

Modelos Matemáticos Discretos para Dinâmica Populacional com Efeito Allee e Dispersão¹

Alessandra Tedy Ximendes ³

Elisa Regina Cara ²

Resumo

Este trabalho tem por objetivo principal analisar a dinâmica espaço-temporal de espécies que crescem e se dispersam em etapas discretas de tempo. Este fenômeno é descrito por equações a diferenças, com a dispersão por difusão acoplada por uma Rede de Mapas Acoplados. Apresentamos, inicialmente, um modelo para uma única espécie, cujo crescimento é afetado por um efeito Allee forte. Verificamos, através de simulações numéricas que dependendo dos valores da taxa de crescimento intrínseco considerados, diferentes padrões de crescimento e distribuição espacial podem surgir. Em seguida, apresentamos um modelo presa-predador que descreve a interação entre duas espécies, uma presa sujeita a um efeito Allee forte e o seu predador. A esse modelo foi acoplada a dispersão da mesma maneira que para o modelo com uma única espécie. Finalmente, verificamos através de simulações numéricas que com a variação da taxa de crescimento intrínseco e dos encontros entre presas e predadores, as populações podem se distribuir no domínio considerado formando diferentes padrões e, podem tender a diversos tipos de equilíbrios, como a extinção de ambas as espécies, persistência somente da presa, coexistência estável ou oscilatória.

Palavras-chave: Equações a Diferenças. Efeito Allee. Presa-Predador. Dispersão.

1 Introdução

Atualmente, tem-se realizado muitos estudos envolvendo dinâmica populacional para uma ou mais espécies interagindo. Dessa forma, como muitas vezes não é possível obter dados concretos sobre determinadas espécies, torna-se necessário buscar meios para realizar tais estudos. Com esse objetivo é que a modelagem matemática surge como uma ferramenta de grande importância, pois ela possibilita meios para obter resultados mais precisos através de uma simplificação do que ocorre na natureza. Assim, estudos envolvendo evolução de bactérias, epidemias (como dengue, febre amarela, entre outras), crescimentos populacionais, modelos presa-predador (crescimento, coexistência e morte), têm sido melhor analisados (MISTRO, 2009).

¹Trabalho de Conclusão de Curso para a obtenção do grau de Especialista em Ciências Exatas e Tecnologia pela Universidade Federal do Pampa - Campus Itaqui

³Aluna de Especialização em Ciências Exatas e Tecnologia da Universidade Federal do Pampa - Campus Itaqui.

e-mail: alesandratedy@hotmail.com

²Orientadora, Professora Adjunta da Universidade Federal do Pampa - Campus Itaqui
e-mail: elisacara@unipampa.edu.br

Por exemplo, a introdução de uma nova espécie (vegetal ou animal) em um hábitat é um importante processo ecológico que pode ter sérias consequências econômicas, além de alterar o equilíbrio de todo o ecossistema. Além disso, a dispersão de uma população de indivíduos pode ser de grande importância para a sua permanência ou extinção em um determinado espaço e/ou ambiente, a forma como se movimentam, se distribuem e se localizam, entre outros. Dessa forma, para melhor analisar e compreender a dinâmica espaço-temporal de uma população é necessário considerar o processo de dispersão (MISTRO, 1998).

Os modelos de crescimento populacional, de maneira geral, são considerados como uma função decrescente da densidade populacional. Por exemplo, a equação de Verhulst ou Logística, é um modelo onde uma espécie depende da outra, onde o coeficiente de crescimento decresce linearmente à medida que a população cresce. Isso ocorre devido à dependência negativa da densidade pela competição intraespecífica, isto é, entre os indivíduos da mesma espécie (COURCHAMP et al., 2009; KOT, 2001).

O ecólogo Warder Clyde Allee, observou que algumas espécies com populações muito pequenas não competiam entre si. Devido a este estudo, que desafiou a teoria da evolução, foi que surgiu o padrão conhecido como Efeito Allee. Se a população for muito pequena, não há razão para que exista competição intraespecífica e assim, é natural considerar o fator de crescimento como uma função crescente da densidade. O efeito Allee pode ser forte ou fraco: o forte ocorre quando a população possui um limiar de crescimento, onde acima dele a população cresce e abaixo dele a população vai à extinção; o fraco, ocorre quando a população não possui tal limiar, contudo, possui um fator de crescimento pequeno para baixas densidades populacionais (COURCHAMP et al., 2009).

Dessa forma, o objetivo deste trabalho é analisar, inicialmente, um modelo de equações a diferenças (discreto) que descreve o crescimento de uma população sujeita a um efeito Allee forte. A esse modelo, será acoplada a dispersão por difusão, usando o que chamamos de Rede de Mapas Acoplados. Para este modelo serão feitas simulações numéricas para obter os diversos padrões espaço-temporais que ocorrem com a variação da taxa de crescimento da população. Em seguida, desenvolveremos um modelo presa-predador, também discreto, em que a presa está sujeita a um efeito Allee forte, bem como, a predação de um predador especialista, ou seja, essa presa é sua única fonte de alimento. Para este modelo também serão feitas simulações numéricas para observarmos a dinâmica de crescimento e dispersão das populações.

Diante disso, na Seção 2, apresentaremos, de forma breve, um pouco sobre a teoria de Equações a Diferenças e Redes de Mapas Acoplados. Na Seção 3, será apresentado o modelo para uma espécie sujeita a um efeito Allee forte, bem como, a adimensionalização, cálculo dos pontos de equilíbrio e estabilidade local dos mesmos. Na Seção 4, será acoplada a dispersão ao modelo com efeito Allee para uma espécie, através de uma Rede de Mapas Acoplados. Nesta mesma seção, serão realizadas simulações numéricas a fim de analisar o comportamento da população ao dispersar-se pelo domínio, seguindo regras de movimentação que caracterizam a difusão simples. Na Seção 5, será desenvolvido um modelo presa-predador com efeito Allee forte

para a presa. Será feita a adimensionalização do modelo, o cálculo dos pontos de equilíbrio, viabilidade biológica e estabilidade local dos mesmos. Na Seção 6, acoplaremos ao modelo presa-predador da Seção 5 a dispersão da mesma forma que para uma única espécie, bem como, serão realizadas simulações numéricas para este modelo. Finalmente, reservamos a Seção 7 para os resultados e considerações finais.

2 Equações a Diferenças e Redes de Mapas Acoplados

A equação

$$n_{t+2} = n_t + n_{t+1}, \quad (1)$$

desenvolvida por Kepler para obter os sucessivos elementos da sequência de Fibonacci, foi a primeira idealização matemática de um fenômeno biológico em termos de uma relação de recursão, ou seja, de uma equação a diferenças. A sequência de Fibonacci recebeu esse nome devido ao matemático italiano Leonardo de Pisa (1175-1250), que estudando a reprodução de coelhos obteve a sequência $(1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, \dots)$, a qual satisfaz a equação (1) (EDELSTEIN-KESHET, 1988).

A equação (1) foi associada ao crescimento de coelhos, contudo, existem inúmeros eventos biológicos que podem ser idealizados por modelos nos quais equações discretas semelhantes a esta estão envolvidas. Na natureza, muitas espécies animais e vegetais não apresentam sobreposição de gerações, ou seja, após a reprodução, os adultos morrem e são completamente substituídos por seus descendentes, em intervalos fixos de tempo. Em tais casos, os modelos devem relacionar a população no tempo $t + 1$, denotada por N_{t+1} , em termos da população N_t , no tempo t (ALLEN, 2007; GOLDBERG, 1986).

Isto nos leva ao estudo de modelos discretos ou modelos de equações a diferenças, da forma

$$N_{t+1} = f(N_t) \quad (2)$$

onde $f(N_t)$ é em geral uma função não linear de N_t , que determina o comportamento da população (crescimento, mortes, reprodução) (MURRAY, 2002). Alguns exemplos de modelos de equações a diferenças aplicados à biologia são: divisão celular (MURRAY, 2002), crescimento e dispersão de plantas anuais (EDELSTEIN-KESHET, 1988), crescimento populacional de insetos (EDELSTEIN-KESHET, 1988), dentre outros.

Considerando uma população inicial N_0 , soluções para a equação (2) podem ser obtidas de forma recursiva, ou seja, $N_1 = f(N_0)$, $N_2 = f(N_1)$ e assim sucessivamente. Computacionalmente, esta propriedade permite-nos uma exploração numérica imediata deste tipo de equação. Além disso, as equações a diferenças também podem descrever a dinâmica de organismos que sofrem alterações abruptas ou que passam por uma sequência de fases à medida que amadurecem (têm ciclos de vida discretos e bem definidos) (EDELSTEIN-KESHET, 1988).

Para as populações que apresentam ciclos de vida discretos e bem definidos, a dinâmica pode ser modelada com o acoplamento espacial de equações a diferenças, através do que denominamos de Redes de Mapas Acoplados. Essas Redes de Mapas Acoplados são modelos nos quais as variáveis de estado são descritas por densidades contínuas, enquanto que, o espaço e o tempo são representados por variáveis discretas. Estes modelos são uma importante ferramenta para analisar padrões de distribuição espacial e temporais das populações, resultantes das interações biológicas (RODRIGUES e MISTRO, 2007).

Nas Redes de Mapas Acoplados, o espaço é representado como um domínio bidimensional discreto, dividido no que chamamos de sítios ou “patches”. Esses sítios representam lugares físicos onde se localizam as populações em estudo, por exemplo, um pomar onde se localiza certa praga, plantas em uma plantação onde se localizam insetos herbívoros, dentre outros (RODRIGUES e MISTRO, 2007). A movimentação entre indivíduos de sítios vizinhos é governada pelas regras de movimentação, que dependerão de como esses indivíduos se dispersam. Se a dispersão for de forma aleatória, dizemos que eles se dispersam por difusão; se a dispersão for orientada, ou seja, se os indivíduos são atraídos para determinadas posições do domínio por algum odor, pela visão, feromônio, etc, essa dispersão é denominada por taxia (MURRAY, 2002).

O acoplamento da movimentação dos indivíduos ao modelo local (2) é importante, pois existem populações que tendem à extinção se mantidas isoladas. Contudo, ao se movimentarem, as mesmas persistem. Um modelo famoso em que isso ocorre, é o modelo parasitoide-hospedeiro de Nicholson-Bailey (EDELSTEIN-KESHET, 1988; ALLEN, 2007).

