indivíduos,

inicialmente concentrados em um ponto do espaço, espalham-se durante um tempo, ocupando gradualmente uma área maior em torno do ponto inicial. A convecção refere-se ao movimento dos indivíduos em uma direção preferencial devido a fatores biológicos e/ou físicos. A figura (3.1) expõe de forma esquemática as características e hipóteses utilizadas no modelo.

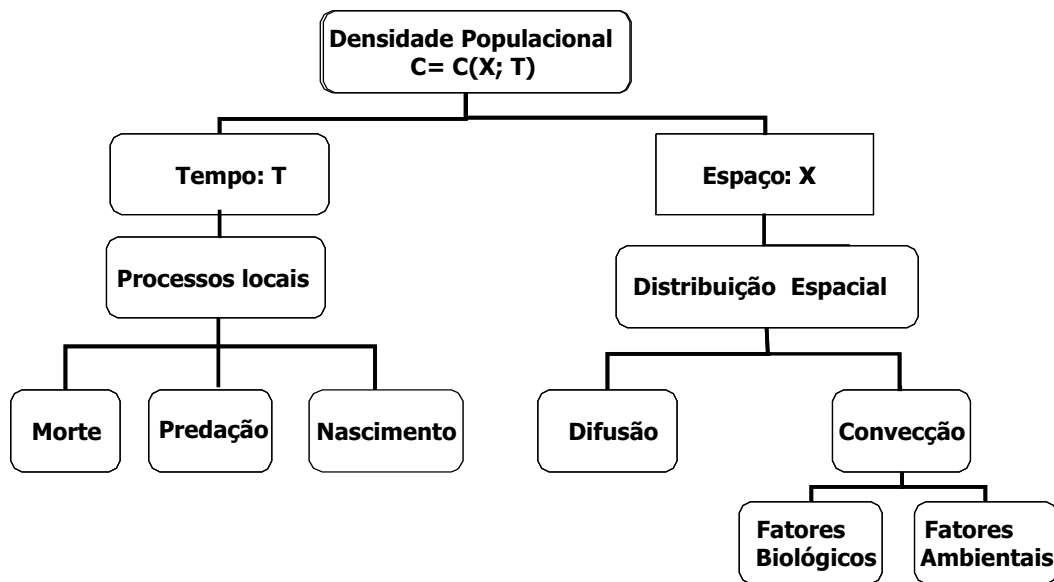


Figura 3.1: Modelo Esquemático

Matematicamente o problema populacional consiste em determinar a densidade populacional  $C = C(x, t)$ ,  $x \in \Omega = (0, L)$  que satisfaça à equação diferencial,

$$\frac{\partial C}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left( D \frac{\partial C}{\partial x} \right) - \frac{\partial}{\partial x} (VC) + \sigma C. \quad \text{em } \Omega \times (0, T]. \quad (3.1)$$

A solução deste problema pressupõe a definição das condições de contorno e da condição inicial, que completam a definição do problema.



Consideremos aqui dois tipos de condições de contorno apropriadas para problemas de dinâmica de populações:

- **Densidade populacional constante na fronteira:** refere-se ao caso em que uma dada densidade populacional é admitida através do domínio computacional através de seu contorno  $\Gamma$ , isto é

$$C(x, t) = \bar{C}_0, \quad x \in \Gamma, t \in I. \quad (3.2)$$

Quando  $\bar{C}_0 = 0$ , está se assumindo que a população está distribuída a uma distância suficientemente grande da fronteira de forma que nenhum indivíduo possa atingí-la dentro do período de tempo  $I$  ou que a fronteira atua como uma região hostil que impede a sobrevivência de qualquer indivíduo.

- **Fluxo nulo através da fronteira:** refere-se aos casos em que existem barreiras físicas como por exemplo rios, montanhas e cercas, que impedem a passagem de indivíduos através da fronteira  $\Gamma$ , isto é

$$J(x, t) = 0, \quad x \in \Gamma, \quad t \in I. \quad (3.3)$$

Assim, neste trabalho, define-se o problema modelo uni-dimensional da seguinte forma: Determinar  $C(x,t)$  que satisfaz

$$\frac{\partial C}{\partial t} - \frac{\partial}{\partial x} \left( D \frac{\partial C}{\partial x} \right) + \frac{\partial}{\partial x} (VC) - \sigma C = 0, \quad em \Omega \times (0, T], \quad (3.4)$$

tal que

$$\begin{cases} C(x, t) = \bar{C}_0, & x = 0 \text{ e } t \in I; \\ C(x, t) = \bar{C}_L, & x = L \text{ e } t \in I; \\ C(x, 0) = C_0(x), & x \in \Omega, \end{cases} .$$

onde  $D = D_0 \left(\frac{C}{C_0}\right)^m$  é o coeficiente de difusão;  $V = V_0 + V_1 C$  é o campo de velocidades e  $\sigma = \alpha(C - K_0)(K - C)$  é a taxa intrínseca de crescimento (efeito Allee) quando o problema de invasão for considerado. Nestas definições utilizou-se a seguinte nomenclatura:

$C_0$  é a densidade populacional de referência;

$D_0$  é o coeficiente de difusão para  $C = C_0$ ;

$V_0$  é o campo de velocidades (independente da densidade) decorrente de fatores ambientais tais como correntes aquáticas e vento;

$V_1 C$  é o campo de velocidades (dependente linearmente da densidade) decorrente de fatores biológicos como por exemplo taxia;

$K$  é a capacidade de suporte do ambiente;

$K_0$  está associado à intensidade do efeito Allee;

$\alpha = r(K_0 K)^{-1}$ , onde  $r$  é a taxa de crescimento (natalidade - mortalidade).

Neste momento assumiremos por simplicidade que  $V_0$ ,  $V_1$  e o coeficiente de difusão  $D$  são constantes de modo que (3.4) é reescrita como

$$\frac{\partial C}{\partial t} + (V_0 + V_1 C) \frac{\partial C}{\partial x} = D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} + F(C)C \quad (3.5)$$

Segundo Lewis e Kareiva (1993), consideramos que a dinâmica local decorrente do efeito Allee (quando o problema de invasão é considerado) é dada por

$$F(C)C = \bar{\alpha}C(C - K_0)(K - C). \quad (3.6)$$

Quando  $K$  é constante, é conveniente usar a variável adimensional  $c = C/K$  tal que (3.6) é reescrita como

$$f(c)c = \alpha c(c - \beta)(1 - c), \quad (3.7)$$

onde  $\beta = K_0/K$  representa a intensidade do efeito Alle. Os efeitos Allee forte e fraco ocorrem quando  $0 < \beta < 1$  e  $-1 < \beta < 0$ , respectivamente.  $\alpha = \alpha(\beta)$  é um parâmetro de normalização definido à partir de uma taxa máxima de crescimento, conduzindo à uma família de modelos. Lewis e Kareiva (1993) mostram que os resultados qualitativos associados ao efeito Allee e velocidades assintóticas de dispersão são independentes da escolha de  $\alpha$ . Assim, com estas considerações e usando

$$t = T\alpha K^2 \quad \text{e} \quad x = X\sqrt{\frac{\alpha K^2}{D}},$$

a equação (3.5) é reescrita como

$$\frac{\partial c}{\partial t} + (v_0 + v_1 c) \frac{\partial c}{\partial x} = \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} - \beta c + (1 + \beta) c^2 - c^3, \quad (3.8)$$

onde os seguinte parâmetros adimensionais são usados

$$v_0 = \frac{V_0}{K\sqrt{\alpha D}} \quad e \quad v_1 = \frac{2V_1}{\sqrt{\alpha D}}.$$

Desta forma, a densidade  $c \in [0, 1], \forall t \in I$ , e  $\beta$  representa a intensidade do efeito Allee.

### 3.1.1 Formulação Variacional

Para apresentarmos o método utilizado para aproximar  $c(x,t)$  consideraremos o problema adimensional definido como: Determinar  $c(x, t), \forall t \in I \equiv (0, T]$ , tal que

$$\frac{\partial c}{\partial t} + v \frac{\partial c}{\partial x} = \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} - \bar{\sigma} c \text{ em } \Omega \equiv (0, L), \quad (3.9)$$

onde

$$v = v_0 + v_1 c \quad e \quad \bar{\sigma} = \beta - (1 + \beta)c + c^2. \quad (3.10)$$

e sujeito a condição inicial  $c(x, 0) = c_0(x)$  e as seguintes condições de contorno

$$c(0, t) = \bar{c}_0 \quad e \quad c(L, t) = \bar{c}_L \quad . \quad (3.11)$$

Para obtenção da solução fraca, formula-se variacionalmente o problema exigindo que a igualdade

$$\int_{\Omega} \left[ \frac{\partial c}{\partial t} + v \frac{\partial c}{\partial x} - \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} + \bar{\sigma} c \right] w dx = 0 \quad (3.12)$$

seja válida para todo  $w(x)$  pertencente ao espaço  $V$  das variações admissíveis, para cada tempo  $t$ . Para que (3.12) tenha sentido assumimos que  $c$  tem regularidade

suficiente. Além disso, algumas definições são necessárias. Assim, considerando o espaço de distribuições  $L^2(\Omega)$  (espaço das funções quadrado integráveis) e  $H^1(\Omega)$  definido por

$$H^1(\Omega) = \left\{ \omega : \omega \in L^2(\Omega) \text{ e } \frac{\partial \omega}{\partial x} \in L^2(\Omega) \right\}, \quad (3.13)$$

as seguintes definições são introduzidas:

$$\begin{aligned} S &= H_g^1(\Omega) = \{ \theta : \theta \in H^1(\Omega) \quad \theta|_{\Gamma} = g \}; \\ V &= H_0^1(\Omega) = \{ \theta : \theta \in H^1(\Omega) \quad \theta|_{\Gamma} = 0 \}; \end{aligned} \quad (3.14)$$

Nestas definições  $S$  é denominado o conjunto de densidades populacionais admissíveis e  $V$  é o espaço das funções peso ou espaço das variações admissíveis.

Ainda para estabelecermos uma forma fraca, faz-se um rápido algebrismo. O terceiro termo da equação (3.9) pode ser integrado por partes, conduzindo a

$$\int_{\Omega} \frac{\partial c}{\partial t} w dx + \int_{\Omega} \frac{\partial c}{\partial x} \frac{\partial w}{\partial x} dx + \int_{\Omega} v \frac{\partial c}{\partial x} w dx - \int_{\Omega} \bar{\sigma} c w dx = 0, \quad (3.15)$$

onde a contribuição no contorno se anula por causa da escolha de  $\omega \in V$ .

Assim o problema variacional (Método de Galerkin) pode ser escrito como: *Determinar*  $c \in S$ ,  $\forall t \in I \equiv (0, T]$ , *tal que:*

$$\int_{\Omega} \frac{\partial c}{\partial t} w dx + \int_{\Omega} \frac{\partial c}{\partial x} \frac{\partial w}{\partial x} dx + \int_{\Omega} v \frac{\partial c}{\partial x} w dx - \int_{\Omega} \bar{\sigma} c w dx = 0, \quad \forall w \in V, \quad (3.16)$$

com  $c(x, 0) = c_0(x)$ .

### 3.1.2 Formulação Discreta

Considerando  $S^h$  e  $V^h$  as contrapartidas em dimensão finita de  $S$  e  $V$  tais que  $S^h \subset S$  e  $V^h \subset V$ , a formulação totalmente discreta é obtida utilizando-se o método de diferenças finitas para a discretização temporal e o método dos elementos finitos para a discretização espacial. Assim, seja  $0 = t_0 < t_1 < t_2 < \dots < T$  tal que  $I_n \equiv (t_{n-1}, t_n)$  é uma partição de  $I$  e  $\Delta t^n = t_n - t_{n-1}$  é o  $n$ -ésimo passo de tempo. Por simplicidade o intervalo  $[0, T]$  foi dividido em passos no tempo iguais, isto é,  $\Delta t^n = \Delta t$  e  $t_n = n\Delta t$ .

Introduz-se uma família  $\theta$  de aproximações para a derivada temporal no intervalo  $I_n$  definida por:

$$\frac{\partial c}{\partial t} \approx \frac{c_n - c_{n-1}}{\Delta t} = [\theta H(c_n) + (1 - \theta)H(c_{n-1})], \quad (3.17)$$

onde os subscritos indicam o tempo a que se referem os valores e  $H(c_n)$  refere-se à avaliação dos demais termos da equação em  $t = t_n$ . Fazendo  $\theta = 1/2$  em (3.17) obtém-se

$$c_n - c_{n-1} = \frac{\Delta t}{2} \{H(c_n) + H(c_{n-1})\}, \quad (3.18)$$

que é o método incondicionalmente estável de 2ª ordem utilizado neste trabalho, conhecido como método de Crank-Nicolson.

Assim, após a utilização do método de Crank-Nicolson, dado  $c_{n-1}$ , o problema

3.16 pode ser reescrito como: Determinar  $c_n \in S^h$ , tal que:

$$\begin{aligned}
& \int_{\Omega} c_n w dx + \frac{\Delta t}{2} \int_{\Omega} \frac{\partial c_n}{\partial x} \frac{\partial w}{\partial x} dx + \frac{\Delta t}{2} \int_{\Omega} v(c_n) \frac{\partial c_n}{\partial x} w dx - \\
& \frac{\Delta t}{2} \int_{\Omega} \bar{\sigma}(c_n) c_n w dx \\
= & \\
& \int_{\Omega} c_{n-1} w dx + \frac{\Delta t}{2} \int_{\Omega} \frac{\partial c_{n-1}}{\partial x} \frac{\partial w}{\partial x} dx + \frac{\Delta t}{2} \int_{\Omega} v(c_{n-1}) \frac{\partial c_{n-1}}{\partial x} w dx - \\
& \frac{\Delta t}{2} \int_{\Omega} \bar{\sigma}(c_{n-1}) c_{n-1} w dx, \quad \forall w \in V^h. \tag{3.19}
\end{aligned}$$

Conforme mencionado, utilizou-se o método de elementos finitos para a discretização espacial. Considere, então, o domínio  $\Omega \equiv (0, L)$  particionado em  $N_{np}$  pontos, com  $N_{np} = N_{el} + 1$ , onde  $N_{el}$  é o número total de elementos. Cada elemento  $\Omega_e \equiv [x_j, x_{j+1}]$  tem tamanho  $h = L/N_{el}$ , onde se supôs uma partição uniforme da malha por simplicidade. Além disso, tem-se que  $\bar{\Omega} = \bigcup_{e=1}^{N_{el}} \bar{\Omega}_e$  e  $\bigcap_{e=1}^{N_{el}} \Omega_e = \emptyset$  (conjunto vazio). Assim, as funções de elementos finitos para o  $n$ -ésimo passo de integração são definidas:

$$\begin{aligned}
c^h(x, t) &= \sum_{j=1}^{N_{np}} \phi_j(x) c_{j;n} \text{ para } x \in \Omega; \\
w^h(x, t) &= \sum_{j=1}^{N_{np}} \phi_j(x) w_{j;n} \text{ para } x \in \Omega, \tag{3.20}
\end{aligned}$$

onde  $c_{j;n}$  é o valor de  $c$  para o nó  $j$  no espaço e no instante de tempo  $t_n$  e  $w_{j;n}$  corresponde ao valor da função peso  $w$  no nó  $j$  em  $t = t_n$  e  $\phi_j$  são as funções de forma. Neste trabalho adotou-se funções de forma lineares por partes.

Substituindo as funções (3.20) no problema discretizado obtém-se um sistema de

equações algébricas não lineares.

Para linearizar os termos de (3.19) utilizou-se o método de Picard no termo correspondente a convecção e o método de Newton no termo de reação. Denotando por  $k$  o número da iteração, a velocidade  $v(c_n) = v_0 + v_1(c_n)$  é linearizada fazendo-se

$$\begin{aligned} v(c^{k+1}) &\cong v(c^k) \\ &= v_0 + v_1 c^k. \end{aligned} \quad (3.21)$$

No termo de reação, que é fortemente não-linear, utilizou-se o Método de Newton. Assim, definindo-se a função  $f \equiv \bar{\sigma}c$ , o valor da função na iteração  $k + 1$ ,  $f(c^{k+1})$ , é aproximado pela tangente à curva  $f$  em  $c^k$ , isto é,

$$\begin{aligned} f(c^{k+1}) &\cong f(c^k) + \left. \left( \frac{df}{dc} \right) \right|_k (c^{k+1} - c^k) \\ &= -\beta c^k + (1 + \beta)(c^k)^2 - (c^k)^3 + [-\beta + 2(1 + \beta)c^k - 3(c^k)^2] (c^{k+1} - c^k) \\ &= -(1 + \beta)(c^k)^2 + 2(c^k)^3 + [-\beta + 2(1 + \beta)c^k - 3(c^k)^2] c^{k+1}. \end{aligned} \quad (3.22)$$

Assim, usando (3.20) e as linearizações apresentadas, a forma linearizada associada



a (3.19) pode ser escrita como

$$\begin{aligned}
& \sum_{i=1}^{Nnp} w_i \left\{ \int_{\Omega} \phi_i \sum_{j=1}^{Nnp} \phi_j c_j^{k+1} dx + \right. \\
& \frac{\Delta t}{2} \int_{\Omega} \left[ \phi_{i,x} \sum_{j=1}^{Nnp} \phi_{j,x} c_j^{k+1} + \phi_i v (c^k) \sum_{j=1}^{Nnp} \phi_{j,x} c_j^{k+1} + \right. \\
& \left. \left. \phi_i \left( \beta - 2(1 + \beta) c^k + 3(c^k)^2 \right) \sum_{j=1}^{Nnp} \phi_j c_j^{k+1} dx \right] \right\} \quad (3.23) \\
& = \\
& \sum_{i=1}^{Nnp} w_i \left\{ \int_{\Omega} \phi_i c_{(n-1)} dx - \right. \\
& \frac{\Delta t}{2} \int_{\Omega} \left[ \phi_{i,x} c_{(n-1),x} + \phi_i v (c_{(n-1)}) c_{(n-1),x} + \right. \\
& \left. \phi_i \left( \beta c_{(n-1)} - (1 + \beta) (c_{(n-1)})^2 + (c_{(n-1)})^3 \right) dx \right] - \\
& \left. \frac{\Delta t}{2} \int_{\Omega} \phi_i \left[ (1 + \beta) (c^k)^2 - 2(c^k)^3 \right] dx \right\}.
\end{aligned}$$

**Observação:** Nos casos em que o coeficiente de difusão não pode ser considerado constante, a formulação variacional é obtida a partir de (3.4) e a linearização do termo difusivo é feita da mesma forma que no termo convectivo, ou seja, usando o método de Picard. Isto significa que  $D = \frac{D_0}{C_0^m} C^m$  é linearizado como

$$\begin{aligned}
D(C^{k+1}) & \cong D(C^k) \\
& = \frac{D_0}{C_0^m} (C^k)^m. \quad (3.24)
\end{aligned}$$

□

Como estas equações são válidas para todo  $w_i$ , e definindo

$$\begin{aligned} c^{k+1} &= \{c_1^{k+1}, c_2^{k+1}, \dots, c_{Nnp}^{k+1}\}^t; \\ c_{(n-1)} &= \{c_{1,(n-1)}, c_{2,(n-1)}, \dots, c_{Nnp,(n-1)}\}^t, \end{aligned}$$

podemos escrever o sistema de equações algébricas associado à 3.23 na seguinte forma matricial

$$M c^{k+1} + K(c^k) c^{k+1} = B(c^k) + F(c_{(n-1)}). \quad (3.25)$$

$M(c^k)$  e  $K(c^k)$  são matrizes de dimensões  $Nnp \times Nnp$  e os vetores  $B(c^k)$  e  $F(c_{(n-1)})$  tem dimensões  $Nnp \times 1$  e são construídos pelas contribuições elementares, isto é,

$$M = \bigsqcup_{e=1}^{Nel} m^e; \quad K(c^k) = \bigsqcup_{e=1}^{Nel} k^e; \quad B(c^k) = \bigsqcup_{e=1}^{Nel} b^e; \quad F(c_{(n-1)}) = \bigsqcup_{e=1}^{Nel} f^e,$$

onde  $\bigsqcup$  representa o operador união. Para  $i, j = 1, 2$ , as contribuições elementares são computadas como

$$\begin{aligned} m_{ij}^e &= \int_{\Omega_e} \left(1 + \beta - 2(1 + \beta)c^k + 3(c^k)^2\right) \phi_i \phi_j dx; \\ k_{ij}^e &= \frac{\Delta t}{2} \int_{\Omega_e} (\phi_{i,x} \phi_{j,x} + v(c^k) \phi_i \phi_{j,x}) dx; \\ b_i^e &= \int_{\Omega_e} \phi_i c_{n-1} dx - \\ &\quad \frac{\Delta t}{2} \int_{\Omega_e} [\phi_{i,x} (c_{n-1,x} + \phi_i v(c_{n-1}) c_{n-1,x} + \\ &\quad \phi_i (\beta - (1 + \beta)(c_{n-1})^2 + (c_{n-1})^3) dx]; \end{aligned}$$

$$f_i^e = -\frac{\Delta t}{2} \int_{\Omega_e} \phi_i \left[ (1 + \beta) (c^k)^2 - 2 (c^k)^3 \right] dx.$$

Para a resolução de (3.25) estabelecemos o seguinte algoritmo de predição-correção.

- (1) defina  $c_{(0)} = c_0$   
(2) para  $n = 1, \dots, nstep$   
 $c^0 = c_{(n-1)}$  (Fase preditora)  
(3) for  $k = 1, \dots, k_{max}$  (Fase corretora)  
construa  $M$ ,  $K(c^k)$ ,  $B(c^k)$  e  $C(c_{(n-1)})$   
calcule  $c^{k+1}$  :  

$$M c^{k+1} + K(c^k) c^{k+1} = B(c^k) + C(c_{(n-1)})$$
  
Se  $\max_{j=1}^{Nnp} |c_j^{k+1} - c_j^k| \leq tol$  vá para (4)  
**fim (3)**  
(4)  $c_{(n)} = c^{k+1}$   
**fim (2)**

Neste algoritmo, o número máximo de passos no tempo ( $nstep$ ), o número máximo de iterações ( $k_{max}$ ) e a tolerância do processo iterativo ( $tol$ ) são definidos pelo usuário. A etapa (2) deste algoritmo refere-se a evolução no tempo. Adota-se como solução inicial do tempo atual ( $n$ ) a solução final do tempo anterior ( $n-1$ ). Esta é a denominada etapa de predição. Em seguida, inicia-se o processo iterativo, etapa(3), onde a solução é corrigida até que a convergência entre duas soluções consecutivas seja alcançada. Quando isto ocorre, a solução aproximada para o tempo atual é atualizada (etapa (4)) e o algoritmo avança para o próximo passo de tempo.

Como será demonstrado nos resultados numéricos do capítulo 4, a solução aproximada usando a formulação descrita pode apresentar oscilações espúrias localizadas junto a frente populacional. Isto ocorre quando o termo convectivo prepondera sobre o difusivo. Este é um fenômeno bastante conhecido na literatura e pode ser contornado utilizando um método estabilizado de elementos finitos. Neste trabalho optamos por utilizar o método SUPG (Streamline Upwind Petrov-Galerkin) desenvolvido em (Brooks e Hughes, 1982). É um método variacionalmente consistente e estável, para os problemas uni-dimensionais tratados neste trabalho. É obtido adicionando-se à (3.16) o termo

$$\sum_{e=1}^{N_e} \left( \mathcal{R}(c^h), \tau_s v(c^h) \frac{\partial w}{\partial x} \right) \Big|_{\Omega_e}, \quad (3.26)$$

onde  $\mathcal{R}(c^h)$  é o resíduo da solução aproximada  $c^h$  definido como

$$\mathcal{R}c^h := \frac{\partial c^h}{\partial t} + v(c^h) \frac{\partial c^h}{\partial x} - \frac{\partial^2 c^h}{\partial x^2} + \bar{\sigma}(c^h) c^h.$$

O parâmetro  $\tau_s$  é denominado parâmetro de upwind e tem dimensão de tempo. Muitas formas têm sido propostas na literatura para a definição deste parâmetro (Hauke e Olivares, 2001). Neste trabalho, optamos por usar sua concepção original apresentada em (Brooks e Hughes, 1982) e definida por

$$\tau_s = \frac{h}{2|v|} \xi(P_e), \quad (3.27)$$

onde o número de Peclet local,  $P_e = \frac{|v|h}{2}$ , é um número adimensional que avalia a relação entre os termos convectivo e difusivo, para a discretização utilizada. A função  $\xi$  é uma função adimensional de ponderação que permite que, com a definição (3.27), a solução aproximada para o caso estacionário, sem termos de fonte e reação, e com interpolantes lineares seja nodalmente exata. Tal função é definida por (Brooks e Hughes, 1982):

$$\xi(P_e) = \coth(P_e) - 1/P_e. \quad (3.28)$$

# Capítulo 4

## Resultados

Neste capítulo, utiliza-se a metodologia descrita no capítulo anterior para obter soluções aproximadas que possibilitem uma melhor compreensão da relação entre os fenômenos de difusão, advecção e reação, em especial quando existe uma dependência da densidade, que atuam no processo de dispersão populacional.

Em todos os exemplos foram considerados modelos de uma única espécie em um domínio ( $\Omega$ ) uni-dimensional, e, para efeito das simulações, observou-se a evolução do processo durante um intervalo de tempo limitado  $T$ .

### 4.1 Homing Animal

O homing<sup>1</sup> é um fenômeno de migração que tem despertado interesse principalmente pela perfeição com que certos animais percorrem enormes distâncias até atingir um destino pré-definido. Um exemplo de homing ocorre com as tartaruga Verde

---

<sup>1</sup>Homing: fenômeno no qual o animal adulto retorna ao local onde nasceu (UFSC, 2005).

Marinha, que migram da costa do Brasil para postar seus ovos nas praias da Ilha de Ascension, no meio do Oceano Atlântico, nadando cerca de 5.000 Km para isto. Este deslocamento envolve mecanismos sofisticados de direção que ainda são pouco conhecidos.

Estudos comprovam a existência de homing nos quais um dos mecanismos utilizados para atingir o destino é a busca aleatória (Jones, 1959; Sailer e Shapp, 1963; Wilson e Findley, 1972). No caso de pássaros, Wilkinson (1952) demonstrou que a busca aleatória pode explicar alguns fenômenos associados ao homing. Wilkinson modelou matematicamente a busca aleatória através da equação de difusão para caminho aleatório (1.12) considerando como concentração  $C$  a densidade de pássaros. Neste modelo ainda foram estabelecidas as seguintes hipóteses (Wilkinson, 1952):

- **a busca pelo local é individual:** de acordo com resultados experimentais considera-se que pássaros não voam em um único grupo ou em uns poucos grupos grandes;
- **a busca é completamente aleatória e o animal não tem memória:** significa dizer que o pássaro não conhece previamente o caminho para o lar<sup>2</sup>. Esta suposição assegura que os resultados dos cálculos sejam pessimistas e é um recurso utilizado para considerar que um pássaro buscará em qualquer território, por mais impróprio ou hostil que seja, onde seu lar possa estar;

---

<sup>2</sup>Lar: considerado o local de nascimento.

- **a busca aleatória é um processo de difusão caracterizado por uma difusividade constante:** em geral quanto maior o valor de  $D$ , maior será o sucesso dos pássaros no homing. Para determinar os valores de  $D$ , considera-se que a velocidade de vôo ( $v$ ) é conhecida e fica dentro de certos limites bastantes estreitos para cada espécie, e o caminho livre a percorrer,  $L$ , não é muito maior que a distância do horizonte visível. Assim, o coeficiente de difusão pode ser definido como

$$D = \frac{1}{4}vL^2. \quad (4.1)$$

Ao longo deste experimento, a distância será medida em milhas e o tempo em dias, assim  $D$  será medido em milhas quadradas por dia;

- **a busca dura efetivamente somente um tempo finito:** se o tempo fosse ilimitado, todos os pássaros iriam para o lar cedo ou tarde. Na prática ou eles morrem após um certo tempo ou em um tempo definido o incentivo para o homing desaparece. Assume-se que todos os pássaros não buscam por um tempo superior a  $t_o$ . Isto significa que os animais buscam somente durante uma fração dos dias do calendário. Outro fator importante refere-se ao tempo diário despendido no homing, visto que os pássaros não vôam durante todo o dia. Sendo assim, assume-se um dia de 8 horas voadas nos resultados numéricos apresentados.



O domínio computacional considerado consiste na reta de comprimento  $L$  onde o ponto  $x = L$  é o local para onde os indivíduos objetivam retornar, e o ponto  $x = 0$  é o local onde o animal percebe o homing. Define-se  $N_0$  como a densidade de pássaros que perceberão o homing no ponto de origem e farão o percurso até o local objetivo com uma difusividade constante.

A formulação matemática deste problema de homing é definida em  $x \in \Omega \equiv (0, L)$  e  $t \in I \equiv (0, T]$  dada por: Determinar  $C : \bar{\Omega} \times [0, T] \rightarrow R$  tal que:

$$\frac{\partial C}{\partial t} - \left( D \frac{\partial^2 C}{\partial x^2} \right) = 0 \quad \text{em } \Omega \times I; \quad (4.2)$$

$$\begin{cases} \frac{\partial C}{\partial x} |_{(0,t)} = \frac{\partial C}{\partial x} |_{(L,t)} = 0; \\ C(x, 0) = N_0 \delta(x). \end{cases} \quad (4.3)$$

O comprimento  $L$  foi tomado suficientemente grande de modo que se possa considerar fluxo zero em  $x = L$ . A condição inicial foi definida como zero em todo o domínio exceto no ponto  $x = 0$ , onde a densidade de pássaros  $N_0$  perceberá o homing. Sob tais condições, a solução exata de (4.2), para um tempo suficientemente grande pode ser determinada analiticamente (Okubo e Levin, 2001) resultando em

$$C(x, t) = \frac{N_0}{2(\pi Dt)^{1/2}} \left[ \exp \left\{ -\frac{(x)^2}{4Dt} \right\} - \exp \left\{ -\frac{(x)^2}{4Dt} \right\} \right], \quad (4.4)$$

para  $(x \geq 0) \in \Omega$ .

Este modelo foi aplicado por Wilkinson visando testar suas hipóteses de busca aleatória para o pássaro Estorninho (*Sturnus vulgaris*).

O Estorninho é uma ave migratória que invadiu as ilhas do Atlântico, a América do Norte, a Nova Zelândia, a Austrália e o Sul de África tornando-se uma das espécies de pássaros mais abundantes e distribuídas da América do Norte (Duncan et al., 2003). Nos países do Mediterrâneo, os Estorninhos formam bandos de milhões de indivíduos figura (4.1), como acontece na Tunísia, constituindo uma grande ameaça para os olivais chegando a ser incluída na lista da *ISSG/IUCN*<sup>3</sup> como uma das *piores* espécies invasoras (GISP Global Invasive Species Program, 2005; ISSG, 2005).

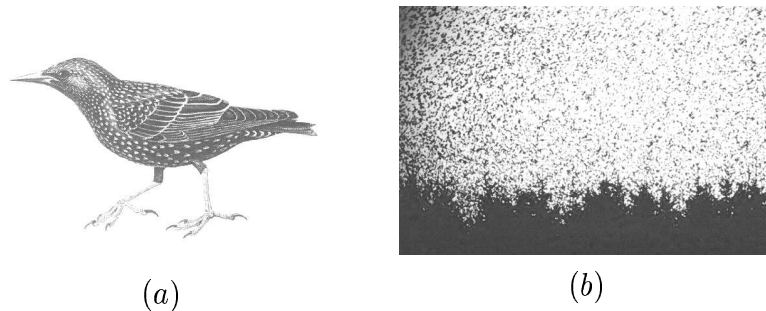


Figura 4.1: Estorninho (*Sturnus vulgaris*): a) animal adulto; b) bando de Estorninhos (<http://www.usgs.gov>).

Os valores de estorninho para difusividade e duração do homing são (Wilkinson, 1952):

$$D = 8.000(\text{milhas})^2/\text{dia}; \quad (4.5)$$

$$t_0 = 12,5 \text{ dias.}$$

---

<sup>3</sup>O ISSG (Invasive Species Specialist Group) é parte da comissão SSC (Species Survival Commission) do IUCN (World Conservation Union) que tem por objetivo promover formas de reduzir os impactos produzidos por espécies exóticas ao ecossistema natural e às espécies nativas através da prevenção, controle e da erradicação das espécies invasoras (<http://www.issg.org>).

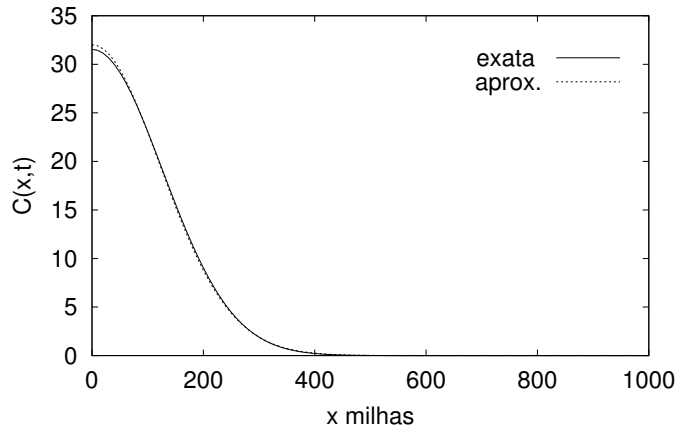


Figura 4.2: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 1$  dia.