3 Modelo com Efeito Allee para Uma Espécie

Inicialmente, consideremos um modelo somente para uma espécie sujeita a um Efeito Allee forte (ALLEN et al., 2005)

$$N_{t+1} = N_t \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \left(\frac{N_t - C}{K} \right) \right] = f(N_t), \quad (3)$$

onde N_{t+1} representa a densidade de indivíduos no instante de tempo $t + 1$, C representa o Limiar do Efeito Allee, K é a capacidade suporte do meio ambiente, e r é a taxa de crescimento intrínseco, tal que, $r > 0$ e $0 < C < K$.

A dinâmica populacional descrita pela equação (3) apresenta efeito Allee forte, ou seja, existe um limiar (N_1^* correspondente ao ponto de equilíbrio instável) abaixo do qual, a população tende à extinção. Para densidades populacionais maiores que N_1^* , a densidade populacional aumenta até atingir a capacidade suporte do meio ambiente, como ilustrado na Figura 1.

Na Figura 1, a interseção entre a curva $f(N_t)$ e a linha diagonal, satisfazendo $N_{t+1} = N_t$, representa os pontos de equilíbrio do modelo. Observe que, a função $f(N_t)$ está abaixo da

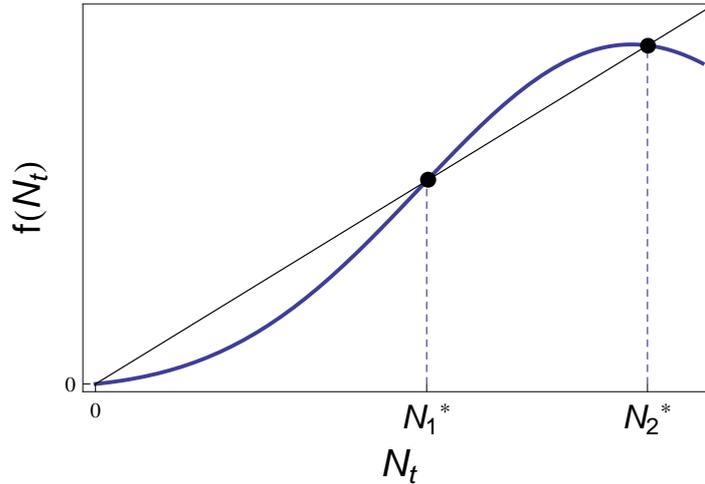


Figura 1: Função de crescimento com efeito Allee forte $f(N_t)$ com relação a densidade N_t .

diagonal para $0 < N_t < N_1^*$ e está acima para $N_1^* < N_t < N_2^*$.

3.1 Adimensionalização do Modelo

No modelo (3), faremos a mudança de variáveis $n_t = \frac{N_t}{K}$, com o objetivo de adimensionalizá-lo. A adimensionalização do modelo é importante, pois assim, todos os termos da equação serão adimensionais. Desta forma, poderemos analisar os parâmetros relevantes que realmente determinam a dinâmica do modelo e, além disso, reduziremos o número de parâmetros a grupos adimensionais (MISTRO, 2009). Assim, obtemos a equação (3) em sua forma adimensional dada por

$$n_{t+1} = n_t \exp [r(1 - n_t)(n_t - \alpha)], \quad (4)$$

onde $\alpha = \frac{C}{K}$, $0 < \alpha < 1$ é um parâmetro adimensional positivo relacionado à intensidade do efeito Allee e $r > 0$ é a taxa de crescimento intrínseca.

3.2 Pontos de Equilíbrio

Um ponto ou solução de equilíbrio n^* para um modelo de equações a diferenças, é definido como o valor que satisfaz

$$n_{t+1} = n_t = n^*, \quad (5)$$

ou seja, não ocorrem mudanças da geração t para a geração $t + 1$ (EDELSTEIN-KESHET, 1988).

Assim, para o modelo (4), obtemos os pontos de equilíbrio

- $n_0^* = 0$;
- $n_1^* = \alpha$;

- $n_2^* = 1$.

3.3 Estabilidade Local dos Pontos de Equilíbrio

Consideremos a equação (4) como $n_{t+1} = f(n)$. Para verificarmos a estabilidade dos pontos de equilíbrio do modelo (4), utilizaremos o seguinte critério de estabilidade (EDELSTEIN-KESHET, 1988),

$$|f'(n^*)| < 1. \quad (6)$$

Derivando a função (4), obtemos

$$f'(n) = \exp[r(1-n)(n-\alpha)] + nr(1-2n+\alpha)\exp[r(1-n)(n-\alpha)] \quad (7)$$

Então, substituindo os pontos de equilíbrio em (7), temos

- $f'(n_0^*) = f'(0) = \exp(-\alpha r)$;
- $f'(n_1^*) = f'(\alpha) = 1 + \alpha r(1 - \alpha)$;
- $f'(n_2^*) = f'(1) = 1 + r(\alpha - 1)$.

Sendo assim, analisaremos as condições de estabilidade, em cada ponto de equilíbrio:

- $|f'(n_0^*)| = |f'(0)| = |\exp(-\alpha r)| < 1$, nesse caso o ponto de equilíbrio $n_0^* = 0$ é estável pois $\alpha > 0$, $r > 0$ e sempre $\frac{1}{\exp(\alpha r)} < 1$;
- $|f'(n_1^*)| = |f'(\alpha)| = |1 + \alpha r(1 - \alpha)| < 1$, nesse caso o ponto de equilíbrio $n_1^* = \alpha$ será estável se $\alpha > 1$. Contudo, temos que $\alpha < 1$ sempre. Dessa forma, o ponto n_1^* é instável.
- $|f'(n_2^*)| = |f'(1)| = |1 + r(\alpha - 1)| < 1$, nesse caso o ponto de equilíbrio $n_2^* = 1$ será estável se $\left(1 - \frac{2}{r}\right) < \alpha < 1$.

4 Modelo com Efeito Allee para Uma Espécie com Dispersão

Nesta seção, introduziremos a variável espaço no modelo (4), através de uma Rede de Mapas Acoplados e abordaremos como ocorre a dispersão da população no hábitat. Para tal, consideremos o hábitat como um domínio bidimensional discreto de tamanho $n \times n$ sítios identificados com a posição $x = (i, j)$, onde $i, j = 1, 2, \dots, n$. Esses sítios representam lugares físicos do espaço onde habitam as espécies que queremos estudar (RODRIGUES e MISTRO, 2007). Um

exemplo da importância de se considerar a dispersão da população, segundo Edelstein-Kechet (1988), é o clássico modelo parasitóide-hospedeiro de Nicholson-Bailey. Tal modelo possui um equilíbrio não trivial que nunca é localmente estável, podendo levar as espécies à extinção, mas ao considerar a dispersão, ambas as populações coexistem.

Vamos considerar que as fronteiras sejam reflexivas, ou seja, que a espécie não ultrapasse a fronteira do sítio (do domínio) e que permaneça no interior do mesmo. Esse tipo de fronteira é adequado quando os indivíduos da população encontram-se numa região favorável, ou seja, o ambiente é inóspito fora do domínio, ou quando existem limitações geográficas para a dispersão dos mesmos. No caso de um modelo espacialmente estruturado, podemos incluir movimentações das populações, assim como, heterogeneidade espacial (CARA, 2016).

4.1 Formulação do Modelo

Consideremos um domínio bidimensional discreto de tamanho 55×55 sítios, descrevendo a movimentação dos indivíduos entre os sítios de uma determinada vizinhança. Neste caso, a movimentação ocorrerá entre os quatro sítios vizinhos mais próximos de um determinado sítio x . Dessa forma, definimos a Vizinhança de Von Neumann (como ilustrado na Figura 2), como

$$V_x \equiv \{(i-1, j), (i, j-1), (i+1, j), (i, j+1)\} \quad (8)$$

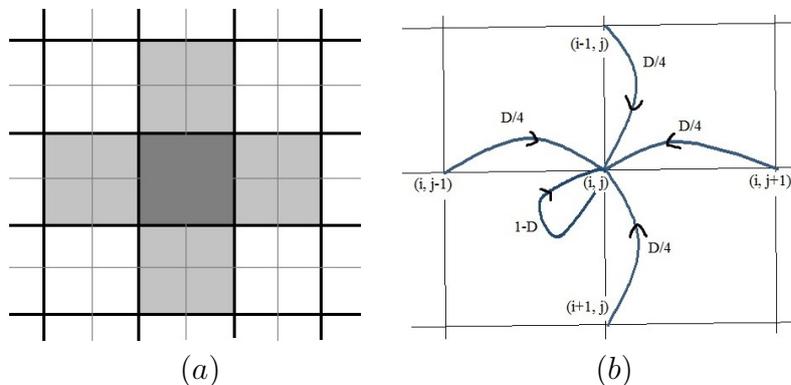


Figura 2: (a) Vizinhança de Von-Neumann; (b) Movimentação entre os quatro sítios vizinhos mais próximos.

Consideremos que apenas uma fração dos indivíduos da população não se movimentam e que os demais se movimentem de modo limitado aos quatro sítios vizinhos mais próximos. Desta maneira, a dinâmica vital de um modelo com dispersão ocorre em duas etapas distintas: uma etapa de movimentação em que ocorre a dispersão e a outra que chamamos de reação, na qual, acontece a dinâmica vital da população dentro de cada sítio (reprodução e morte).

Além disso, seja $n_{t,x}$ a densidade de indivíduos da população no sítio x no instante de tempo t , antes da dispersão e $n'_{t,x}$ a densidade de indivíduos da população no sítio x , no instante

t , após a dispersão, tal que

$$n'_{t,x} = n_{t,x} - \sum_{y \in V_x} S_y^n + \sum_{y \in V_x} E_y^n, \quad (9)$$

onde S_y^n , representa a quantidade de indivíduos que saem do sítio x e vão para cada um dos seus vizinhos $y \in V_x$, a cada instante de tempo t ; E_y^n , representa a quantidade de indivíduos que entram no sítio x , oriundos de cada um dos sítios $y \in V_x$, a cada instante de tempo t .

Após a etapa de movimentação ocorre a dinâmica vital dentro de cada sítio, descrita pela equação,

$$n'_{t+1} = n'_t \exp [r(1 - n'_t)(n'_t - \alpha)], \quad (10)$$

Consideraremos que a população se dispersará por difusão simples.