Utilizando os parâmetros  $\Delta t = 1$  dia,  $\Delta x = 10$  milhas,  $N_0 = 10.000$  aves em 10 milhas observa-se na figura (4.2) que em um tempo próximo de zero, a solução analítica e aproximada não coincidem, o que já era esperado, pois a analítica não está definida em  $t = 0$ . As figuras (4.3) e (4.4) mostram que com o passar do tempo a solução analítica e aproximada estão cada vez mais próximas.

Observando a seqüência de figuras (4.5), (4.6) e (4.7) nota-se que nem todas as aves atingem o objetivo dentro do tempo  $T = t_0$ . De acordo com as hipóteses propostas por Wilkinson, as aves que não chegaram ao ponto objetivo em  $t_0 = 12,5$  ou morrem ou perdem o incentivo para o homing.

Com o objetivo de gerar cenários mais adequados a esta situação, introduz-se ao problema inicial uma função de crescimento ( $\sigma C = rC$ ), onde a taxa de crescimento

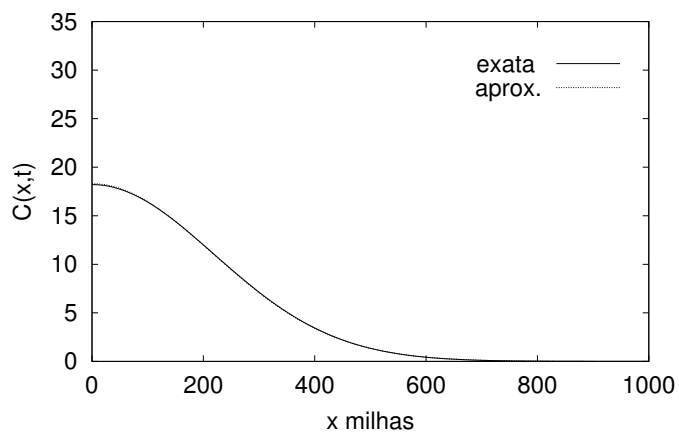


Figura 4.3: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 3$  dias.

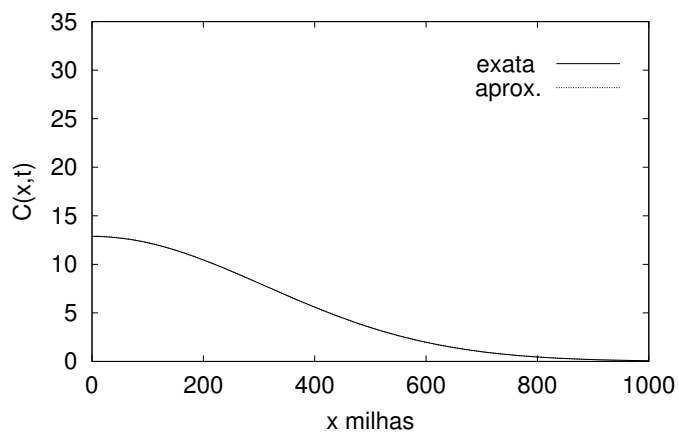


Figura 4.4: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 6$  dias.

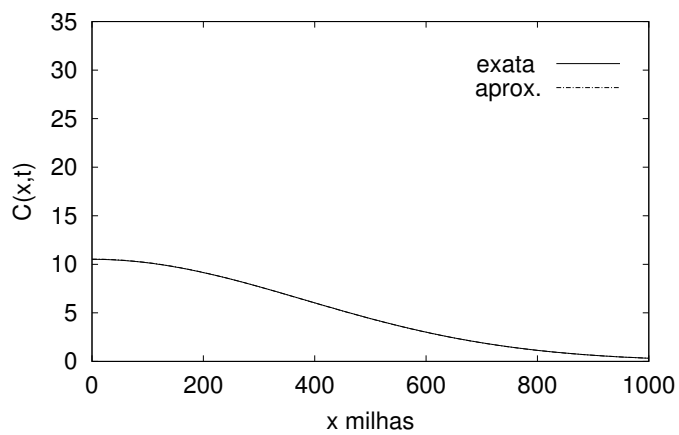


Figura 4.5: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 9$  dias.

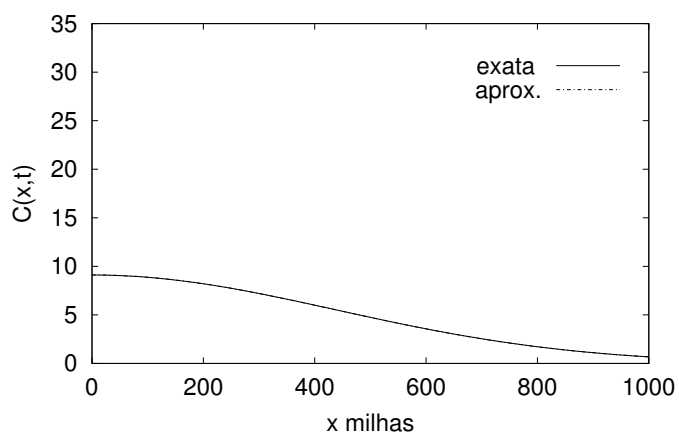


Figura 4.6: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 12$  dias.

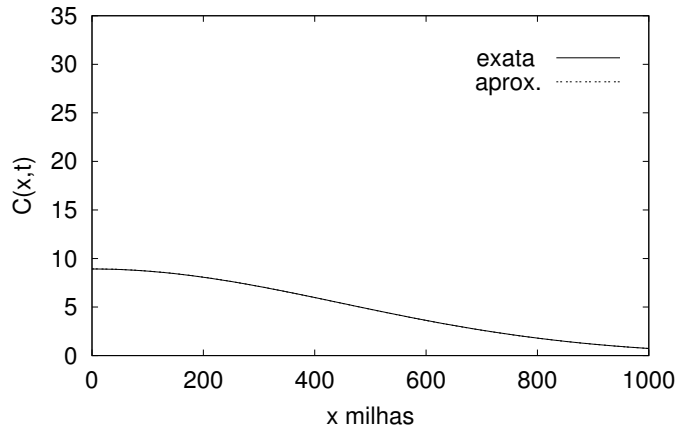


Figura 4.7: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 12.5$ .

específica  $r < 0$  é uma constante que representa a mortalidade no período.

Utiliza-se uma mortalidade média de 1 por cento ao ano (for Environment Food e Affairs, 2004), obtendo-se um comportamento semelhante ao observado no caso sem mortalidade para tempos próximos a  $t = 0$  conforme mostrado na figura (4.8).

Para esta situação pode-se também determinar a solução exata, que é dada por (Okubo e Levin, 2001). As figuras (4.9) e (4.10) mostram um declínio acentuado do processo de homing. Percebe-se que o modelo incluindo mortalidade espelha melhor a realidade visto que espera-se que após  $t_0$  existam poucas ou nenhuma ave ainda executando o homing, o que pode ser observado na figura (4.11).

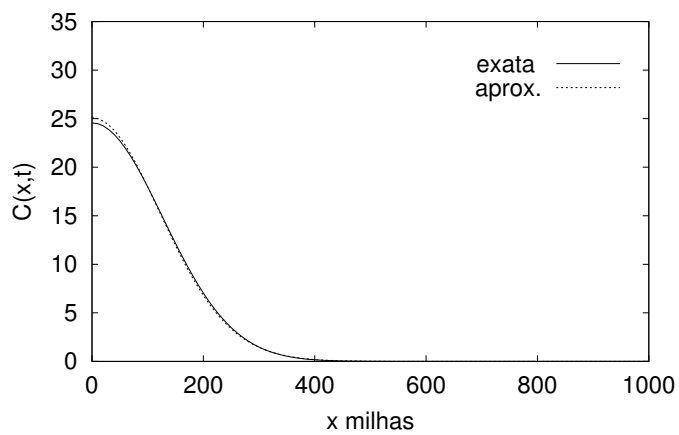


Figura 4.8: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 1$  dia.

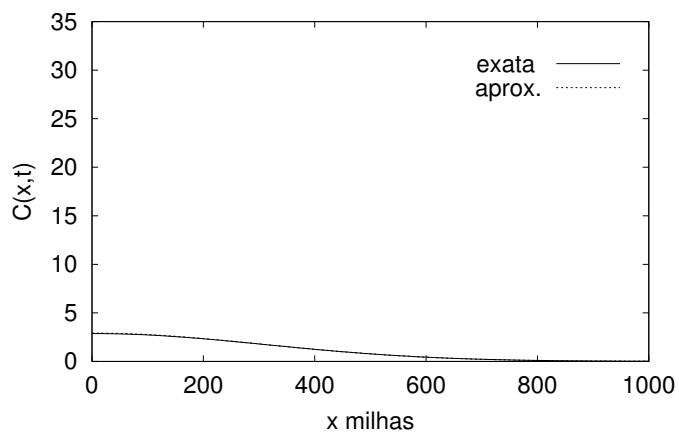


Figura 4.9: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 6$  dias.

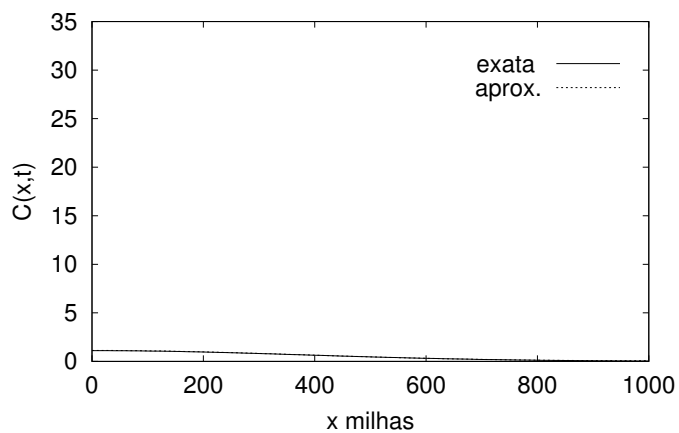


Figura 4.10: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 9$  dias.

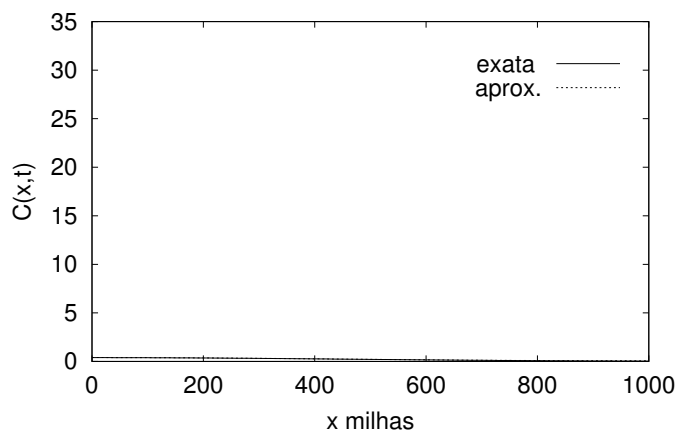


Figura 4.11: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 12,5$  dias.



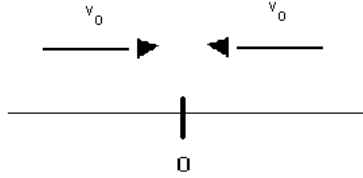


Figura 4.12: Velocidade do fluxo atrativo.

## 4.2 Dispersão de Insetos

Neste exemplo numérico modela-se a dispersão de insetos utilizando equações de convecção-difusão-reação para o caso em que a difusividade  $D$  depende da densidade  $C(x,t)$ , incorporando os efeitos da pressão populacional. Este tipo de abordagem foi tratado com detalhes nos trabalhos de Okubo e Levin (2001) e Murray (1989), que expressaram o fluxo populacional por

$$J = VC - D(C)\nabla C, \quad (4.6)$$

onde

$$D = D_0 \left( \frac{C}{C_0} \right)^m, \quad m > 0, \quad (4.7)$$

e  $D_0$  é a difusividade para uma concentração de referência  $C(x, 0) = C_0$ . Observa-se que com  $m > 0$  a difusividade aumenta com a densidade.

O campo de velocidades  $V$  representa o efeito de atração dos insetos para uma região em particular. Assim, qualquer tendência para a concentração dos insetos em

torno de um ponto é interpretada como o resultado de um fluxo de atração para o dado ponto (Okubo e Levin, 2001). Um modelo simples é obtido definindo o ponto de atração como a origem,  $x = 0$  (figura 4.12), e assumindo que o fluxo devido a este efeito é constante, resultando em

$$V = v_0 \text{ sinal}(x), \quad (4.8)$$

onde

$$\text{sinal}(x) = \begin{cases} 1, & \text{se } x > 0; \\ 0, & \text{se } x = 0; \\ -1, & \text{se } x < 0. \end{cases} \quad (4.9)$$

Substituindo (4.7) e (4.8), em (4.6) e não incluindo o termo associado à dinâmica local, a equação da dispersão para insetos é expressa por:

$$\frac{\partial C}{\partial t} + v_0 \frac{\partial}{\partial x} [\text{sinal}(x)C] = D_0 \frac{\partial}{\partial x} \left[ \left( \frac{C}{C_0} \right)^m \frac{\partial C}{\partial x} \right], \quad (4.10)$$

cuja solução analítica pode ser obtida apenas para condições específicas. Cabe notar que se escalas de tempo maiores forem consideradas, pode ser necessária a inclusão do termo reativo associado à dinâmica local.

Os resultados numéricos foram obtidos utilizando o parâmetro  $m = 2$  e as seguintes condições de contorno e inicial

$$\begin{cases} C(0, t) = N_0, & C(L, t) = 0; \\ C(x, 0) = N_0 \delta(x), \end{cases} \quad (4.11)$$

onde  $N_0 = 10.000$  insetos por unidade de comprimento. O domínio computacional

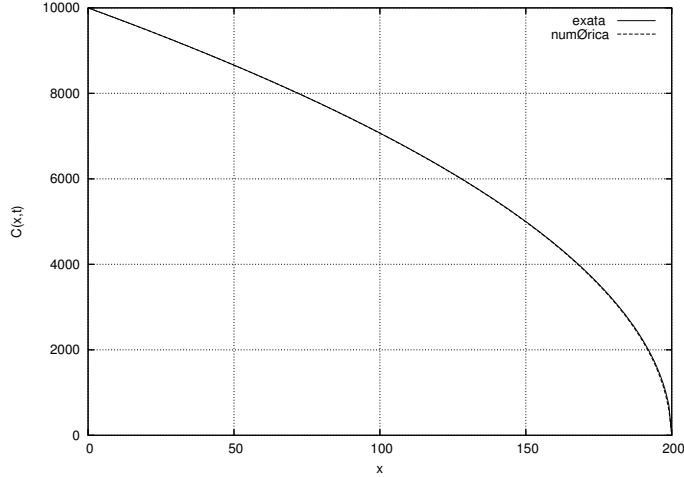


Figura 4.13: Distribuição da densidade populacional no espaço para  $m = 2$

foi definido como  $\Omega = (0, 200)$  e utilizou-se uma malha de 200 elementos finitos igualmente espaçados e passo no tempo  $\Delta t = 0.1$ .

A figura (4.13) exibe o comportamento da solução aproximada de (4.10) no período final quando o processo de dispersão atinge seu estágio estacionário, quando comparado com a solução aproximada observa-se que a população se dispersa somente em uma região finita  $x_b$  definida como (Okubo et al., 1989)

$$x_b \equiv D_0/mC_0. \quad (4.12)$$

A solução aproximada apresenta boa concordância com a exata nesta situação de equilíbrio.

### 4.3 Dispersão com Efeito Allee

O problema de dinâmica populacional considerado aqui descreve a propagação de uma frente de onda populacional que representa a invasão ou recuo de uma única espécie considerando a migração causada por fatores ambientais e por mecanismos biológicos e o efeito Allee na função de crescimento populacional. Esta dinâmica pode ser modelada pela equação transiente, não-linear de convecção-difusão-reação da forma

$$\frac{\partial C}{\partial T} = -\frac{\partial}{\partial X} \left[ V(C) C - D \frac{\partial C}{\partial X} \right] + \sigma(C) C, \quad \text{em } \Omega \times (0, T] \quad . \quad (4.13)$$

Assume-se o seguinte campo de velocidade

$$V(C) = V_0 + V_1 C, \quad (4.14)$$

onde a velocidade de migração  $V_0$  é conhecida e  $V_1 C$  depende da taxa da espécie.