4.1.1 Dispersão por Difusão Simples

A difusão é um dos mais importantes mecanismos de transporte utilizados por organismos biológicos (MISTRO, 1998). Desta maneira, consideramos que os indivíduos dispersam-se aleatoriamente, ou seja, por um processo difusivo. Para isso, definimos o parâmetro de dispersão denotado por D_n variando ($0 < D_n < 1$), representando a fração de indivíduos que deixam um determinado sítio em cada instante de tempo, dispersando-se igualmente entre os quatro sítios vizinhos mais próximos. Definimos, as entradas e saídas de indivíduos do sítio x no instante t , por: $E_t^n = D_n \frac{n_t}{4}$ e $S_t^n = D_n \frac{n_t}{4}$, respectivamente.

4.1.2 Simulações

Realizamos simulações do modelo (10), utilizando o *software* MATLAB, com a dispersão por difusão, com o objetivo de analisar as diferentes maneiras em que a população se dispersa quando variamos alguns dos parâmetros fundamentais do modelo, que são a taxa de crescimento intrínseco r e o coeficiente que representa a ação do efeito Allee α e mantemos fixo o parâmetro de movimentação D_n , pois ele determina somente a fração de indivíduos que entram ou saem do sítio em cada instante de tempo t . Em todas as simulações consideramos que somente o sítio central $x = (28, 28)$ está inicialmente ocupado com $n_0 = 1$.

Consideramos, inicialmente $r = 1,1$, $\alpha = 0,01$ e $D_n = 0,7$. Na Figura 3, apresentamos a distribuição espacial da população em diferentes instantes de tempo. Observamos que a população se difunde no espaço de maneira homogênea, o que significa que, em qualquer sítio haverá o mesmo número de indivíduos. Como a taxa de crescimento r é baixa em relação aos efeitos da dispersão e do efeito Allee, a movimentação é lenta, mesmo com $D_n = 0,7$. Por isso, em 90 iterações o domínio ainda não foi todo ocupado.

Na Figura 4, apresentamos em (a) a evolução temporal populacionais totais de todos os sítios e em (b) a densidade populacional total no sítio central $x = (28, 28)$. Após os transientes,

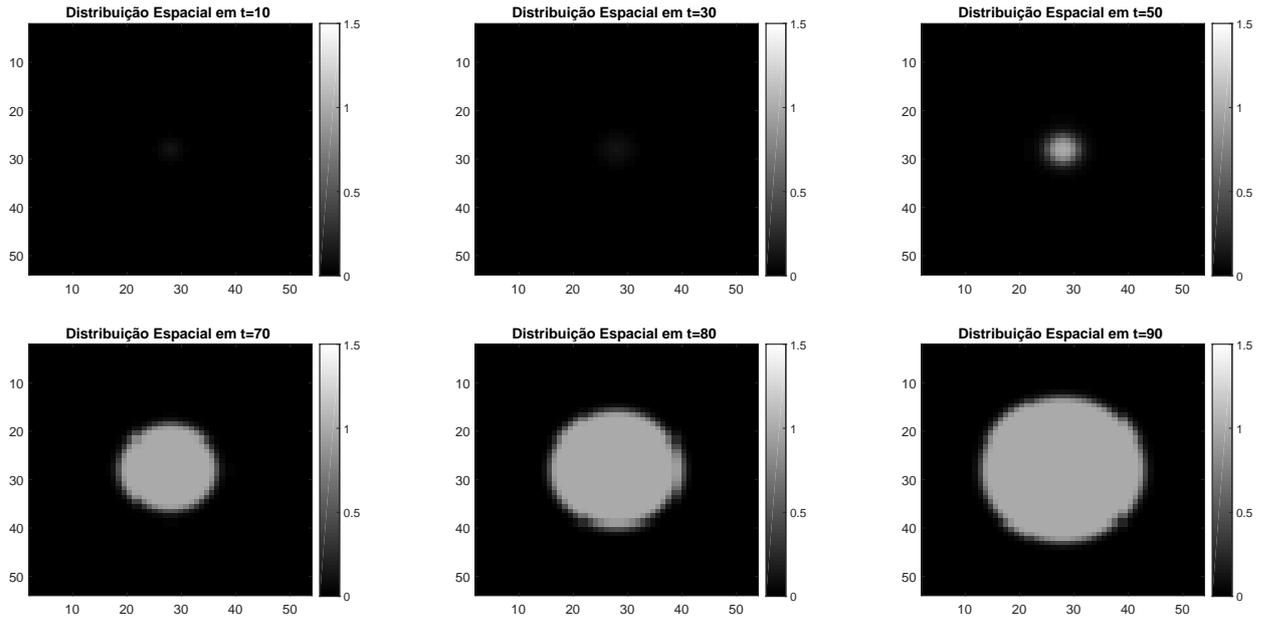


Figura 3: Distribuição espacial dos indivíduos para $r = 1,1$, $\alpha = 0,01$ e $D_n = 0,7$, em $t = 10, 30, 50, 70, 80, 90$.

a população total representada em (a) tende a um equilíbrio e a população total no sítio central tende ao equilíbrio estável $n_2^* = 1$, comprovando o resultado obtido analiticamente na Subseção 3.2.

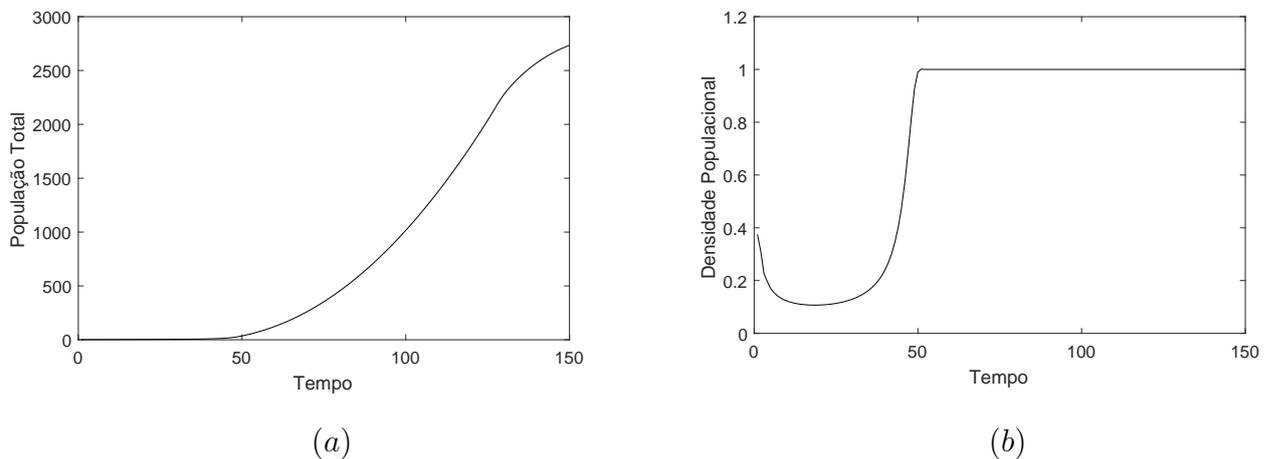


Figura 4: Evolução temporal da: (a) população total; (b) densidade populacional no sítio central $x = (28, 28)$.

Considerando $r = 2,3$, através da Figura 5, observamos que ocorrem padrões espaço-temporais aparentemente heterogêneos. Isto se comprova na Figura 6, onde ilustramos a evolução temporal populacional total em (a) e a densidade populacional total no sítio central em (b). Para esse valor de r , a população cresce oscilando entre dois valores fixos, determinando o

que chamamos de ciclo de período 2.

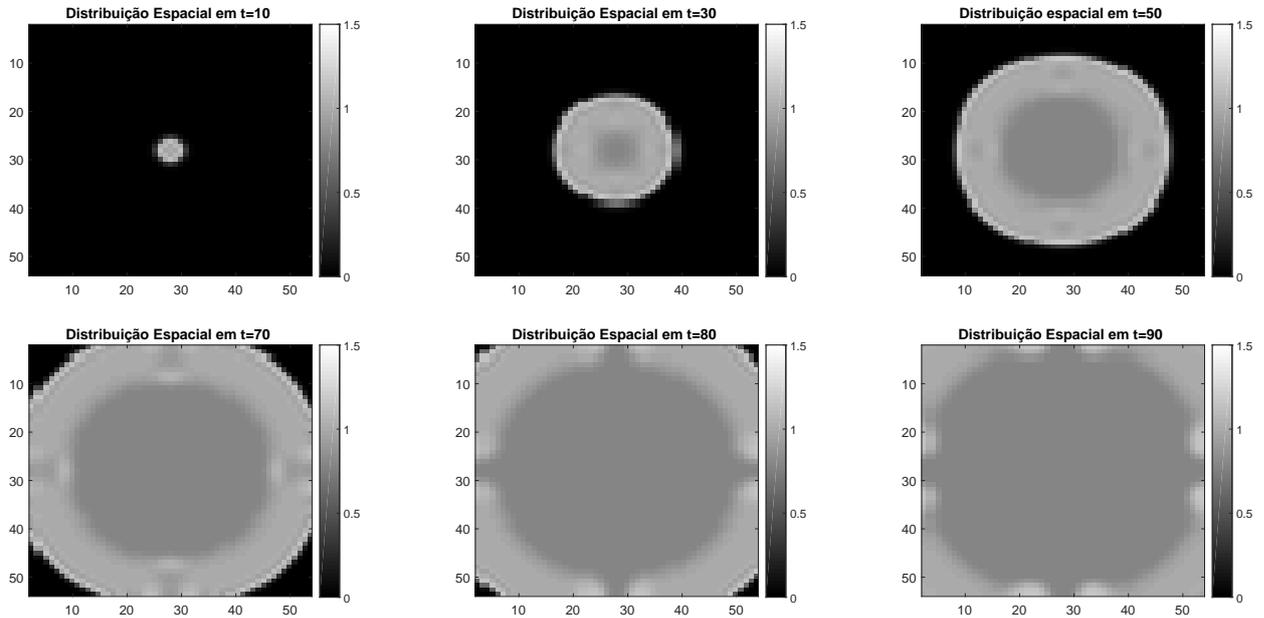


Figura 5: Distribuição espacial dos indivíduos para $r = 2,3$, $\alpha = 0,01$ e $D_n = 0,7$, em $t = 10, 30, 50, 70, 80, 90$.