Assume-se também que  $V_0$ ,  $V_1$  e a difusão  $D$  são constantes, chegando a seguinte expressão

$$\frac{\partial C}{\partial T} + (V_0 + 2V_1 C) \frac{\partial C}{\partial X} = \mathbf{D} \frac{\partial^2 C}{\partial X^2} + \sigma(C) C. \quad (4.15)$$

Conforme Lewis e Kareiva (1993), considera-se que o termo de crescimento é dado por

$$\sigma(C) C = \bar{\alpha} C (C - K_0) (K - C). \quad (4.16)$$

É conveniente o uso da variável adimensional  $c = C/K$ , de forma que (4.16) é rescrita como

$$\sigma(c)c = \alpha c(c - \beta)(1 - c),$$

onde  $\beta = K_0/K$  representa a intensidade do efeito Allee. O efeito Allee forte ocorre quando  $0 < \beta < 1$ , enquanto o fraco ocorre quando  $-1 < \beta < 0$ . Conforme apresentado em 4.17 a equação adimensional é dada por

$$\frac{\partial c}{\partial t} + (v_0 + v_1 c) \frac{\partial c}{\partial x} = \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} - \beta c + (1 + \beta)c^2 - c^3, \quad (4.17)$$

na qual a densidade populacional é redefinida tal que  $c \in [0, 1]$  em  $t \in I \equiv [0, T]$ . Considerando invasão de espécies a equação (4.17) é resolvida em um domínio ilimitado a partir de uma dada solução inicial e com as seguintes condições no infinito:

para  $x \rightarrow +\infty \Rightarrow c = 1$  (a espécie está na sua capacidade de suporte);

para  $x \rightarrow -\infty \Rightarrow c = 0$  (a espécie está ausente).

Do ponto de vista computacional, considera-se  $\Omega$  longo o suficiente e limitado tal que  $c = g_1 = 1$  no limite superior ( $x \rightarrow +\infty$ ) e  $c = g_0 = 0$  no limite inferior ( $x \rightarrow -\infty$ ).

Para estas condições de contorno pode-se encontrar em (Fife, 1979) e (Aronson e Weinberger, 1978) a análise de estabilidade assintótica da frente de onda para a equação de difusão-reação

$$\frac{\partial c}{\partial t} = \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} + g(c). \quad (4.18)$$

A existência da frente de onda  $c(x, t) = \mathcal{C}(x - ct)$  foi obtida a partir das propriedades da função não linear  $g$ . Aqui,  $g(c) = -\beta c + (1 + \beta)c^2 - c^3$  e tem, no mínimo dois zeros  $c = g_0 = 0$  e  $c = g_1 = 1$ . Se o efeito Allee forte está presente, existirá um outro zero entre  $[0, 1]$  para o qual a taxa per-capita de crescimento é positiva. Os três principais resultados sobre (4.18) são (ver também Lewis e Kareiva (1993)):

- uma condição suficiente para a convergência para a frente de onda se  $0 < \beta < 1$  é

$$\lim_{x \rightarrow -\infty} \sup(c(x, 0)) < \beta \quad e \quad \lim_{x \rightarrow +\infty} \inf(c(x, 0)) > \beta. \quad (4.19)$$

Quando  $\beta \leq 0$ , as condições iniciais devem ter suporte espacial limitado,

- para  $0 < \beta < 1$ , existe uma única (exceto pela translação) frente de onda com velocidade  $c$  dada por

$$c = \sqrt{2} \left( \beta - \frac{1}{2} \right) \quad (4.20)$$

Assim, a direção de propagação pode ser tanto positiva quanto negativa dependendo de  $\beta$ : para  $\beta < 1/2$ , a frente se propaga para a região onde a espécie está ausente, correspondendo a invasão; para  $\beta > 1/2$ , a frente se propaga para a região onde a espécie se encontra em sua capacidade de suporte, correspondendo ao recuo; quando  $\beta = 1/2$ , a frente é estacionária;

- para  $1 < \beta \leq 0$ , existe uma velocidade máxima  $c^*$  tal que existe uma frente de onda com  $c \leq c^*$ . Tal velocidade  $c^*$  tal que existe uma frente de onda com

$c \leq c^*$ . Tal velocidade  $c^*$  pode ser determinada para algumas faixas de valores de  $\beta$ : para  $-1 < \beta \leq -1/2$ ,  $c^*$  é obtida linearizando (4.18) em zero, obtendo-se  $c^* = -2\sqrt{-\beta}$ . Fora desta faixa, isto é, para  $-1/2 < \beta \leq 0$ , o limite é especificado por (4.20).

Assim, a direção de propagação é sempre negativa, independente da intensidade do efeito Allee fraco. Em outras palavras, o efeito Allee fraco não é capaz de evitar um processo de invasão por si só.

Considerando apenas o efeito Allee forte e seguindo uma abordagem analítica (Petrovskii e Li, 2003) derivaram a solução exata da frente de onda para a equação não linear (4.14). Eles obtiveram o mesmo valor assintótico (4.20) para a velocidade da frente para o caso sem migração. Além disso, determinaram a solução para os casos com migrações dependente e independente da densidade. Tal desenvolvimento é apresentado no apêndice A (ver também (Ognev et al., 1995)).

A seguir serão apresentadas algumas simulações considerando os efeitos Allee forte e fraco.

### 4.3.1 Efeito Allee forte

Nestas simulações os resultados numéricos foram obtidos utilizando como condição inicial a solução analítica (A.14) no tempo  $t=0$  com os parâmetros  $\phi_1 = 100$  e

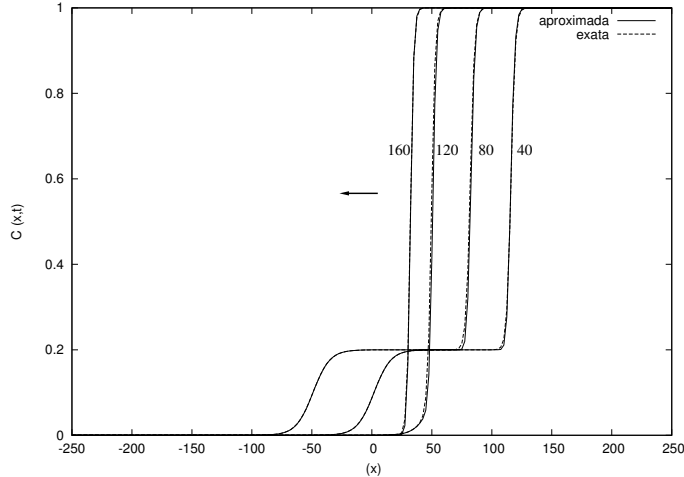


Figura 4.14: Distribuição da densidade populacional no espaço em diferentes momentos do tempo para  $\beta = 0.2$ .

$\phi_2 = -100$ . Num domínio  $\Omega = (-250, 250)$  utilizou-se uma malha de 200 elementos igualmente espaçados e passo no tempo  $\Delta t = 0.1$ .

A condição inicial utilizada descreve a propagação de duas frentes populacionais parciais conectando os estados estáveis homogêneos  $u \equiv 0$  (ausência da espécie) e  $u \equiv 1$  (a densidade populacional está na capacidade de suporte do ambiente) ao estado instável  $u \equiv \beta$ .

A figura 4.14 compara a distribuição da densidade populacional obtida em diferentes momentos para  $\beta = 0.2$  com a solução exata (A.14) (caso sem migração). Pode-se notar que as frentes populacionais propagam-se uma em direção a outra até colapsarem (em torno de  $t = 120$ ) em uma única frente que se move para a direita, correspondendo a invasão da espécie. A solução numérica apresenta boa concordância



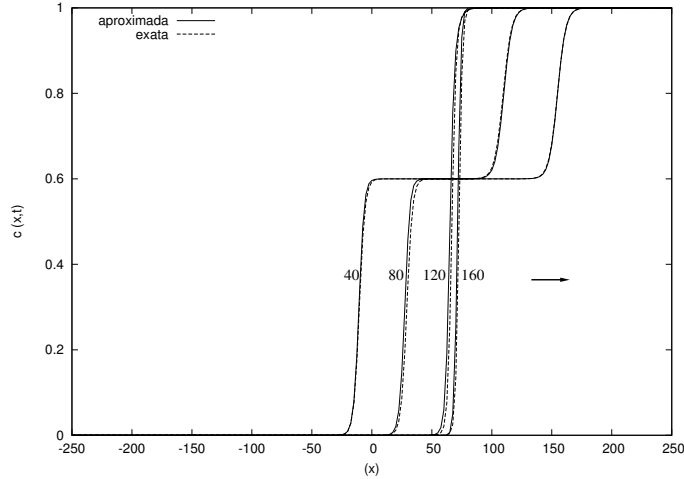


Figura 4.15: Distribuição da densidade populacional no espaço em diferentes momentos do tempo para  $\beta = 0.6$ .

com a exata.

A figura (4.15) exibe a densidade populacional para o caso  $\beta = 0.6$ . Neste caso, a frente se move para a direita levando a espécie ao recuo. Para  $\beta = 0.5$  a frente é estacionária após  $t = 200$ , como mostrado na figura (4.16), correspondendo ao equilíbrio entre a difusão e os processos locais (efeito Allee).

Observa-se, então, que a intensidade do efeito Allee pode ser um fator determinante no processo de invasão de uma espécie já que observando as figuras (4.15) e (4.16) percebe-se que o efeito Allee (forte) pode bloquear e até impedir a invasão de uma espécie. Tais resultados estão em concordância com os resultados analíticos da literatura (Petrovskii e Li, 2003; Lewis e Kareiva, 1993; Fife, 1979).

Nas figuras (4.17) e (4.18), observa-se que o comportamento para  $\beta > 0$ , não

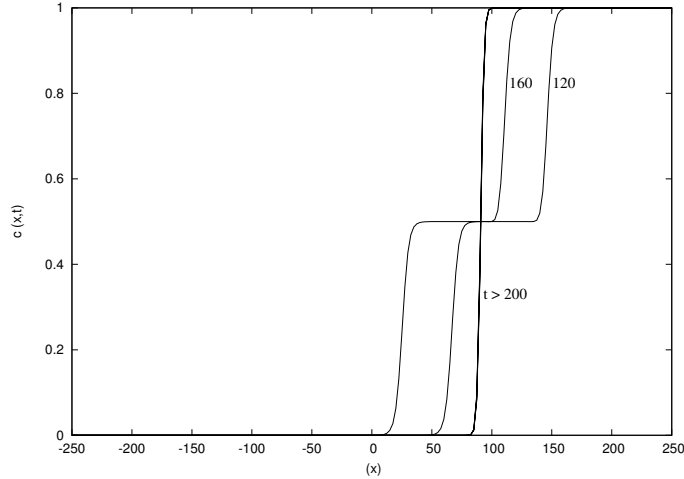


Figura 4.16: Distribuição da densidade populacional no espaço em diferentes momentos do tempo para  $\beta = 0.5$

depende da condição inicial. Estes gráficos mostram a distribuição espacial da população em diferentes instantes de tempo, para  $\beta = 0.2$ , para duas diferentes condições iniciais: uma função sigmoidal e uma função linear, respectivamente, conectando os dois estados estáveis homogêneos. Após um período inicial transiente, a frente populacional é formada e o processo de invasão avança. O comportamento qualitativo é exatamente o mesmo em ambas as situações: uma vez que o período de transiente inicial termina, a espécie invade o novo habitat e a frente propaga-se com a mesma velocidade (em torno de  $-0.45$ ). Apesar da esparsidade da malha, esta velocidade de propagação da frente está de acordo com a solução analítica (ver apêndice A).

Para compreender o comportamento do processo de invasão quando além dos processos locais existem outros fatores ambientais/biológicos incentivando ou inibindo

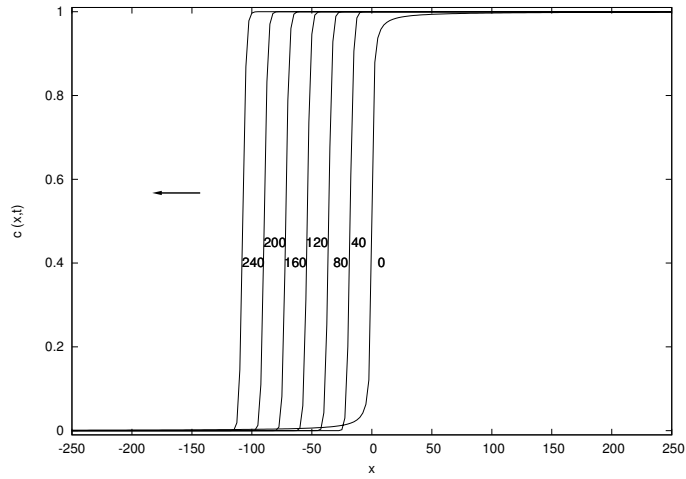


Figura 4.17: Distribuição espacial da densidade populacional em diferentes momentos do tempo para  $\beta = 0.2$  - Função inicial sigmoideal.

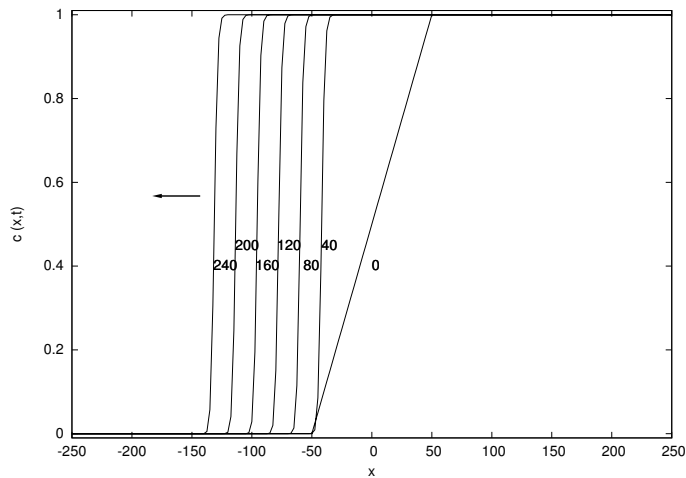


Figura 4.18: Distribuição espacial da densidade populacional em diferentes momentos do tempo para  $\beta = 0.2$  - Função inicial linear.

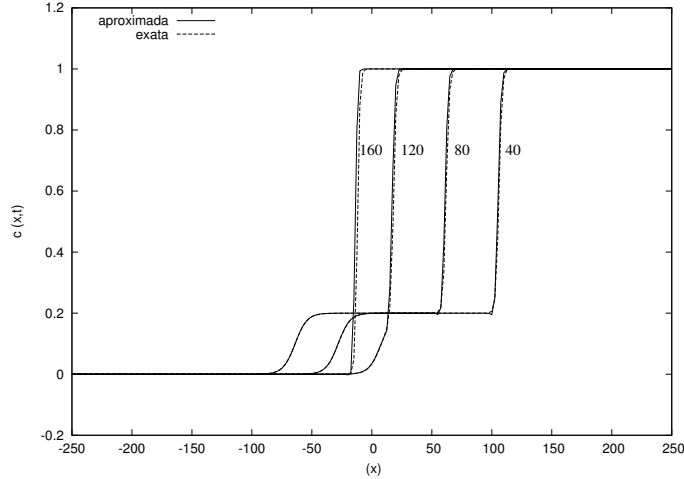


Figura 4.19: Distribuição da densidade populacional no espaço em diferentes momentos do tempo para  $\beta = 0.2$ ;  $v_0 = 0.1$  e  $v_1 = -1.0$ .

a invasão de um novo habitat, considera-se em (4.17) os parâmetros associados ao termo advectivo  $v_0$  e  $v_1$  não nulos.

A figura (4.19) mostra o comportamento da solução numérica para  $\beta = 0.2$ ;  $v_0 = 0.1$  e  $v_1 = -1.0$  em comparação com a solução exata em diferentes momentos de tempo. Novamente a solução numérica apresenta boa concordância com a solução exata para uma larga faixa de tempo.

A figura (4.20) exhibe o comportamento da migração independente da densidade  $v_0$  em situações de invasão/recuo para  $t = 160$  com  $\beta = 0.2$  e  $v_1 = 0$ , com  $v_0$  variando de  $-0.4$  a  $0.6$ . A solução em  $t = 120$  é apresentada na figura (4.21), para os mesmos valores de  $v_0$ , onde as setas indicam a direção das frentes de ondas. Comparando estas figuras verifica-se que a advecção incentiva a invasão da espécie quando  $v_0 < 0$ .