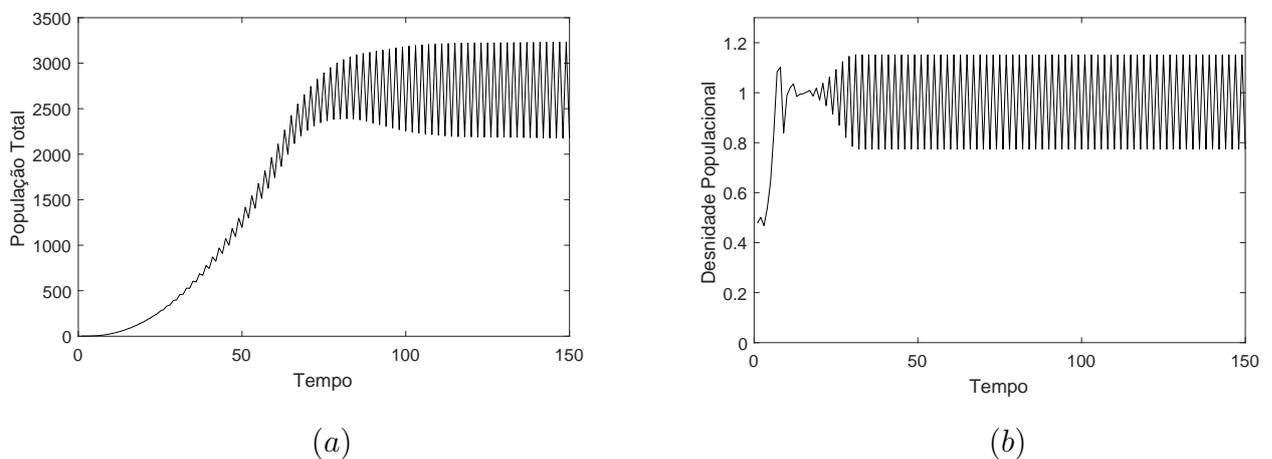


Figura 6: Evolução temporal da: (a) população total; (b) densidade populacional no sítio central $x = (28, 28)$.

Na Figura 7, apresentamos a distribuição espacial dos indivíduos para $r = 3,9$, $\alpha = 0,01$ e $D_n = 0,7$. Observamos que os indivíduos da população formam padrões espaço-temporais completamente distintos dos obtidos para os valores menores de r considerados. A população distribui-se heterogeneamente pelo domínio, ocorrendo o que chamamos de caos, pois não é possível observar padrões na distribuição espacial.

Na Figura 8, ilustramos a evolução temporal populacional total em (a) e densidade

populacional no sítio central em (b). Através desta figura, comprovamos que a população cresce caoticamente, apresentando um comportamento aperiódico.

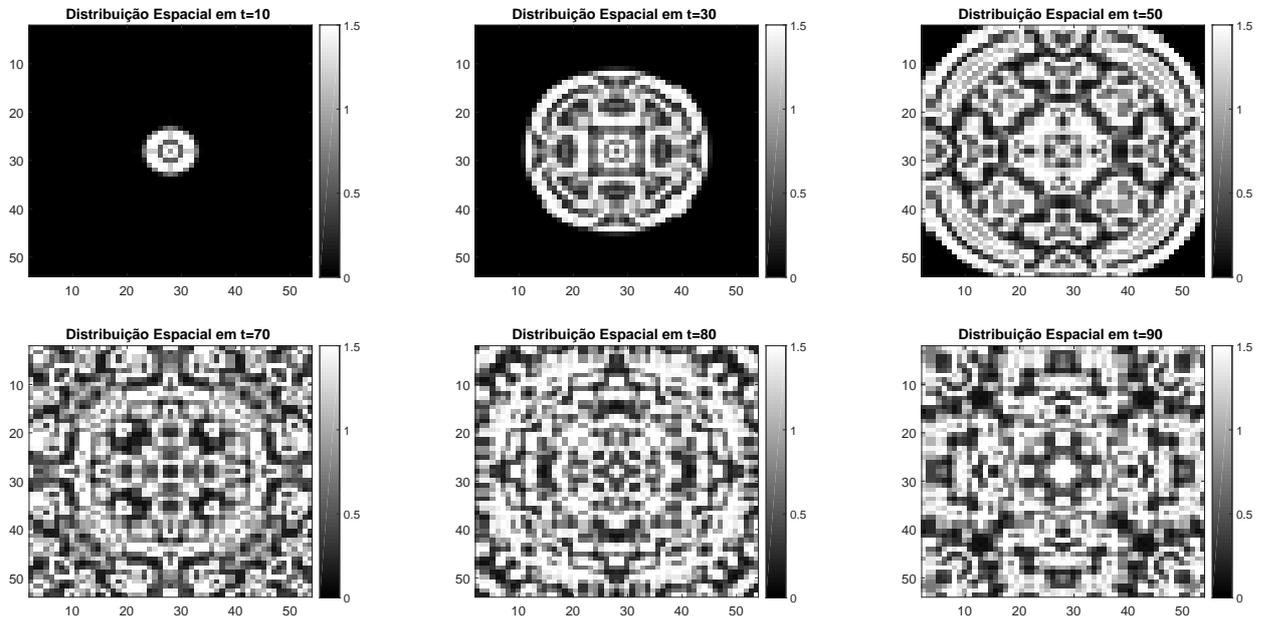


Figura 7: Distribuição espacial dos indivíduos para $r = 3,9$, $\alpha = 0,01$ e $D_n = 0,7$, em $t = 10, 30, 50, 70, 80, 90$.

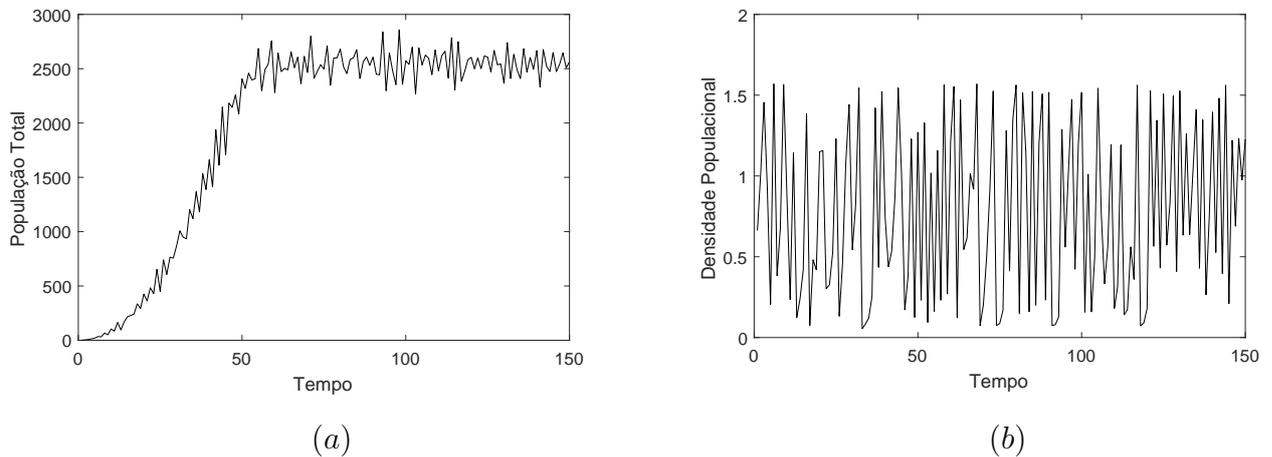


Figura 8: Evolução temporal da: (a) população total; (b) densidade populacional no sítio central $x = (28, 28)$.

Na Figura 9, ilustramos a evolução temporal da população total em (a) e densidade populacional no sítio central em (b), para $r = 0,9$. Observamos que inicialmente a população cresce, mas com o passar do tempo, tenderá à extinção. Esse mesmo comportamento ocorre para qualquer valor de $r < 1$.

Assim, concluímos que ao fixarmos $D_n = 0,7$ e $\alpha = 0,01$ e variarmos o parâmetro r ,

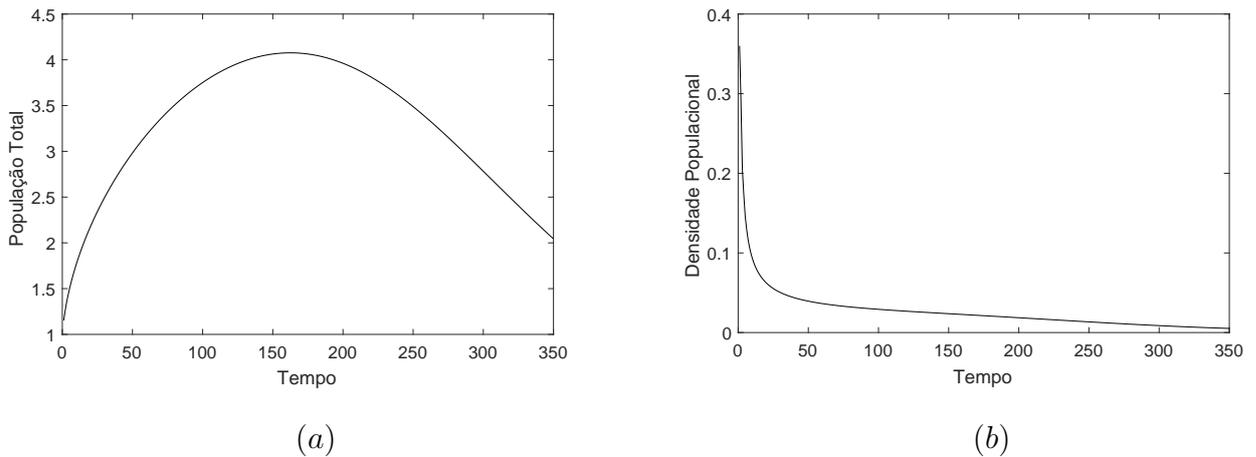


Figura 9: Evolução temporal da: (a) população total; (b) densidade populacional no sítio central $x = (28, 28)$.

para $r < 1$ a população sempre tenderá à extinção. Se $1 < r < 2$, a população tenderá a um equilíbrio estável e apresenta distribuição homogênea pelo domínio. Quando consideramos $2 < r < 3$, a população cresce mais rapidamente ocupando todo o domínio no tempo considerado e apresentando padrões espaço-temporais heterogêneos. As densidades populacionais totais apresentam ciclos, ou seja, oscilam entre valores fixos. Já para valores altos de r ($r > 3$), a distribuição espacial é heterogênea e caótica. As densidades populacionais totais apresentam comportamentos aperiódicos.