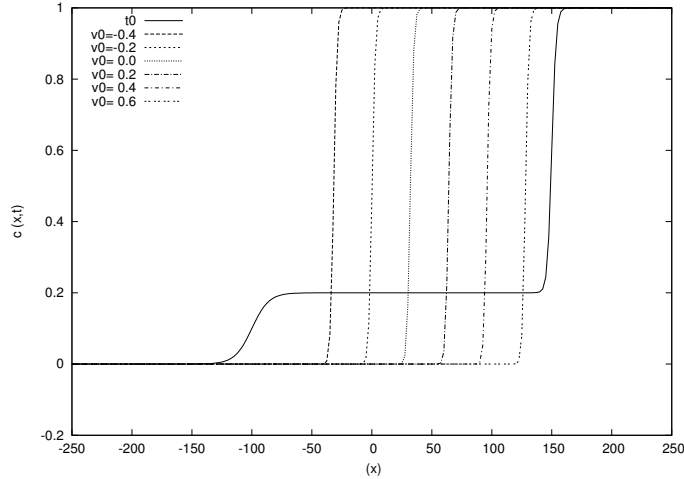


Figura 4.20: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 160$  para  $\beta = 0.2$  e  $v_1 = 0$ .

Por outro lado, o recuo da espécie só ocorre a partir de um limiar ( $v_0 = 0.4$ ) que depende da intensidade do efeito Allee. Neste ponto, os efeitos locais são balanceados pela difusão e pela advecção e a frente permanece no mesmo lugar.

O comportamento da migração dependente da densidade é mostrado para dois instantes de tempo  $t = 120$  e  $t = 160$  na figura (4.22) com  $\beta = 0.2$ ,  $v_0 = 0$  e  $v_1$  variando entre  $-3.0$  e  $3.0$ . Pode-se notar que a solução se comporta de maneira similar ao caso de migração independente da densidade:  $v_1 < 0$  incentiva a invasão da espécie e também existe um valor limite acima do qual o recuo da espécie ocorre.

Ainda na figura (4.22) pode-se notar que instabilidades numéricas aparecem para  $v_1 = -3.0$ . Estas oscilações localizadas, não físicas, podem ser completamente eliminadas usando a formulação SUPG (Brooks e Hughes, 1982) conduzindo ao resultado

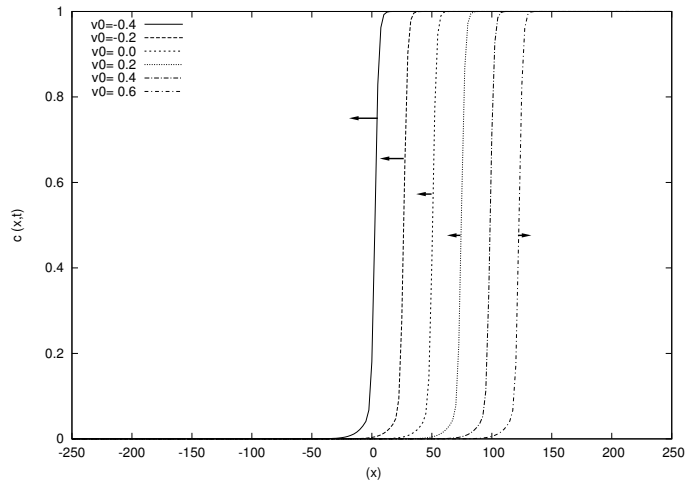


Figura 4.21: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 120$  para  $\beta = 0.2$  e  $v_1 = 0$ .

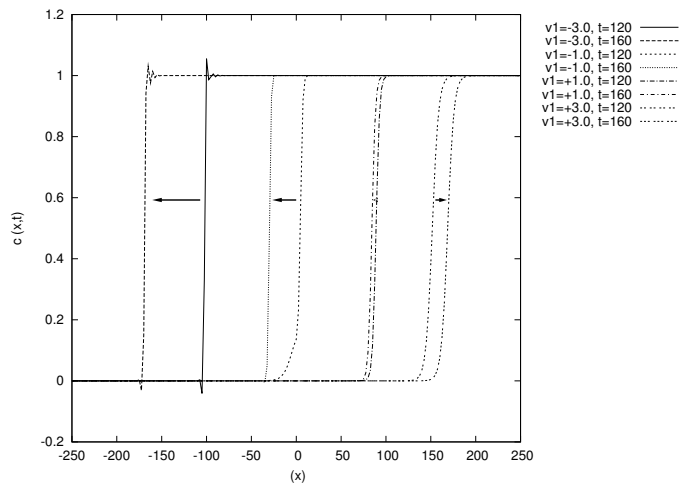


Figura 4.22: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 120$  para  $\beta = 0.2$  e  $v_0 = 0$ .

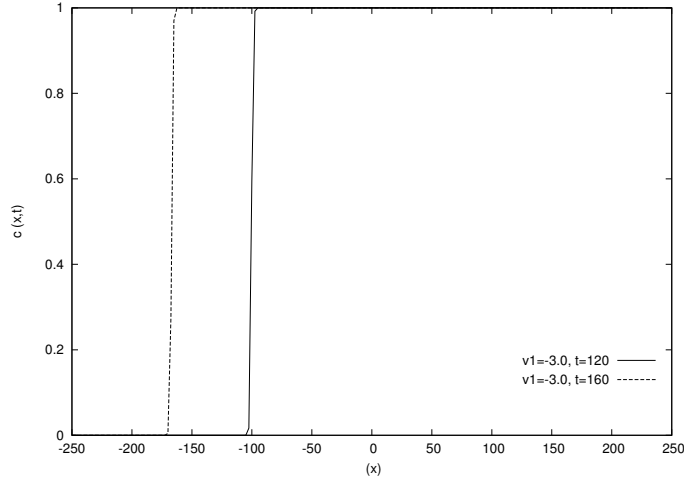


Figura 4.23: Distribuição da densidade populacional no espaço em  $t = 120$  para  $\beta = 0.2$  e  $v_0 = 0$ .

mostrado na figura (4.23) para os mesmos parâmetros.

### 4.3.2 Efeito Allee fraco

Os resultados numéricos foram obtidos utilizando como condição inicial a solução (A.14) no tempo  $t = 0$  com os parâmetros  $\beta = 0.2$ ,  $\phi_1 = 100$  e  $\phi_2 = -100$  em um domínio computacional  $\Omega = (-500, 500)$ , discretizado com 400 elementos igualmente espaçados e passos no tempo  $\Delta t = 0.1$ . Para investigar o comportamento do efeito Allee fraco nos cenários de invasão, apresenta-se alguns experimentos numéricos com  $-1 < \beta < 0$  e  $v_0, v_1$  nulos. A figura (4.24) exhibe a distribuição espacial da densidade populacional com um efeito Allee fraco ( $\beta = -0.2$ ) sem migração. Após uma rápida fase inicial transiente, as duas frentes colapsam, formando uma única frente

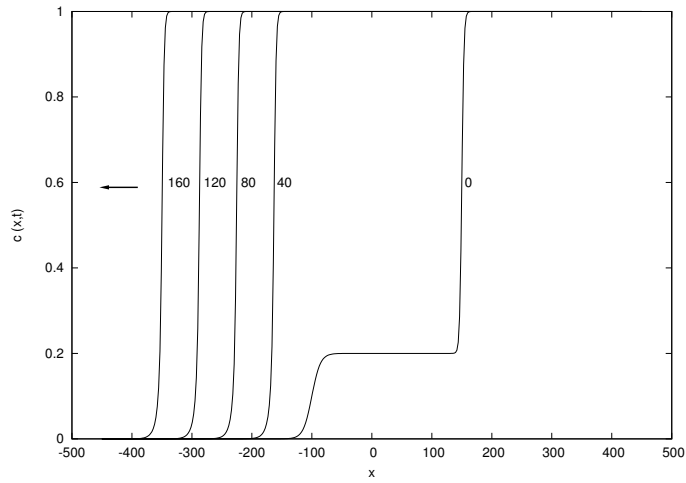


Figura 4.24: Distribuição espacial da densidade populacional em diferentes momentos do tempo para  $\beta = -0.2$ .

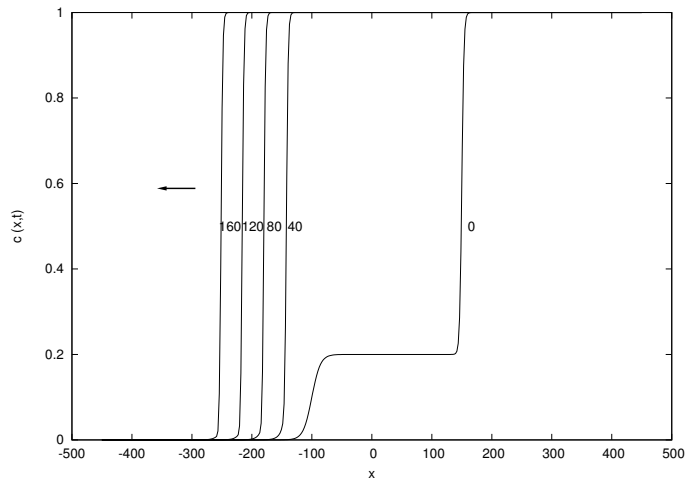


Figura 4.25: Distribuição espacial da densidade populacional em diferentes momentos do tempo para  $\beta = -0.1$ .



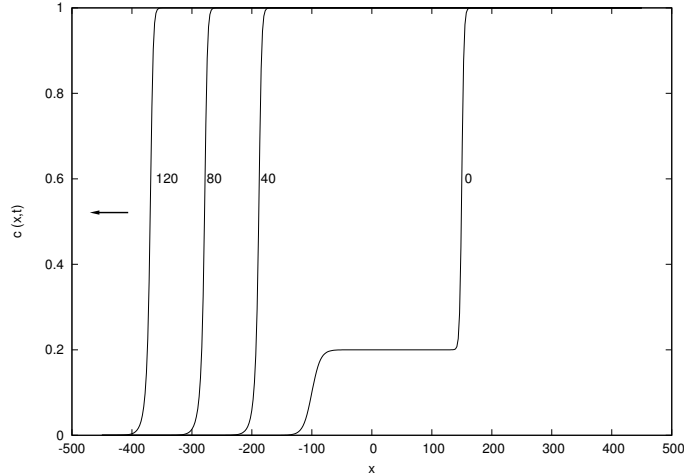


Figura 4.26: Distribuição espacial da densidade populacional em diferentes momentos do tempo para  $\beta = -0.3$ .

populacional que move-se rapidamente para a esquerda, estabelecendo a invasão. A velocidade da frente para  $\beta = -0.2$  é aproximadamente três vezes maior que para  $\beta = 0.2$ , para uma mesma condição inicial. As figuras (4.25) e (4.26) mostram a distribuição espacial da densidade populacional, para  $\beta = -0.1$  e  $\beta = -0.3$ , respectivamente, sem migração. Pode-se observar que um efeito Allee fraco não pode bloquear a invasão no caso sem migração e a velocidade da frente aumenta conforme a intensidade do efeito Allee diminui. O comportamento da advecção/migração no caso de espécies com efeito Allee fraco é similar ao observado quando a espécie possui um efeito Allee forte. A figura 4.27 exhibe a distribuição espacial da densidade populacional em diferentes momentos de tempo quando  $\beta = -0.2$ ,  $v_0 = 0.1$  e  $v_1 = -1.0$ .

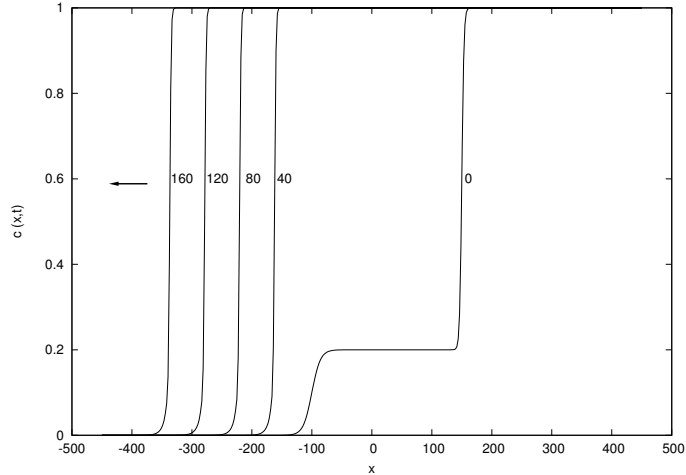


Figura 4.27: Distribuição espacial da densidade populacional em diferentes momentos do tempo para  $\beta = 0.2$ ,  $v_0 = 0.1$  e  $v_1 = -1.0$ .

Observa-se que estas velocidades afetam positivamente na taxa de invasão. Para prevenir a invasão é necessária uma contrapartida da advecção maior do que quando o existe um efeito Allee forte. Observa-se também que quando o efeito Allee presente na dinâmica populacional é fraco, a distribuição espacial da densidade populacional depende da condição inicial conforme os últimos cenários mostrados aqui. As figuras (4.28) e (4.29) apresentam a solução com  $\beta = -0.2$  sem migração obtidas com condição inicial (A.14) (com  $\beta = 0.5$ ,  $\phi_1 = 50$  e  $\phi_2 = -50$ ), e com a condição inicial linear, respectivamente. Quando comparadas com a figuras (4.24), pode-se notar que a velocidade da frente de ondas é fortemente afetada pela condição inicial.

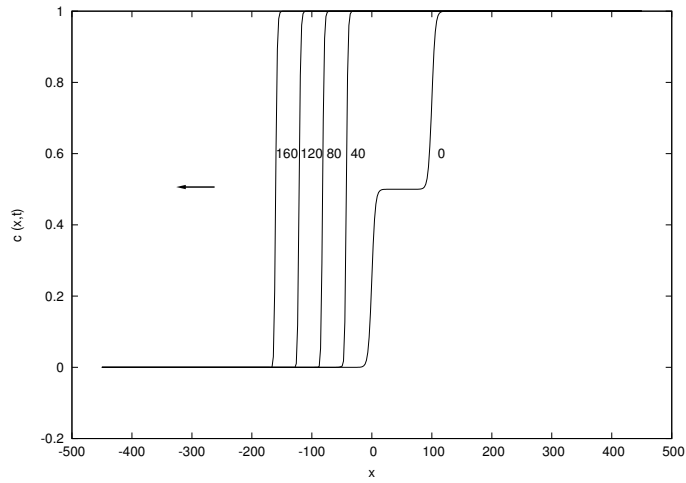


Figura 4.28: Distribuição espacial da densidade populacional em diferentes momentos do tempo para  $\beta = -0.2$  - condição inicial (A.14).

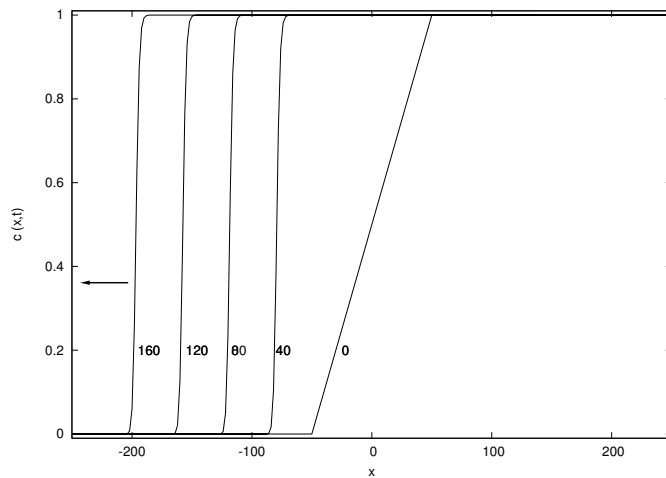


Figura 4.29: Distribuição espacial da densidade populacional em diferentes momentos do tempo para  $\beta = -0.2$  - condição inicial linear.

# Conclusões

Neste trabalho, a equação transiente de convecção-difusão-reação não-linear foi usada para modelar a dinâmica de populações de uma única espécie de organismos em diferentes situações. Sua resolução numérica foi obtida usando-se o método de Galerkin com elementos finitos lineares para a discretização espacial e o método de diferenças finitas de Crank-Nicolson para a discretização temporal. Em um caso considerado no qual os efeitos convectivos preponderam sobre os difusivos, o método SUPG foi utilizado em lugar do método de Galerkin, removendo as oscilações espúrias desta situação. Os resultados numéricos apresentados comprovam a precisão e estabilidade da solução aproximada quando comparados com as soluções exatas. Como as soluções exatas foram obtidas a partir de hipóteses bastante restritivas, a modelagem numérica apresentada possibilita avaliar a dinâmica de um processo qualquer para diversas situações de parâmetros, propiciando a simulação de cenários para uma grande variedade de problemas. Neste contexto, a metodologia numérica apresentada neste trabalho representa um avanço do ponto de vista de problemas ecológicos. Para

o problema de invasão, os resultados obtidos nas seções (4.3.1) e (4.3.2) demonstram que a invasão de uma espécie que possui um efeito Allee forte pode ser impedida pela sua incapacidade de atingir uma taxa de crescimento positiva. Esta característica, quantificada por  $\beta$ , associada a condições ambientais apropriadas podem bloquear a invasão. Por outro lado, isto não ocorre com uma espécie que apresenta efeito Allee fraco. Estes resultados estão totalmente em concordância com as referências na literatura (Okubo e Levin, 2001; Petrovskii e Li, 2003).

A maior vantagem do método numérico proposto é fornecer uma ferramenta confiável para o estudo da dispersão biológica ampliando os horizontes da pesquisa nesta área fornecendo cenários para uma grande variedade de problemas biológicos.

Por outro lado, o presente estudo, ainda preliminar, aponta na direção de muitos desenvolvimentos a serem abordados em trabalhos futuros. Na maior parte das simulações numéricas utilizou-se valores fictícios ou resultados de outros experimentos presentes na literatura (Skellam, 1951; Okubo e Levin, 2001). Com tais informações obteve-se resultados que indicam através dos gráficos os efeitos de fenômenos específicos (taxia, efeito Allee,...) sobre a dispersão populacional. Tais efeitos ou resultados são qualitativos, levando-nos a perceber a necessidade de um estreitamento entre as áreas de modelagem teórica e numérica com os experimentos de campo que possam fornecer subsídios para este tipo de pesquisa. Neste contexto, muitos outros modelos poderiam ser avaliados na modelagem numérica proposta. Em particular, nos

experimentos em que se considerou que a velocidade de convecção aumenta linearmente com a densidade populacional, poderiam alternativamente considerar relações mais complexas que tornassem o modelo mais realístico. Cabe mencionar também que considerou-se neste trabalho a dispersão num contexto de invasão biológica onde dentre as características capazes de aumentar o potencial de invasão da espécie está a existência de um ciclo reprodutivo *curto* (Rejmánek, 1996). Assim, utilizar um modelo em que os indivíduos migrem e se reproduzam ao mesmo tempo pode ser considerado adequado. Contudo, existem muitas situações em que estes dois processos são restritos a estágios diferentes da vida do organismo, requerendo a inclusão de estrutura etária (Deng e Hallam, 2004).

Finalmente, considerando o fato de que a dispersão tri-dimensional é difícil de ser observada (Okubo e Levin, 2001), a extensão do modelo proposto para domínios bi-dimensionais propiciaria a simulação de situações mais realistas. Esta etapa talvez seja a de mais imediata e fácil execução devido a metodologia numérica utilizada baseada no método dos elementos finitos. Neste sentido, pode-se utilizar a compreensão adquirida no modelo uni-dimensional, desenvolvido neste trabalho, em modelos bi-dimensionais e a partir de uma parceria com profissionais de áreas biológicas que possuem dados coletados fornecer cenários que possam realmente servir de apoio a decisões e planejamentos que diminuam o impacto ambiental negativo das dispersões de algumas espécies.

# Apêndice A

## Solução Analítica

Neste apêndice descreveremos os procedimentos para a obtenção da solução analítica da equação que modela o processo de invasão, levando em conta apenas os processos de difusão e de crescimento com efeito Allee forte. Para maiores detalhes, consultar as referências Ognev et al. (1995); Petrovskii e Li (2003) nas quais se baseia a descrição que aqui apresentaremos.

Consideremos, então a equação diferencial de difusão-reação, escrita na sua forma adimensionalizada como

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u), \quad f(u) = -\beta u + (1 + \beta)u^2 - u^3, \quad (\text{A.1})$$

sujeita às seguintes condições de contorno

$$u(x \rightarrow -\infty, t) = 0, \quad u(x \rightarrow \infty, t) = 1.$$

Vamos analisar inicialmente a situação quando existe a homogeneidade espacial. É conhecido que o sistema apresenta comportamentos distintos dependendo do valor

de  $\beta$ , que representa a intensidade do efeito Allee. Assumindo que a função de crescimento  $f(u)$  satisfaz

$$f(0) = 0 \quad \text{e} \quad f(1) = 0,$$

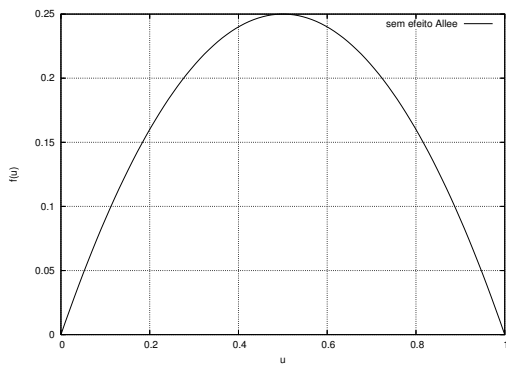
existe um ponto de equilíbrio trivial na origem e um ponto de equilíbrio não trivial no valor normalizado 1, quando o sistema está na sua capacidade de suporte. Quando a população exibe um efeito Allee forte, pode existir um outro ponto de equilíbrio entre 0 e 1. Neste caso, o parâmetro que define a intensidade do efeito Allee,  $\beta$  ( $0 < \beta < 1$ ), será este outro ponto de equilíbrio. A figura (A.1) apresenta a função de crescimento e a função de crescimento percapita para alguns valores de  $\beta$  entre  $-1$  e  $1$ .

A questão que se apresenta agora refere-se ao comportamento do sistema sujeito a heterogeneidade espacial. Para isso, passamos a apresentar o procedimento utilizado para a determinação da solução analítica de (A.1). Define-se, inicialmente, uma função auxiliar  $z(x, t)$ , de modo que a solução de (A.1) pode ser escrita na forma

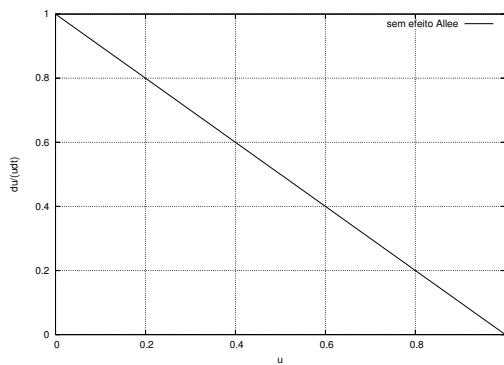
$$u(x, t) = \mu \frac{\partial z}{\partial x} [z - z_0]^{-1}, \quad (\text{A.2})$$

onde  $\mu$  é um coeficiente diferente de zero. O caso  $\mu = 0$  corresponde à solução trivial  $u(x, t) \equiv 0$ . Como do ponto de vista biológico se está interessado em soluções limitadas para  $u(x, t)$ ,  $z_0$  foi incluído no denominador para evitar singularidades. Se existe o limite  $\bar{z}$  para  $z(x, t)$  tal que  $z(x, t) \leq \bar{z}$  ou  $z(x, t) \geq \bar{z}$ , então  $z_0 < \bar{z}$  ou  $z_0 > \bar{z}$ , respectivamente.

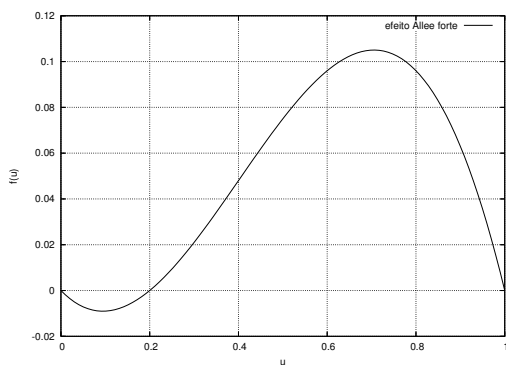




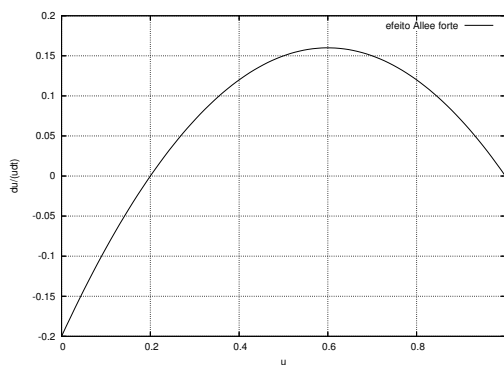
(a)



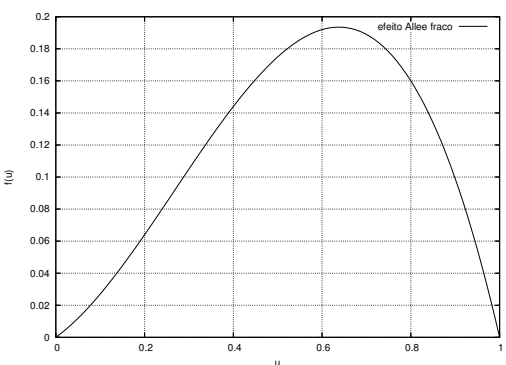
(b)



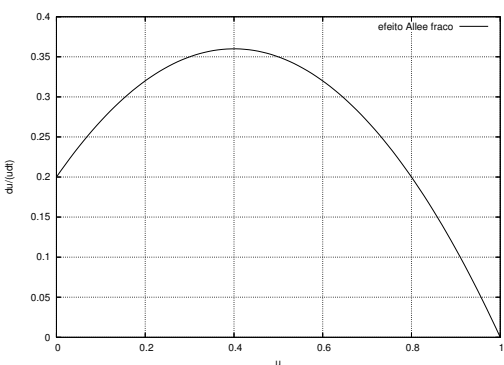
(c)



(d)



(e)



(f)

Figura A.1: Função de crescimento e a função de crescimento per-capita para alguns valores de  $\beta$ : (a) e (b) sem efeito Allee; (c) e (d)  $\beta=0.3$ ; (e) e (f)  $\beta=-0.3$ .

Substituindo (A.2) em (A.1), obtém-se

$$\begin{aligned}
& [z - z_0]^{-1} \left[ \frac{\partial^3 z}{\partial x^3} - \beta \frac{\partial z}{\partial x} - \frac{\partial^2 z}{\partial x \partial t} \right] + \\
& [z - z_0]^{-2} \left[ \frac{\partial z}{\partial t} - 3 \frac{\partial^2 z}{\partial x^2} + \mu (1 + \beta) \frac{\partial z}{\partial x} \right] + \\
& [z - z_0]^{-3} [2 - \mu^2] = 0.
\end{aligned}$$

Como a constante  $z_0$  é (aproximadamente) arbitrária e diferentes potências de  $[z - z_0]$  são linearmente independentes, a relação anterior é equivalente ao seguinte sistema:

$$\begin{aligned}
\frac{\partial^2 z}{\partial x \partial t} &= \frac{\partial^3 z}{\partial x^3} - \beta \frac{\partial z}{\partial x}; \\
\frac{\partial z}{\partial t} &= 3 \frac{\partial^2 z}{\partial x^2} - \mu (1 + \beta) \frac{\partial z}{\partial x}; \\
\mu &= \pm \sqrt{2}.
\end{aligned} \tag{A.3}$$

Consideremos, inicialmente, o valor positivo de  $\mu$ , isto é,  $\mu = \sqrt{2}$ . Neste caso, derivando (A.3-b) em relação a  $x$  e usando (A.3-a), o sistema anterior se reduz ao seguinte sistema de duas equações lineares

$$\begin{aligned}
\frac{\partial^3 z}{\partial x^3} - \frac{(1 + \beta)}{\sqrt{2}} \frac{\partial^2 z}{\partial x^2} + \frac{\beta}{2} \frac{\partial z}{\partial x} &= 0; \\
\frac{\partial z}{\partial t} &= 3 \frac{\partial^2 z}{\partial x^2} - \sqrt{2} (1 + \beta) \frac{\partial z}{\partial x}.
\end{aligned} \tag{A.4}$$

A equação característica correspondente a (A.4-a) pode ser escrita na forma

$$\lambda \left[ \lambda^2 - \frac{(1 + \beta)}{\sqrt{2}} \lambda + \frac{\beta}{2} \right] = 0, \tag{A.5}$$

cuja solução fornece, além da solução trivial,

$$\lambda_1 = \frac{\beta}{\sqrt{2}} \quad e \quad \lambda_2 = \frac{1}{\sqrt{2}}, \quad (\text{A.6})$$

se

$$(1 + \beta)^2 - 4\beta > 0. \quad (\text{A.7})$$

Tal condição é sempre satisfeita para a função de crescimento considerada. Assim, a função  $z(x, t)$  é determinada por

$$z(x, t) = f_0(t) + f_1(t) \exp(\lambda_1 x) + f_2(t) \exp(\lambda_2 x). \quad (\text{A.8})$$

Para obtermos as funções  $f_0(t)$ ,  $f_1(t)$  e  $f_2(t)$ , substituímos (A.8) em (A.4-b), conduzindo ao seguinte sistema de três equações ordinárias

$$\begin{aligned} \frac{df_0}{dt} &= 0; \\ \frac{df_1}{dt} &= \left[ 3\lambda_1 - \sqrt{2}(1 + \beta) \right] \lambda_1 f_1; \\ \frac{df_2}{dt} &= \left[ 3\lambda_2 - \sqrt{2}(1 + \beta) \right] \lambda_2 f_2, \end{aligned} \quad (\text{A.9})$$

cuja solução fornece

$$\begin{aligned} f_0(t) &= C_0; \\ f_1(t) &= C_1 \exp(\gamma_1 t), \quad \gamma_1 = 3\lambda_1^2 - \sqrt{2}(1 + \beta)\lambda_1; \\ f_2(t) &= C_2 \exp(\gamma_2 t), \quad \gamma_2 = 3\lambda_2^2 - \sqrt{2}(1 + \beta)\lambda_2. \end{aligned} \quad (\text{A.10})$$

Assim, a função  $z(x, t)$  pode ser escrita como

$$z(x, t) = C_0 + C_1 \exp(\lambda_1 x + \gamma_1 t) + C_2 \exp(\lambda_2 x + \gamma_2 t), \quad (\text{A.11})$$

onde as constantes  $C_0, C_1$  e  $C_2$  serão determinadas a partir da condição inicial. Substituindo agora (A.11) em (A.2) obtém-se finalmente

$$u(x, t) = \sqrt{2} \frac{C_1 \lambda_1 \exp(\lambda_1 x + \gamma_1 t) + C_2 \lambda_2 \exp(\lambda_2 x + \gamma_2 t)}{(C_0 + z_0) + C_1 \exp(\lambda_1 x + \gamma_1 t) + C_2 \exp(\lambda_2 x + \gamma_2 t)}. \quad (\text{A.12})$$

Note que se  $(C_0 + z_0), C_1$  e  $C_2$  tiverem o mesmo sinal, então  $u(x, t)$  será sempre positiva, o que é biologicamente relevante. Sabendo-se ainda que  $\sqrt{2}\lambda_1 = \beta$  e  $\sqrt{2}\lambda_2 = 1^1$ , conforme (A.6), e fazendo

$$B_1 = \frac{C_1}{C_0 + z_0} \quad \text{e} \quad B_2 = \frac{C_2}{C_0 + z_0},$$

a equação (A.12) pode ser reescrita como

$$u(x, t) = \frac{\beta B_1 \exp(\lambda_1 x + \gamma_1 t) + B_2 \exp(\lambda_2 x + \gamma_2 t)}{1 + B_1 \exp(\lambda_1 x + \gamma_1 t) + B_2 \exp(\lambda_2 x + \gamma_2 t)}. \quad (\text{A.13})$$

Podemos reescrever as constantes  $B_i$  como

$$B_1 = \exp\left(\ln\left[\frac{C_1}{C_0 + z_0}\right]\right) \quad \text{e} \quad B_2 = \exp\left(\ln\left[\frac{C_2}{C_0 + z_0}\right]\right),$$

de modo que obtém-se

$$u(x, t) = \frac{\beta \exp\left(\lambda_1 x + \gamma_1 t + \ln\left[\frac{C_1}{C_0 + z_0}\right]\right) + \exp\left(\lambda_2 x + \gamma_2 t + \ln\left[\frac{C_2}{C_0 + z_0}\right]\right)}{1 + \exp\left(\lambda_1 x + \gamma_1 t + \ln\left[\frac{C_1}{C_0 + z_0}\right]\right) + \exp\left(\lambda_2 x + \gamma_2 t + \ln\left[\frac{C_2}{C_0 + z_0}\right]\right)},$$

---

<sup>1</sup>Se o efeito Allee é forte, estes são exatamente os pontos de equilíbrio não-triviais do problema espacialmente homogêneo.

que pode ser reescrita simplesmente como

$$u(x, t) = \frac{\beta \exp(\lambda_1 \xi_1) + \exp(\lambda_2 \xi_2)}{1 + \exp(\lambda_1 \xi_1) + \exp(\lambda_2 \xi_2)}, \quad (\text{A.14})$$

onde

$$\begin{aligned} \xi_1 &= x + \frac{\gamma_1}{\lambda_1} t + \frac{1}{\lambda_1} \ln \left[ \frac{C_1}{C_0 + z_0} \right]; \\ \xi_2 &= x + \frac{\gamma_2}{\lambda_2} t + \frac{1}{\lambda_2} \ln \left[ \frac{C_2}{C_0 + z_0} \right]. \end{aligned}$$

Para simplificar denotaremos

$$\xi_i = x - n_i t + \phi_i, \quad i = 1, 2,$$

onde

$$n_i = \sqrt{2}(1 + \beta) - 3\lambda_i \quad \text{e} \quad \phi_i = \frac{1}{\lambda_i} \ln \left[ \frac{C_i}{C_0 + z_0} \right].$$

Consideremos agora o valor negativo de  $\mu$  em (A.3), que conduz à uma equação característica cuja solução além da trivial é

$$\lambda_1 = \frac{-1}{\sqrt{2}} \quad \text{e} \quad \lambda_2 = \frac{-\beta}{\sqrt{2}}.$$

Realizando o mesmo procedimento feito anteriormente, obtém-se expressão final para a solução desejada semelhante a (A.14), apresentando simetria com relação à origem.