5 Modelo Presa-Predador com Efeito Allee para a Presa

Nesta seção utilizaremos um modelo presa-predador discreto com Efeito Allee Forte para a presa, onde iremos analisar sua dinâmica vital. Tal modelo, é descrito conforme as equações

$$N_{t+1} = N_t \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \left(\frac{N_t - C}{K} \right) - \gamma P_t \right], \quad (11)$$

$$P_{t+1} = \gamma N_t P_t, \quad (12)$$

onde, N_{t+1} e P_{t+1} representam as densidades de presas e predadores, respectivamente, no tempo $t + 1$. Além disso, r , C , K e γ são constantes positivas, com $0 < C < K$:

- $r \equiv$ taxa de crescimento intrínseca para a presa;
- $C \equiv$ coeficiente do limiar Allee;
- $K \equiv$ capacidade suporte do meio ambiente;
- $\gamma \equiv$ taxa de crescimento do predador relativa aos encontros com a presa.

5.1 Adimensionalização do Modelo

Vamos adimensionalizar o sistema fazendo a seguinte troca de variáveis:

$$\text{Se } n_t = \frac{N_t}{K} \implies N_t = n_t K \implies N_{t+1} = n_{t+1} K. \quad (13)$$

$$\text{Se } p_t = \gamma P_t \implies P_t = \frac{p_t}{\gamma} \implies P_{t+1} = \frac{p_{t+1}}{\gamma}. \quad (14)$$

Substituindo as novas variáveis no modelo (11)-(12), temos o sistema adimensionalizado

$$n_{t+1} = n_t \exp [r(1 - n_t)(n_t - \alpha) - p_t] \quad (15)$$

$$p_{t+1} = \beta n_t p_t, \quad (16)$$

onde, $\alpha = \frac{C}{K}$ e $\beta = \gamma K$ são os novos parâmetros.

No modelo (15)-(16), α é um parâmetro que representa a fração entre o limiar de efeito Allee C e a capacidade suporte K . Observe que, quanto mais próximo o limiar C estiver de K , maior será α , ou seja, maior terá que ser a população inicial de presas para que elas persistam. Se $C > K$ o limiar Allee será muito elevado e assim ocorre a extinção das presas e, conseqüentemente, dos predadores. β representa a proporção de encontros entre presas e predadores que darão origem a predadores e r representa a taxa de crescimento intrínseca da presa, com α , β e r parâmetros positivos.

5.2 Pontos de Equilíbrio

Fazendo, $n_{t+1} = n_t = n^*$ e $p_{t+1} = p_t = p^*$, obtemos os seguintes pontos de equilíbrio do modelo (15)-(16):

- $(n_0^*, p_0^*) = (0, 0)$;
- $(n_1^*, p_1^*) = (1, 0)$;
- $(n_2^*, p_2^*) = (\alpha, 0)$;
- $(n_3^*, p_3^*) = \left(\frac{1}{\beta}, r \left(1 - \frac{1}{\beta} \right) \left(\frac{1}{\beta} - \alpha \right) \right)$.

5.2.1 Viabilidade Biológica dos Pontos de Equilíbrio

Para que um ponto de equilíbrio seja viável biologicamente, este deve ser não negativo. Desta forma,

- $(0, 0)$ é sempre viável biologicamente e significa que ambas as espécies vão a extinção;
- $(1, 0)$ significa que o predador vai à extinção e é viável biologicamente;

- $(\alpha, 0)$ significa que o predador vai à extinção e que a presa depende do valor de α . Este equilíbrio é biologicamente viável, pois $\alpha > 0$;
- (n_3^*, p_3^*) representa a coexistência das espécies. Para que este equilíbrio seja biologicamente viável, devemos ter

$$(i) \quad \frac{1}{\beta} > 0 \Rightarrow \beta > 0;$$

$$(ii) \quad r \left(1 - \frac{1}{\beta}\right) \left(\frac{1}{\beta} - \alpha\right) > 0 \Rightarrow \beta > 1 \text{ e } \alpha < \frac{1}{\beta}.$$

5.2.2 Estabilidade Local dos Pontos de Equilíbrio

Através da matriz Jacobiana J associada ao sistema, aplicada em cada ponto de equilíbrio (n_i^*, p_i^*) com $0 \leq i \leq 3$, utilizando o Critério de Estabilidade para duas Equações a Diferenças que pode ser encontrado em Edelstein-Keshet (1988), os pontos de equilíbrio serão estáveis se

$$|TrJ| < 1 + detJ < 2 \quad (17)$$

, onde TrJ e $detJ$ representam, respectivamente, o traço e o determinante da matriz J .

Deste modo, a matriz J associada ao modelo (15)-(16), é da forma

$$J(n_i^*, p_i^*) = \begin{bmatrix} \exp[r(1 - n_i)(n_i - \alpha) - p_i](1 + n_i r(1 - \alpha - 2n_i)) & -1 \\ \beta p_i & \beta n_i \end{bmatrix}, \quad (18)$$

onde $0 \leq i \leq 3$.

Como desejamos que haja a coexistência das espécies, aplicaremos o critério de estabilidade (17) apenas para o equilíbrio de coexistência (n_3^*, p_3^*) . Assim, substituindo $n_3^* = \frac{1}{\beta}$, $p_3^* = r(1 - \frac{1}{\beta})(\frac{1}{\beta} - \alpha)$ na matriz (18), temos

$$J(N_3^*, P_3^*) = \begin{bmatrix} 1 + \frac{1}{\beta}r(1 - \alpha - \frac{2}{\beta}) & -1 \\ \beta r(1 - \frac{1}{\beta})(\frac{1}{\beta} - \alpha) & 1 \end{bmatrix} \quad (19)$$

A partir da matriz (19), temos

$$Tr(J) = 2 + \frac{1}{\beta}r \left(1 - \alpha - \frac{2}{\beta}\right)$$

e

$$det(J) = 1 + r \left(-\frac{\alpha}{\beta} - \frac{2}{\beta^2} + 1 - \beta\alpha + \alpha\right).$$

Assim, concluímos que aplicando a condição de estabilidade (17), segue que o equilíbrio $(n_3^*; p_3^*)$ será estável se $r < \frac{2\beta}{\beta^2 - \beta\alpha - \beta}$ e $\alpha < \beta - 1 - \frac{2}{r}$.

6 Modelo Presa-Predador com Dispersão

Nesta seção, analisaremos a dinâmica de dispersão das populações descritas pelo modelo presa-predador (15)-(16). A movimentação será acoplada através de uma Rede de Mapas Acoplados, considerando que as presas e predadores dispersam-se somente entre os quatro sítios vizinhos mais próximos, como descrito em (8).

6.1 Formulação do Modelo

Consideremos um domínio bidimensional discreto de tamanho 55×55 sítios, com fronteiras reflexivas. A dispersão ocorrerá por difusão simples, com coeficientes de dispersão para a presa e o predador, definidos respectivamente, por D_n e D_p ($0 < D_n, D_p < 1$). Dessa forma, presas e predadores se movimentam de maneira aleatória, e em cada instante de tempo, dispersam-se entre os quatro vizinhos mais próximos (como ilustrado na Figura 2).

Além disso, sejam $n_{t,x}$ e $p_{t,x}$, respectivamente, as densidades de presas e predadores no sítio x no instante de tempo t , antes da dispersão e $n'_{t,x}$ e $p'_{t,x}$, respectivamente, as densidades de presas e predadores no sítio x , no instante t , após a dispersão, tal que

$$n'_{t,x} = n_{t,x} - \sum_{y \in V_x} S_y^n + \sum_{y \in V_x} E_y^n, \quad (20)$$

$$p'_{t,x} = p_{t,x} - \sum_{y \in V_x} S_y^p + \sum_{y \in V_x} E_y^p, \quad (21)$$

onde S_y^n e S_y^p , representam, respectivamente, a quantidade de presas e predadores que saem do sítio x e vão para cada um dos seus vizinhos $y \in V_x$, a cada instante de tempo t ; E_y^n e E_y^p , representam, respectivamente, a quantidade de presas e predadores que entram no sítio x , oriundos de cada um dos sítios $y \in V_x$, a cada instante de tempo t .

Após a etapa de movimentação ocorre a dinâmica vital dentro de cada sítio, descrita pelas equações,

$$n'_{t+1} = n'_t \exp[r(1 - n'_t)(n'_t - \alpha) - p'_t] \quad (22)$$

$$p'_{t+1} = \beta n'_t p'_t \quad (23)$$

Definimos as entradas e saídas de presas e predadores do sítio x no instante t , respectivamente, por: $E_t^n = D_n \frac{n_t}{4}$, $E_t^p = D_p \frac{p_t}{4}$ e $S_t^n = D_n \frac{n_t}{4}$, $S_t^p = D_p \frac{p_t}{4}$.

6.2 Simulações

Faremos simulações para o modelo (22)-(23), com o objetivo de analisarmos os diferentes padrões espaço-temporais que ocorrem, fixando os parâmetros $\alpha = 0,01$, que representa a ação

do efeito Allee, e os coeficientes de movimentação da presa e do predador $D_n = D_p = 0,7$, e variando a taxa de crescimento intrínseca da presa $r > 0$ e a taxa de encontro de predadores com a presa $\beta > 1$. Em todas as simulações, consideramos que somente o sítio central $x = (28, 28)$ estará inicialmente ocupado com $n_0 = 1$ e $p_0 = 0,5$.

Inicialmente, consideremos $r = 1,3$ e $\beta = 1,5$. Na Figura 10, apresentamos a distribuição espacial das populações de presas e predadores em diferentes espaços de tempo. Observamos que as populações se dispersarão homogeneamente pelo domínio, ou seja, ao final do processo de dispersão, em qualquer sítio haverá o mesmo número de presas e predadores. Além disso, como o coeficiente de efeito Allee α e o de dispersão da presa e do predador D_n e D_p foram fixados e considerando valores baixos para a taxa de crescimento r e para o coeficiente de predação β , observamos que o crescimento e a dispersão de ambas as espécies é lento.

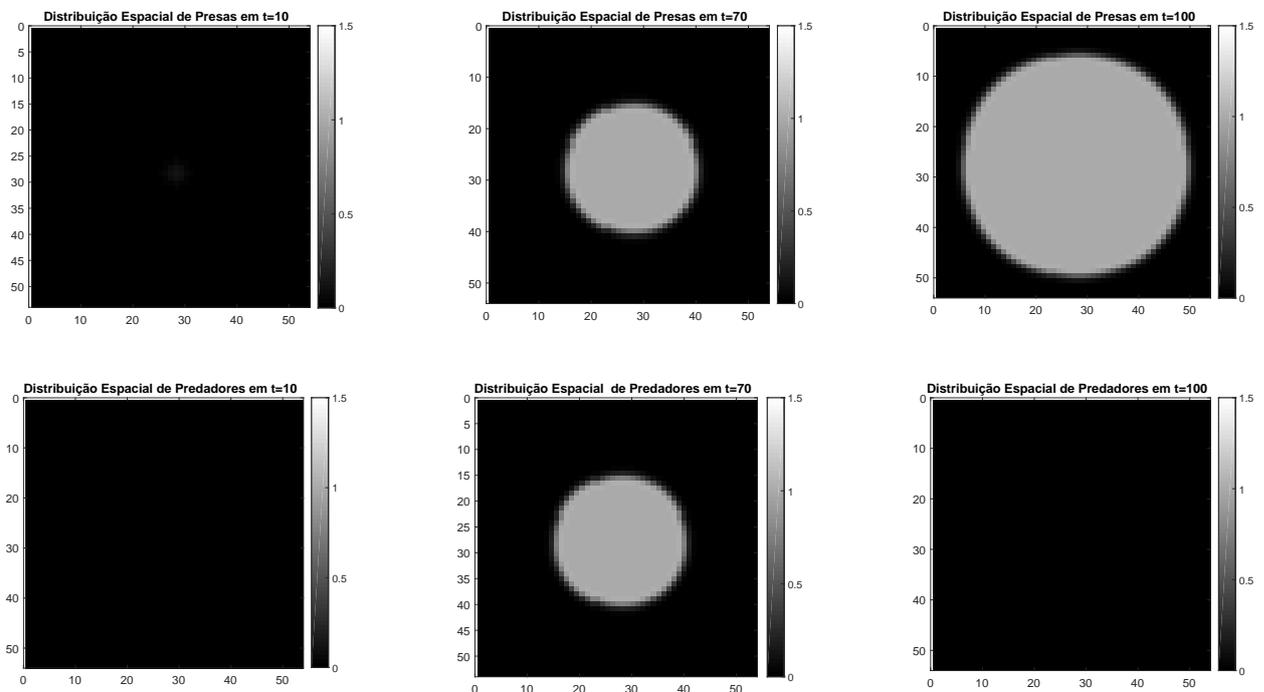


Figura 10: Distribuição espacial das presas (primeira linha) e dos predadores (segunda linha), para $r = 1,3$, $\beta = 1,5$, $\alpha = 0,01$ e $D_n = D_p = 0,7$, nos tempos $t = 10, 70, 100$.

Na Figura 11, apresentamos em (a) a evolução temporal das densidades populacionais totais de presas e predadores em todos os sítios e, em (b) a densidade populacional total no sítio central $x = (28, 28)$. Após os transientes, a população total de presas tende a um equilíbrio e a população total de predadores tende a extinção, representada em (a); e as populações no sítio central tendem ao equilíbrio de extinção do predador $(n_1^*, p_1^*) = (1, 0)$, como obtido analiticamente na Subseção 5.2.

Considerando $r = 4,5$ e $\beta = 1,5$, apresentamos na Figura 12, as distribuições espaciais de presas e predadores em diferentes instantes de tempo. Observamos que, inicialmente ocorrem

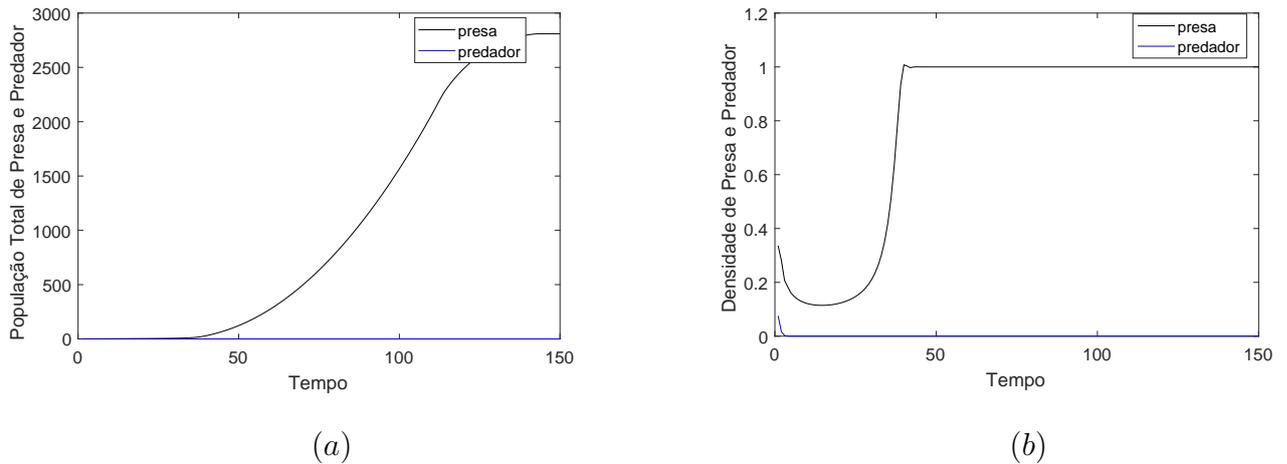


Figura 11: Evolução temporal da: (a) densidade populacional total de presas e predadores em todos os sítios; (b) densidade populacional de presas e predadores no sítio central $x = (28, 28)$.

padrões espaço-temporais heterogêneos para ambas as populações. Contudo, após esses transitentes iniciais, as populações irão se distribuir homogeneamente pelo domínio. Isto se comprova na Figura 13, onde ilustramos a evolução temporal da densidade populacional total em todos os sítios em (a) e a densidade populacional total no sítio central em (b). Inicialmente, as populações totais de presas e predadores oscilam aperiódicamente até atingirem um equilíbrio. Já no sítio central, após as oscilações, as populações de presas e predadores tendem ao equilíbrio estável de coexistência $(n_3^*, p_3^*) = (0,67; 0,98)$, como obtido analiticamente na Subseção 5.2.

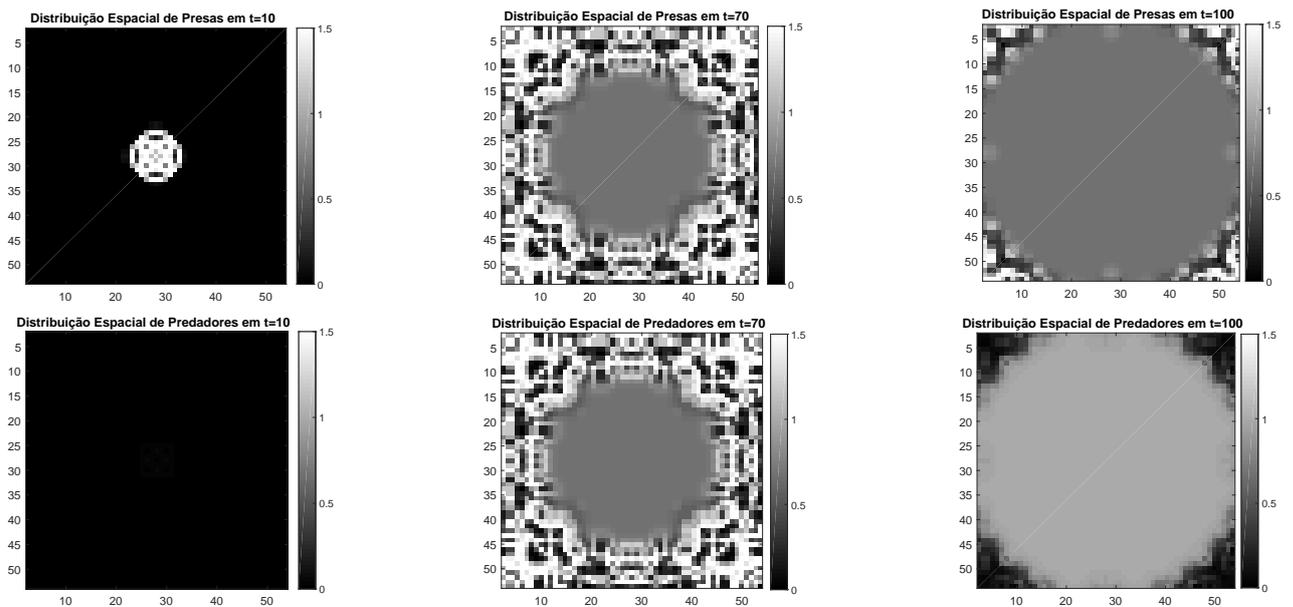


Figura 12: Distribuição espacial das presas (primeira linha) e dos predadores (segunda linha), para $r = 4,5$, $\beta = 1,5$, $\alpha = 0,01$ e $D_n = D_p = 0,7$, nos tempos $t = 10, 70, 100$.