Assim, sem perda de generalidade, vamos assumir daqui em diante a solução (A.14), obtida com  $\mu = \sqrt{2}$ . Esta solução para  $\beta = 0.2$ ,  $\phi_1 = 100$  e  $\phi_2 = -100$  está

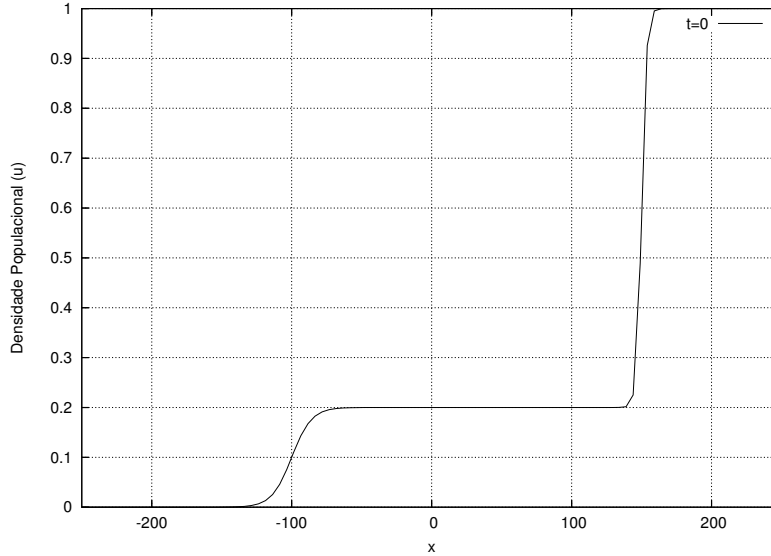


Figura A.2: Distribuição espacial da densidade populacional em  $t = 0$  for  $\beta = 0.2$ ,  $\phi_1 = 100$  e  $\phi_2 = -100$ .

mostrada na figura (A.2) para  $t = 0$ . Esta solução apresenta duas frentes de onda parciais que conectam os dois estados homogêneos estáveis  $u = 0$  e  $u = 1$  com o estado instável  $u = \beta$ . A separação entre estas frentes parciais é definida pelos valores  $\phi_i$ , que estabelecem suas posições (fases). A título de ilustração, as figuras (A.3) e (A.4) apresentam a solução em  $t = 0$  para  $\phi_1 = 50$  e  $\phi_2 = -50$ , e  $\phi_1 = 0$  e  $\phi_2 = 0$ , respectivamente.

À medida que o tempo evolui, estas duas frentes parciais se propagam uma na direção da outra, até se colapsarem formando uma única frente de onda. A partir daí, esta frente de onda se propagará com velocidade e direção definidas pelo balanço entre os efeitos difusivo e reativo presentes. Assim, dependerá explicitamente do parâmetro

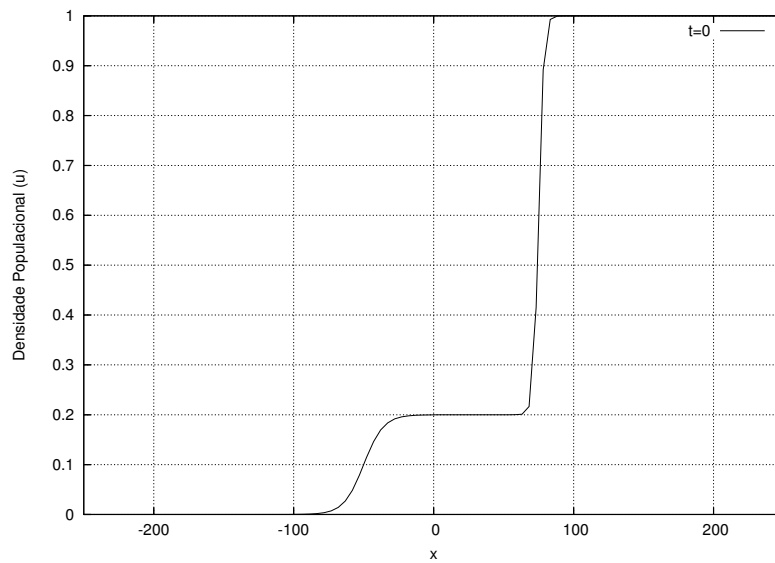


Figura A.3: Distribuição espacial da densidade populacional em  $t = 0$  for  $\beta = 0.2$ ,  $\phi_1 = 50$  e  $\phi_2 = -50$ .

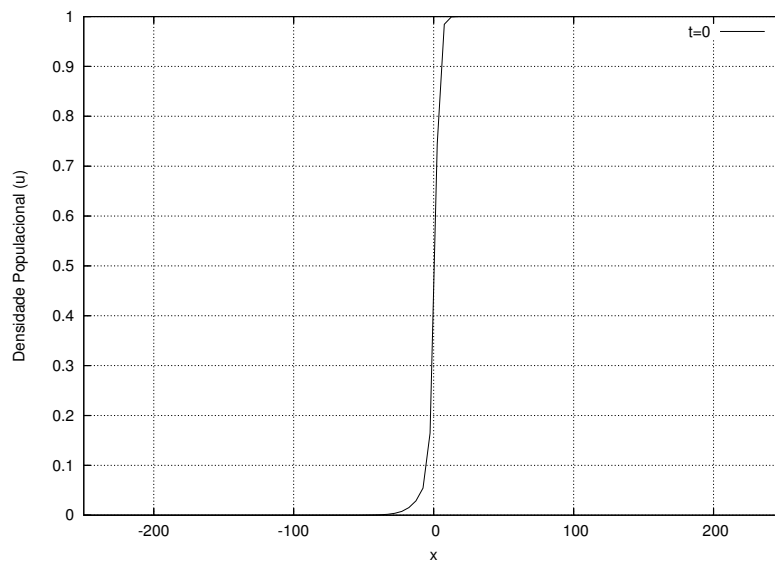


Figura A.4: Distribuição espacial da densidade populacional em  $t = 0$  for  $\beta = 0.2$ ,  $\phi_1 = 0$  e  $\phi_2 = 0$ .

$\beta$ . A figura (A.5) apresenta a solução  $u(x, t)$ , com  $\beta = 0.2$ ,  $\phi_1 = 100$  e  $\phi_2 = -100$ , para vários intervalos de tempo. Para estes parâmetros, observa-se que a frente de onda se propaga para a esquerda, conforme indicado pela seta.

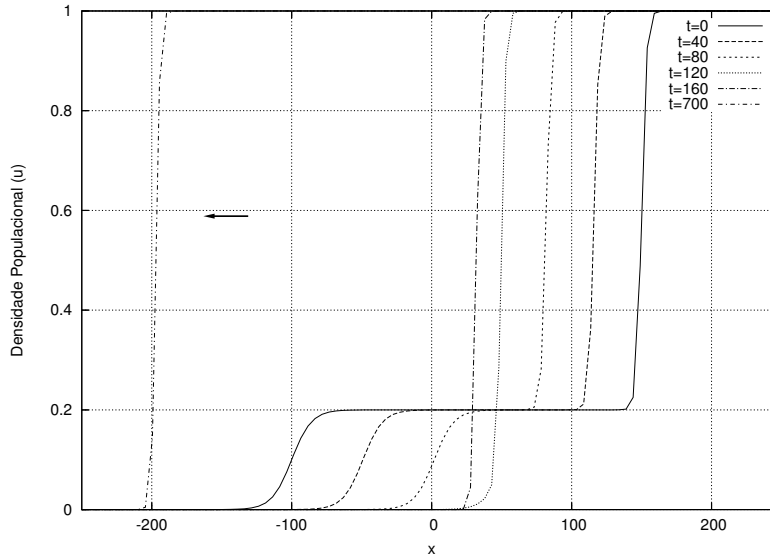


Figura A.5: Distribuição espacial da densidade populacional em diferentes passos de tempo para  $\beta = 0.2$ ,  $\phi_1 = 100$  e  $\phi_2 = -100$ .

Do ponto de vista biológico, esta situação representa um processo de invasão. Assim, para um tempo suficientemente grande (ou valores apropriados de  $\phi_i$ ), a solução se reduz à propagação de uma única frente expressa por

$$u(x, t) = \frac{\exp(\lambda_2 \xi_2)}{1 + \exp(\lambda_2 \xi_2)}, \quad (\text{A.15})$$

que se propaga com velocidade dada por

$$n_2 = \sqrt{2}(1 + \beta) - \frac{3}{\sqrt{2}} = \frac{2\beta - 1}{\sqrt{2}}. \quad (\text{A.16})$$



Observe que como  $\lambda_1$  é menor que  $\lambda_2$ , conforme (A.6), isto sempre é verdade, sendo que a direção da propagação dependerá do parâmetro  $\beta$  :

$$\begin{cases} n_2 < 0 & \text{para } \beta < \frac{1}{2} \quad (\text{invasão}); \\ n_2 = 0 & \text{para } \beta = \frac{1}{2} \quad (\text{frente estacionária}); \\ n_2 > 0 & \text{para } \beta > \frac{1}{2} \quad (\text{recuo}). \end{cases}$$

Quando o modelo prevê que a dispersão do organismo também está sujeita à efeitos de migração independente da densidade, isto é, relacionados ao ambiente físico, a dinâmica da população passa a ser descrita por:

$$\frac{\partial u}{\partial t} + a_0 \frac{\partial u}{\partial x} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u), \quad f(u) = -\beta u + (1 + \beta) u^2 - u^3, \quad (\text{A.17})$$

onde  $a_0$  é a velocidade do meio (adimensionalizada). A determinação da solução analítica, neste caso, é quase imediata, bastando fazer uma mudança de variável tal que

$$z = x - a_0 t \quad \text{e} \quad u = \tilde{u}(z, t),$$

de modo que (A.17) é reescrita como

$$\frac{\partial \tilde{u}}{\partial t} = \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial z^2} + f(\tilde{u}), \quad f(\tilde{u}) = -\beta \tilde{u} + (1 + \beta) \tilde{u}^2 - \tilde{u}^3.$$

Assim, a solução de (A.17) é obtida segundo o mesmo procedimento descrito. Após um tempo suficientemente grande para o qual uma única frente de onda é formada, a solução  $u(x, t)$  é dada por

$$u(x, t) = \frac{\exp\left(\lambda_2 \tilde{\xi}_2\right)}{1 + \exp\left(\lambda_2 \tilde{\xi}_2\right)},$$

onde  $\tilde{\xi}_2 = x + (n_2 + a_0)t + \phi_2$ , com a velocidade da frente igual a  $n_2 + a_0$ . Observa-se aí o efeito da velocidade  $a_0$  sobre o processo de invasão e sua relação com a magnitude do efeito Allee, resumidamente descrito como:

$$\begin{cases} n_2 + a_0 < 0 & \text{para } \beta < \frac{1}{2}(1 - \sqrt{2}a_0) & \text{(invasão);} \\ n_2 = -a_0 & \text{para } \beta = \frac{1}{2}(1 - \sqrt{2}a_0) & \text{(frente estacionária);} \\ n_2 + a_0 > 0 & \text{para } \beta > \frac{1}{2}(1 - \sqrt{2}a_0) & \text{(recuo).} \end{cases}$$

Finalmente, a última situação que trataremos é a que prevê a dispersão do organismo quando sujeita à efeitos de migração dependente da densidade, isto é, relacionados à um estímulo de dispersão direcional que depende da pressão populacional. Nesta situação, a dinâmica da população passa a ser descrita por:

$$\frac{\partial u}{\partial t} + a_1 u \frac{\partial u}{\partial x} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u), \quad f(u) = -\beta u + (1 + \beta)u^2 - u^3, \quad (\text{A.18})$$

onde  $a_1 u$  representa uma velocidade (adimensionalizada) que define um estímulo direcional para a migração devido a um fator biológico. No modelo utilizado, define-se uma dependência linear da velocidade com a densidade populacional. A determinação da solução analítica, neste caso, não é tão imediata, visto que o sistema (A.3), obtido usando (A.2), agora passa a ser

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 z}{\partial x \partial t} &= \frac{\partial^3 z}{\partial x^3} - \beta \frac{\partial z}{\partial x}; \\ \frac{\partial z}{\partial t} &= (3 + a_1 \bar{\mu}) \frac{\partial^2 z}{\partial x^2} - \bar{\mu} (1 + \beta) \frac{\partial z}{\partial x}; \\ \bar{\mu} &= \frac{1}{2} \left( a_1 \pm \sqrt{a_1^2 + 8} \right). \end{aligned} \quad (\text{A.19})$$

Podemos considerar novamente aqui somente o valor positivo de  $\bar{\mu}$  (o valor negativo representa a solução simétrica em relação à origem). Seguindo o mesmo procedimento anterior, que consiste em derivar (A.19-b) em relação a  $x$  e usar (A.19-a), o sistema anterior se reduz ao seguinte sistema de duas equações lineares

$$(2 + a_1\bar{\mu}) \frac{\partial^3 z}{\partial x^3} - (1 + \beta) \bar{\mu} \frac{\partial^2 z}{\partial x^2} + \beta \frac{\partial z}{\partial x} = 0;$$

$$\frac{\partial z}{\partial t} = (3 + a_1\bar{\mu}) \frac{\partial^2 z}{\partial x^2} - (1 + \beta) \bar{\mu} \frac{\partial z}{\partial x}. \quad (\text{A.20})$$

A solução, além da trivial, da equação característica associada a (A.20-a) é

$$\bar{\lambda}_1 = \frac{\beta}{\bar{\mu}} \quad e \quad \bar{\lambda}_2 = \frac{1}{\bar{\mu}}, \quad (\text{A.21})$$

de modo que a função auxiliar  $z(x, t)$  é determinada como (A.8), where

$$f_0(t) = \bar{C}_0 \quad e \quad f_i(t) = \bar{C}_1 \exp(\bar{\gamma}_i t), \quad (\text{A.22})$$

$$\bar{\gamma}_i = (3 + a_1\bar{\mu}) \bar{\lambda}_i^2 - \bar{\mu}(1 + \beta) \bar{\lambda}_i, \quad i = 1, 2. \quad (\text{A.23})$$

Considerando agora os mesmos argumentos sobre as constantes de modo a garantir positividade da solução, obtém-se a solução

$$u(x, t) = \frac{\beta \exp(\bar{\lambda}_1 \bar{\xi}_1) + \exp(\bar{\lambda}_2 \bar{\xi}_2)}{1 + \exp(\bar{\lambda}_1 \bar{\xi}_1) + \exp(\bar{\lambda}_2 \bar{\xi}_2)}, \quad (\text{A.24})$$

para a qual  $\bar{\xi}_i = x - \bar{n}_i t + \phi_i$ ,  $\bar{n}_i = \bar{\mu}(1 + \beta) - (3 + a_1\bar{\mu}) \bar{\lambda}_i$ ,  $i = 1, 2$ . A solução (A.24) tem propriedades similares a (A.14). Como  $\bar{\lambda}_1 < \bar{\lambda}_2$ , a solução (A.24) descreve

uma única frente populacional para um tempo suficientemente grande definida pela seguinte expressão:

$$u(x, t) = \frac{\exp(\bar{\lambda}_2 \bar{\xi}_2)}{1 + \exp(\bar{\lambda}_2 \bar{\xi}_2)},$$

que se propaga com a velocidade  $\bar{n}_2 = \bar{\mu}(1 + \beta) - (3 + a_1 \bar{\mu}) / \bar{\mu}$ , que depende tanto de  $\beta$  quanto de  $a_1$ . Note que quando  $a_1 = 0$ ,  $\bar{\mu} = \mu$ , reproduzindo o resultado (A.14).