Na Figura 14, apresentamos a distribuição espacial das densidades populacionais de

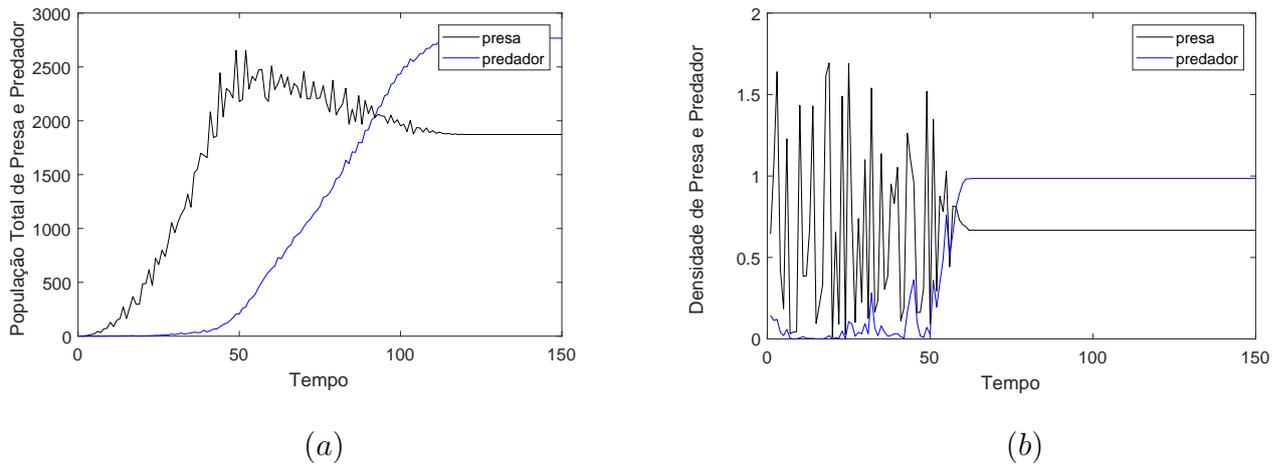


Figura 13: Evolução temporal da: (a) densidade populacional total de presas e predadores em todos os sítios; (b) densidade populacional de presas e predadores no sítio central $x = (28, 28)$.

presas e predadores para $r = 3, 0$, $\beta = 3, 0$. Observamos que ambas as populações formam padrões espaço-temporais heterogêneos, ocorrendo oscilações que são identificadas por padrões que parecem anéis.

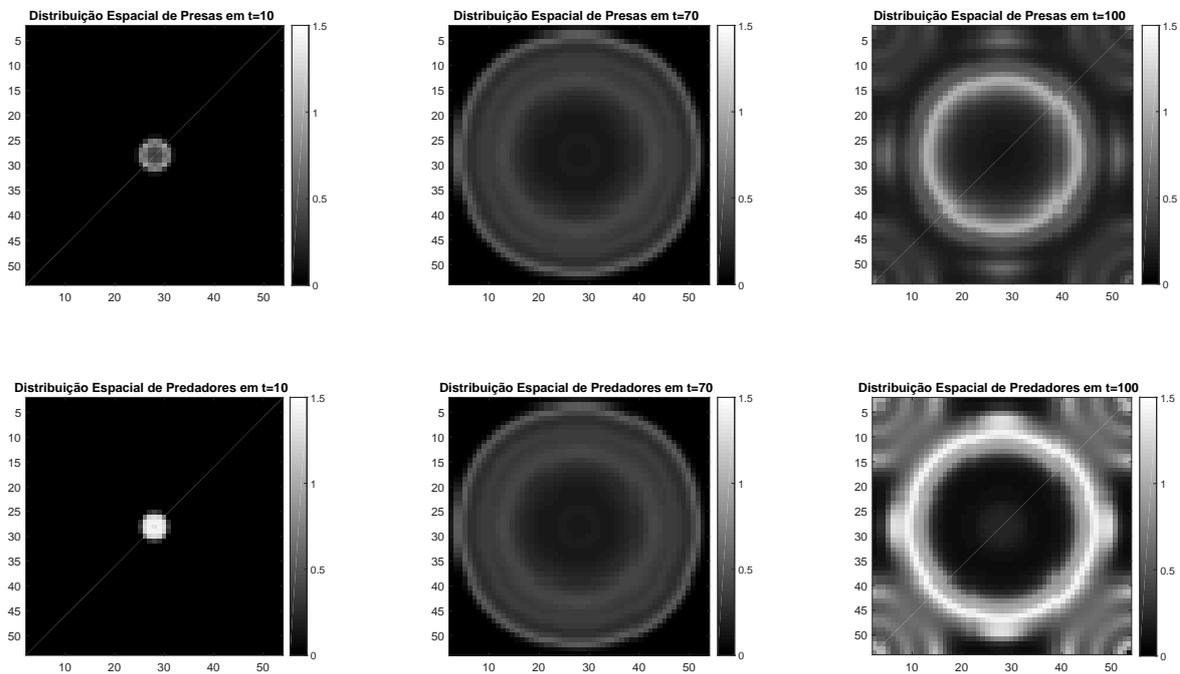


Figura 14: Distribuição espacial das presas (primeira linha) e dos predadores (segunda linha), para $r = 3, 0$, $\beta = 3, 0$, $\alpha = 0, 01$ e $D_n = D_p = 0, 7$, nos tempos $t = 10, 70, 100$.

Na Figura 15, ilustramos a evolução temporal das densidades populacionais totais em todos os sítios em (a) e no sítio central em (b). Observamos que as populações de presas e pre-

dadores coexistem, oscilando entre densidades menores e maiores, de maneira quase periódica.

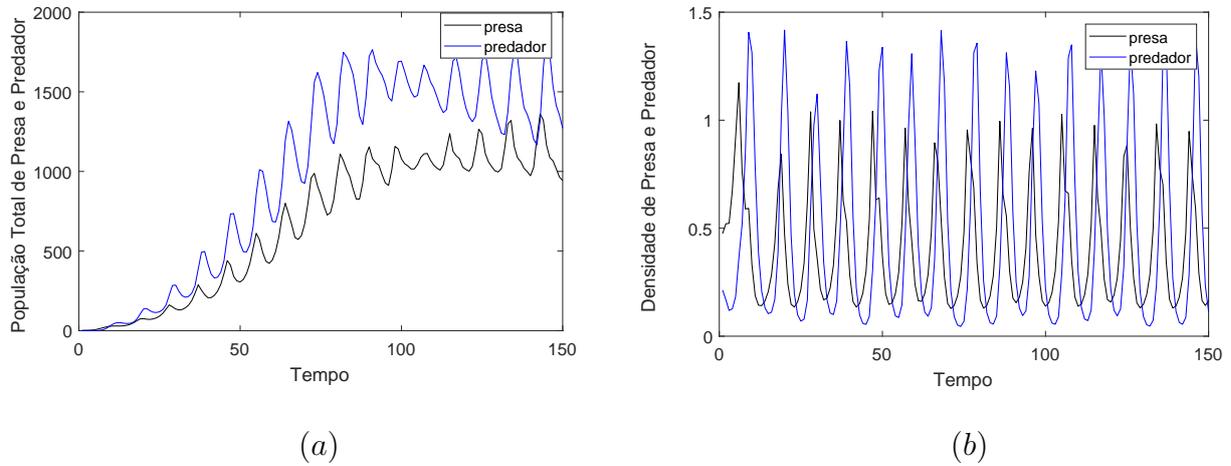


Figura 15: Evolução temporal da: (a) densidade populacional total de presas e predadores em todos os sítios; (b) densidade populacional de presas e predadores no sítio central $x = (28, 28)$.

Ao fixarmos $r = 3,0$, $\alpha = 0,01$ e $D_n = D_p = 0,7$ e variarmos a taxa de encontro entre presas e predadores β , tal que, $2 < \beta < 3$, o modelo apresentará ciclos periódicos. De fato, quando $\beta = 2,0$, através da Figura 16 observamos que em $t = 100$ a distribuição espaço-temporal das espécies ocorre de maneira quase homogênea pelo domínio.

Ao verificarmos a evolução temporal das populações, como apresentado na Figura 17, concluímos que as populações oscilam periodicamente, apresentando ciclo de período 2. Na distribuição espacial de ambas as populações parece que elas ficarão homogeneamente distribuídas, depois de passado um tempo, isso ocorre pois a amplitude das oscilações é muito pequena.

Já, para $\beta = 2,5$, na Figura 18, ilustramos a distribuição espaço-temporal para ambas as espécies, e observamos que as populações ocupam todo o domínio de maneira heterogênea. As densidades populacionais totais no sítio central, apresentadas na Figura 19 (b), oscilam periodicamente formando ciclos de período 6.

Após as simulações realizadas, concluímos que ocorrem diferentes padrões-espaço temporais com a variação da taxa de crescimento intrínseca r e do parâmetro β . Apresentando desde a extinção de ambas as espécies, extinção somente dos predadores e coexistência. Essa coexistência pode ser oscilatória periódica ou tendendo a um ponto de equilíbrio estável.

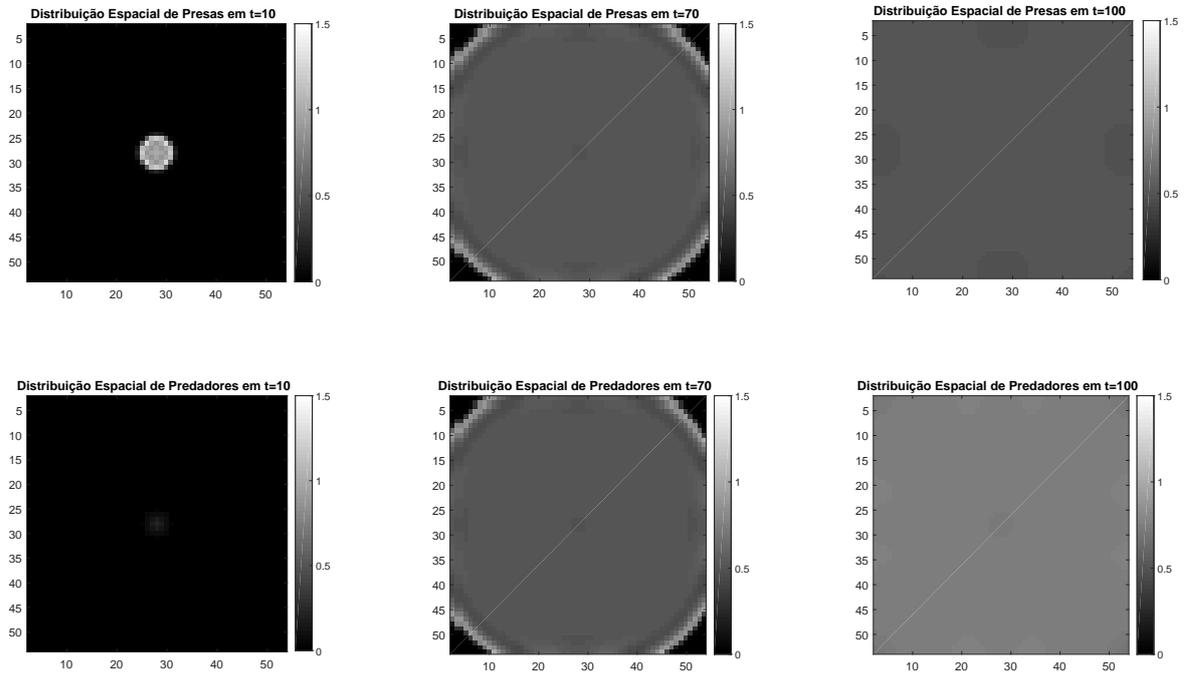


Figura 16: Distribuição espacial das presas (primeira linha) e dos predadores (segunda linha), para $r = 3,0$, $\beta = 2,0$, $\alpha = 0,01$ e $D_n = D_p = 0,7$, nos tempos $t = 10, 70, 100$.