O caso geral com migração independente e dependente da densidade é expresso consolidando-se os resultados anteriores, conduzindo a

$$u(x, t) = \frac{\beta \exp(\bar{\lambda}_1 [x - (\bar{n}_1 + a_0)t + \phi_1]) + \exp(\bar{\lambda}_2 [x - (\bar{n}_2 + a_0)t + \phi_2])}{1 + \exp(\bar{\lambda}_1 [x - (\bar{n}_1 + a_0)t + \phi_1]) + \exp(\bar{\lambda}_2 [x - (\bar{n}_2 + a_0)t + \phi_2])}.$$

Semelhantemente, três situações podem ocorrer:

$$\left\{ \begin{array}{ll} \bar{n}_2 + a_0 < 0 & \text{(invasão);} \\ \bar{n}_2 = -a_0 & \text{(frente estacionária);} \\ \bar{n}_2 + a_0 > 0 & \text{(recuo).} \end{array} \right.$$

# Referências Bibliográficas

Allee, W., 1931. *Animal Aggregations: A Study in General Sociology*. University of Chicago.

Allen, L., Allen, E., Kunst, C., Sosebee, R., 1991. A diffusion model for dispersal of *Opuntia imbricata* (cholla) on rangeland. *J.Ecol.* 79, 1123–1135.

Almeida, R., Delphim, S., Costa, M., 2004. A numerical model to solve non-linear population dynamics problems. In: *Proceedings of European Congress on Computational Methods in Applied Sciences and Engineering (ECOOMAS)*. University of Jyväskylä, Department of Mathematical Information Technology.

Alt, W., 1980. Biased random walk models for chemotaxis and related diffusion approximations. *J.Math.Biol.* 9, 147–177.

Andow, D., Kareiva, P., Levin, S., A.Okubo, 1990. Spread of invading organisms. *Landscape Ecol.* 4, 177–188.

- Aronson, D., Weinberger, H., 1978. Multidimensional nonlinear diffusion arising in population genetics. *Advances in Mathematics* 30, 33–76.
- Art, H., 1993. *The dictionary of ecology and environmental science*. Henry Hold and Company inc first edition.
- Baker, H. G., 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology System* 5, 1–24.
- Baker, H. G., 1986. Patterns of plant invasion in north america. In: *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag, New York, pp. 44–57.
- Berg, H., Brown, D., 1974. Chemotaxis in escherichia coli analysed by three-dimensional tracking. *Antibiotixd and Chemotherapy* 19, 103–131.
- Bromson, M., 1978. Maximal displacement of branching brownian motion. *Communications on Pure and Applied Mathematics* 31, 531–581.
- Brooks, A. N., Hughes, T. J. R., 1982. Streamline upwind Petrov-Galerkin formulations for convection dominated flows with particular emphasis on the incompressible Navier-Stokes equations. *Computer Methods in Applied Mechanics and Engineering* 32, 199–259.

- Carbonel, C., Valentin, J., 1999. Numerical modelling of phyto-plankton bloom in the upwelling ecosystem of cabo frio(brazil). *Ecological Modelling* 116, 135–148.
- Clark, W.Colin, 1991. The optimal management of renewable resources. In: *Mathematical Bioeconomics*. John Wiley e Sons, Inc., New York, pp. 405–410.
- Courchamp, F., Clutton-Brock, T., Grenfell, B., 1999. Inverse density dependence and the allee effect. *Trends Ecology Evolution* 14, 405–410.
- Davis, H., Taylor, C., Cville, J., Strong, D., 2004. An allee effect at the front of a plant invasion: *Spartina* in a pacific estuary. *Journal of Ecology* 92, 321–327.
- Delphim, S., Almeida, R., Costa, M., 2004. A numerical model to solve non-linear biological invasion problems with strong and weak allee effect. In: *Proc. of the Fourth Brazilian Symp. on Mathematical and Computational Biology vol.2*. Rubem Mondaini.
- Deng, Q., Hallam, T., 2004. Numerical approximations for an age-structured model of a population dispersing in a spatially heterogeneous environment. *Mathematical Medicine and Biology* 21, 247–268.
- Dobzhansky, T., Wright, S., 1943. Genetics of natural populations. x. dispersion rate in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 28, 304–340.

- Drake, J., Mooney, H., DiCasteri, F., R.H., G., Kruger, F., Rejmanek, M., Williamson, M., 1989. *Biological Invasion: a Global Perspective*. Wiley, Sons, Chichester, UK.
- Ducas, R., Real, L., 1993. Effects of recent experience on foraging decisions by bumble bees. *Oecologia* 94, 244–246.
- Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Sol, D., 2003. The ecology of birds introductions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 71–98.
- Edelstein-Keshet, L., 1986. *Mathematical models in biology*. Random House, New York, New York, USA.
- Ehrlich, P., 1989. Attributes of invaders and the invading process: Vertebrates. In: *Biological Invasion: A Global prespective*. Wiley and Sons, New York, pp. 315–328.
- Elton, C., 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen and Company, London.
- Fife, P., 1979. Mathematical aspects of reacting and diffusing systems. In: *Lecture Notes in Biomathematics vol.28*. Springer-Verlag.
- Fisher, R., 1937. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics* 7, 355–369.



for Environment Food, D. D., Affairs, R., 2004.

Gaylord, B., Gaines, S., 2000. Temperature of transport? range limits in marine species mediated solely by flow. *The American Naturalist* 155, 769–789.

GISP Global Invasive Species Program, 2005. 1100 of the world's worst invasive alien species. [www.issg.org/database/species/search.asp?st=100ss&fr=1&sts=sss#SpeciesList](http://www.issg.org/database/species/search.asp?st=100ss&fr=1&sts=sss#SpeciesList).

Gurtin, M., McCammy, R., 1977. On the diffusion of biological population. *Mathematical Biosciences* 33, 35–49.

Gutierrez, A., 1996. *Applied population ecology*, 1st Edition. Wiley.

Haccou, P., Iwasa, Y., 1996. Establishment probability in fluctuating environments: a branching process model. *Theoretical Population Biology* 50, 254–280.

Hastings, A., 1996. Models of spatial spread: a synthesis. *Biological Conservation* 78, 143–148.

Hauke, G., Olivares, G., 2001. Variational subgrid scale formulations for the advection-diffusion-reaction equations. *Computer Methods in Applied Mechanics and Engineering* 190, 6847–6865.

Hengeveld, R., 1989. *Dynamics of biological invasion*. Chapman e hall, London.

- Hengeveld, R., 1994. Small step invasion research. *Trends Ecol.Evol.* 9, 339–342.
- Higgins, S., Richardson, D., 1996. A review of models of alien plant spread. *Ecological Modelling* 87, 249–265.
- Holmes, E., Lewis, M., Banks, J., Veit, R., 1994. Partial differential equations in ecology: Spatial interactions and population dynamics. *Ecology* 75, 17–29.
- Hopf, F., Hopf, F., 1985. The role of the allee effect in species packing. *Theoretical Population Biology* 27, 27–50.
- Howard, L., Fiske, W. F., 1985. The importation into the united states of the parasites of the gypsy-moth and the brown-tail moth. U. S. Department of Agriculture, Bureau of Entomology Bulletin 91.
- Hughes, T., 2000. the finite element method - Linear Static and Dynamic Finite Element Analysis. Dover Publications, Inc.
- ISSG, 2005. A selection from the global invasive species database. <http://www.iucn.org/biodiversityday/booklettext.doc>.
- Johnson, C., 1990. Numerical solution of partial differential equations by the finite elements method. Cambridge University Press.
- Jones, R., 1959. A method of analysis of some tagged haddock return. *J. du Conseil int. Explor. Mer.* 25, 58–72.

- Kareiva, P., 1982. Experimental and mathematical analyses of herbivore movement: quantifying the influence of plant spacing and quality on foraging discrimination. *Ecological Monographs* 52, 261–282.
- Kareiva, P., G.Odell, 1987. Swarms of predators exhibit prey taxis if individual predators us area-restricted seach. *Amer.Nat* 130, 207–228.
- Keller, E., L.A.Segel, 1971. Model fo chemotaxis. *J. Theor. Biol.* 30, 225–234.
- Kollar, C., Lodge, D., 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.* 16, 199–204.
- Kot, Lewis, M., Driessche, M., Den, P. V., 1996. Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology* 77.
- Lande, R., 1998. Demographic stochasticity and allee effect on a scale with isotropic noise. *Oikos* 83, 353–358.
- Lewis, M., Kareiva, P., 1993. Allee dynamics and the spread of invading organism. *Theoretical Population Biology* 43, 141–158.
- Liebhold, A., 2003. The allee effect, stochastic dynamics and the eradication of alien species. *Ecology Letters* 6, 133–140.
- Mack, R., 1985. Invadings plants: Their potential contribution to population biology. *Studies in Plant Demography*. Academic Press, London, pp. 127–142.

- Mitchell, J., M.Martinez-Alonzo, J.Lalucat, I.Esteve, S.Brow, 1991. Velocity changes, long runs, and reversals in the chromatium munis swimming response. *J. Bact* 173(3), 997–1003.
- Moody, M.E.and Marck, R., 1988. Controlling the spread of plant invasions: The importance of nascent foci. *j.Appl. Ecol.* 25, 1009–1021.
- Mooney, H., J.A.Drake, 1986. Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Springer-Verlag, New York.
- Moylle, P., 1986. Fish introductions into north america patterns and ecological impact. In: Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii. Springer-Verlag, New York, pp. 27–43.
- Murray, J., 1989. Mathematical Biology. Springer-Verlag.
- Myers, R., Barrowman, N., Hutchings, J., Rosenberg, A., 1995. Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. *Science* 269.
- Nelder, J., 1961. The fitting of a generalization of the logistic curve. *Biometrics* 17, 89.
- Newsome, A., Noble, I., 1986. Ecological and physiological characters of invading species. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Ch. 1, pp. 1–20.

Nossal, R., Weiss, G., 1989. A descriptive theory of cell migration on surfaces. *J.theor. Biol.* 47, 103–113.

O'Connor, R., 1986. Biological characteristics of invaders among bird species in britain. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 314, 583–598.

Odendaal, F., Turchin, P., Stermitz, F., 1988. An incidental-effect hipotesis explaining aggregation of males in a population of *euphydryas anicia*. *Amer. Nat.* 132, 735–749.

Odum, E. P., 1931. *Ecology*. Georgia University.

Ognev, M., Petrovskii, V., Prostokishin, V., 1995. Dynamics of formation of a switching wave in a dissipative bistable medium. *Tech. Phis.* 40, 521–525.

Okubo, A., Levin, S. A., 2001. *Diffusion and Ecological Problems Mathematical Models*. Spring-Verlag.

Okubo, A., P.K.Maini, M.H.Williamson, J.D.Murray, 1989. On the spatial spread of the grey squirrel in britain. *Proc. R. Soc. Lond.* B238, 113–125.

Oliveira, M., 2001. A globalização das moscas brancas. [www.radiobras.gov.br/ct/artigos/2001/artigo\\_231101.htm](http://www.radiobras.gov.br/ct/artigos/2001/artigo_231101.htm).

Oliveira, M. R. V., 2005. Defesa sanitária - epidemias globais. [ice-wall2.cenargen.embrapa.br:85/rsvweb/rsvnoticia/rsvnt0007.asp](http://ice-wall2.cenargen.embrapa.br:85/rsvweb/rsvnoticia/rsvnt0007.asp).

- Othmer, H.G., S. D., Alt, W., 1988. Models of dispersal in biological systems. *J. Math. Biol.* 26, 263–298.
- Parker, I., D.Simberloff, W.M.Lonsdale, K.Goodell, et al., M., 1999. Impact: Toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biol.Invasions* 1, 3–19.
- Patlak, C., 1953. Random walk with persistence and external bias. *Bull. Math.Biophys.* 15, 311–338.
- Pearl, R., Reed, L., 1920. On the rate of growth of the population of united states since 1790 and its mathematical representation. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 6, 275.
- Petrovskii, S., Shigesada, N., 2001. Some exact solutions of a generalized fisher equation related to the problem of biological invasion. *Mathematical Biosciences* 172, 73–94.
- Petrovskii, S., Li, B.-L., 2003. An exactly solvable model of population dynamics with density-dependent migration and the allee effect. *Mathematical Biosciences* 186, 79–91.
- Pimentel, D., 2002. *Biological Invasions: Environmental Costs of Alien Plants, animal and Microbre Species*. CRC, New York.

- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R., Morrison, D., 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the united states.. *BioScience* 50, 53–65.
- Rejmánek, M., 1996. A theory of seed plant invasiveness: The first sketch. *Biological Conservation* 78, 171–181.
- Richards, F., 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Botany* 10(29), 290.
- Rubinfeld, S. I., Segel, L. A., Ebel, W., 1981. A mathematical framework for the study of morphogenetic development in the slime mold. *J. theor. Biol.* 91, 99–113.
- Saila, S., Shappy, R., 1963. Randon movement and orientation in salmon migration. *J.Cons.Int.Explor.Mer.* 28, 153–166.
- Sakai, A., Allendorf, F., Holt, J., Lodge, D. M., J.Molofsky, K.A.With, S.B., R.J.Cabin, J.E.Cohen, N.C.Ellstrand, D.E.McCauley, P.O'Neil, I.M.Parker, J.N.Thompson, S.G.Weller, 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32, 305–332.
- Segel, L., 1978. *Mathematical models for cellular behavior*. Vol. 54 of *Mathematical Ecology*. Lecture notes in Biomathematics. Springer-Verlag, pp. 407–424.
- Simberloff, D., 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology: Ecological Society of America* 5(20).

- Skellam, J., 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 196–218.
- Skellam, J., 1973. The formulation and interpretation of mathematical models of diffusive processes in population biology. *The mathematical theory of the dynamics of biological populations*, New York, Acad. Press., 63–85.
- Skellam, J., Jeffers, J., 1972. Some philosophical aspects of mathematical modelling in empirical science with special reference to ecology. *Mathematical models in Ecology*, 13–18.
- Smith, H., 1935. The role of biotic factors in the determination of population densities. *J. Econ. Entomol.* 28, 873–898.
- Smith, J., 1974. The food searching behavior of two European thrushes.ii.the adaptiveness of the search patterns. *Behavior* 49, 1–61.
- Spitzer, F., 1976. *Principles of random walk*. New York, Heidelberg, Berlin-Spring.
- Tranquillo, R., W.Alt, 1990. Glossary of terms concerning oriented movement.in: *Biological motion*(eds.w.alt and g. hoffmann). *Lecture Notes in Biomathematics* 89, 584–565.
- Turner, M., Blumenstein, B., Sebaugh, J., 1969. A generalization of the logistic law of growth. *Biometrics* 25, 577.



Turner, M. E. B., Kirk, K., Pruitt, K., 1976. A theory of growth. *Math. Biosci.* 29, 367.

Tyson, J., Alexander, K., Manoranjan, V., Murray, J., 1989. Spiral waves of cyclic amp in a model of slime mold aggregation. *Physic D* 34, 193–207.

UFSC, 2005. Ufsc emprega tecnologia de ponta para monitorar peixes na bacia do rio uruguai. [www.papociencia.ufsc.br/peixes\\_biotransmissores.htm](http://www.papociencia.ufsc.br/peixes_biotransmissores.htm).

Veit, R., E.D.Silverman, Emerson, I., 1993. Aggregation patterns of pelagic predators and their principle prey, antarctic krill near south georgia. *J.Anim. Ecol.* 62, 551–564.

Veit, R., E.D.Silverman, R.P., Hewit, Demer, D., 1994. Spatial and behavior responses by foraging seabirds to antarctic krill swarms. *Ant.J.U.S.* 29, in press.

Veit, R., Lewis, M., 1996. Dispersal, populations growth and the allee effect: dynamics of the house fish invasion of eastern north america. *American Naturalist* 148, 255–274.

Verhulst, P., 1838. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Curr. Math. Phys.* 10, 113.

Vitousek, P., D'Antonio, C., Loope, L., Westbrooks, R., 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84, 468–478.

- Von Bertalanffy, L., 1938. A quantitative theory of organic growth. *Human Biol* 10(2), 181.
- Wilkinson, D., 1952. The random elements in bird navigation. *Journal of Experimental Biology and Ecology* 29, 532–560.
- Williamson, M., 1996. *Biological Invasions*. Chapman Hall, New York.
- Wilson, D., Findley, J., 1972. Randomness in bat homing. *Amer. Naturalist* 106, 418–424.
- WRI, W. R. I., UICN, T. W. C. U., PNUMA, U. N. E. P., 1992. *A Estratégia Global da Biodiversidade. Guia de ação para estudar, salvar e usar de maneira sustentável e justa a riqueza biótica da Terra*. Fundação O Boticário de Proteção à Natureza, Curitiba.
- Ziller, S. R., 2001. Plantas exóticas invasoras: a ameaça da contaminação biológica. *Ciência hoje* 30(178), 77–79.

# 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](#)