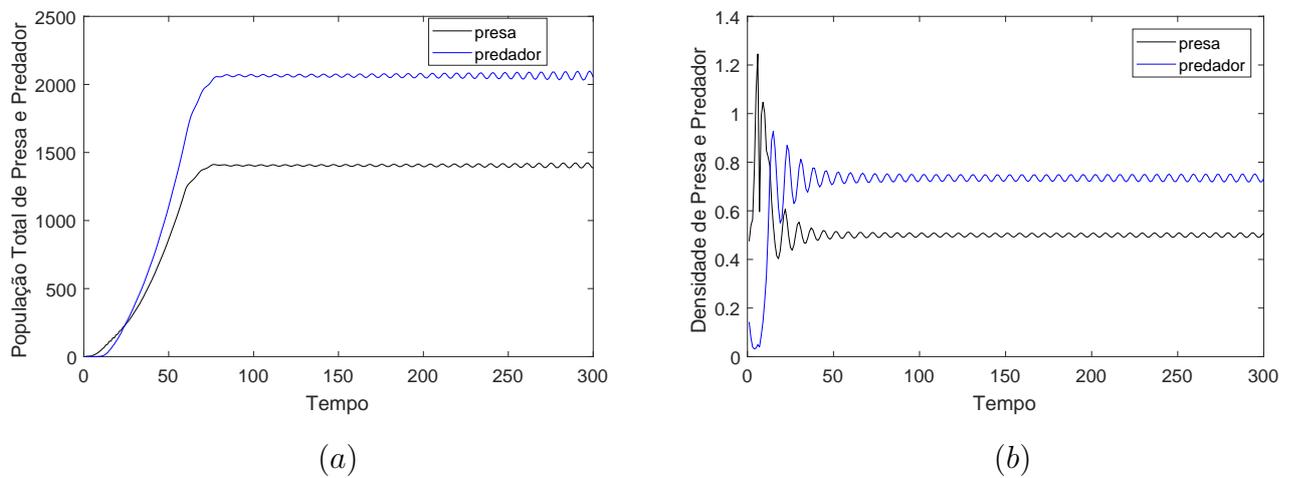


Figura 17: Evolução temporal da: (a) densidade populacional total de presas e predadores em todos os sítios; (b) densidade populacional de presas e predadores no sítio central $x = (28, 28)$.

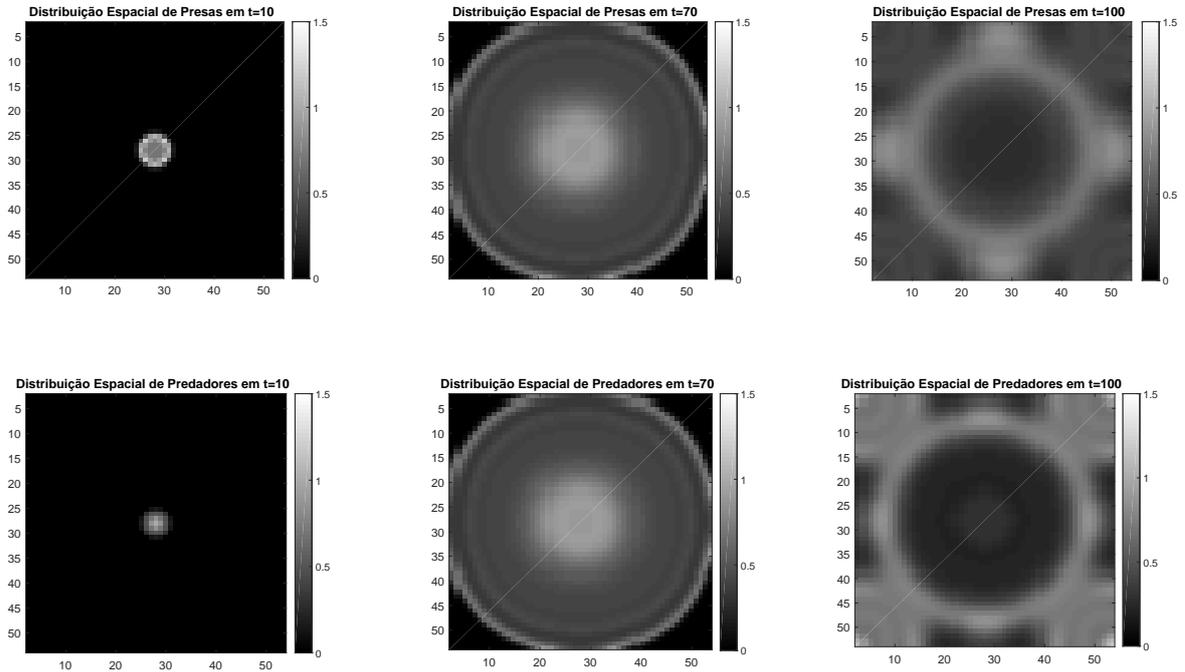


Figura 18: Distribuição espacial das presas (primeira linha) e dos predadores (segunda linha), para $r = 3,0$, $\beta = 2,5$, $\alpha = 0,01$ e $D_n = D_p = 0,7$, nos tempos $t = 10, 70, 100$.

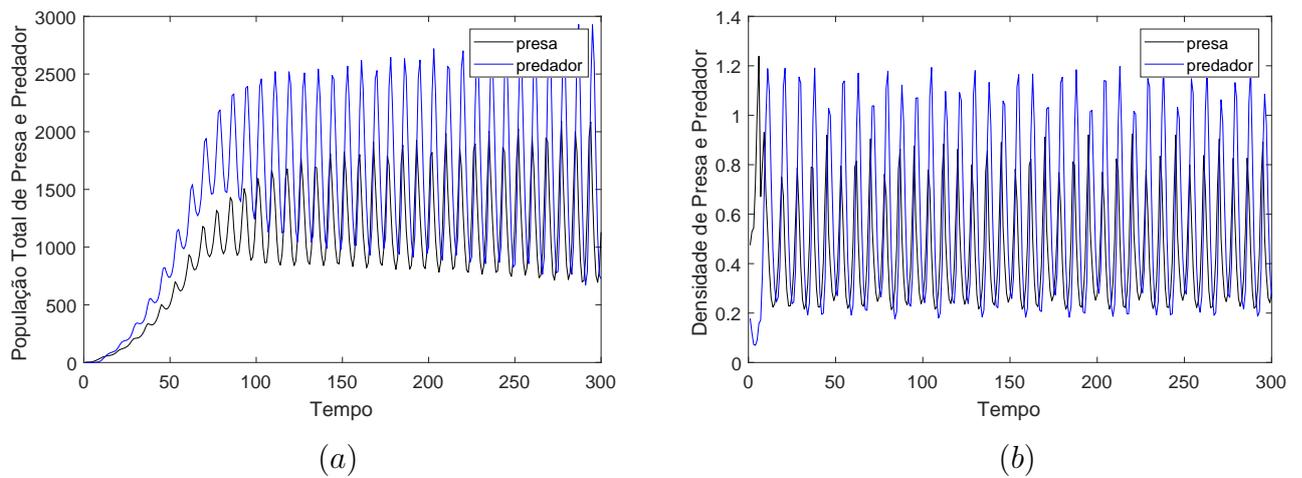


Figura 19: Evolução temporal da: (a) população total de presa e predador; (b) densidade populacional de presa e predador no sítio central $x = (28, 28)$.

7 Considerações Finais

Neste trabalho, inicialmente, analisamos um modelo discreto de equações a diferenças que descreve o crescimento de uma única população sujeita a um efeito Allee forte. Analiticamente, adimensionalizamos, calculamos os pontos de equilíbrio e estabilidade dos mesmos. Observamos que, há um ponto de equilíbrio, denotado por n_1^* , que se a população inicial estiver abaixo desse valor, tenderá à extinção. Esse valor determina o limiar do efeito Allee.

Ao modelo para uma espécie, foi acoplada a dispersão por difusão simples, usando uma Rede de Mapas Acoplados. Assim, desenvolvemos um modelo discreto espacialmente estruturado. Realizando simulações numéricas, obtivemos diferentes padrões de distribuição espacial, desde uma distribuição homogênea e população tendendo ao equilíbrio estável, até distribuição aparentemente caótica com a população total oscilando aperiodicamente. Essas variações ocorreram apenas alterando a taxa de crescimento intrínseca r .

Em seguida, desenvolvemos um modelo presa-predador discreto, em que a presa está sujeita a um efeito Allee forte. Esse tipo de modelo é útil, por exemplo, quando se deseja verificar se tem como controlar uma certa espécie invasora, não extinguindo-a, mas mantendo a níveis baixos. Dessa forma, o predador atuará para inibir o crescimento da presa, juntamente com a ação do efeito Allee.

Analisamos o modelo presa-predador adimensionalizado, calculando os pontos de equilíbrio, estabilidade e viabilidade biológica de cada ponto. Em seguida, acoplamos a dispersão por difusão através de uma Rede de Mapas Acoplados. Realizamos simulações numéricas com o objetivo de avaliar como a variação nos valores dos parâmetros do modelo influencia nos diferentes tipos de padrões espaço-temporais obtidos.

Assim, concluímos que ao fixarmos $D_n, D_p = 0,7$ e $\alpha = 0,01$ e variarmos o parâmetro r e β , para $r < 1$ as populações sempre tenderão à extinção. Isso ocorre porque, com uma taxa de crescimento pequena e a influência negativa do efeito Allee faz com que a população de presas seja baixa e ainda sendo atacada pelo predador, se extinguirá e posteriormente, sem as presas, o predador vai à extinção também.

Para $1 < r < 2$ e $1 < \beta < 2$, as populações tenderão a um equilíbrio de extinção dos predadores e as presas apresentam distribuição homogênea pelo domínio. Quando consideramos $4 < r < 5$ e $1 < \beta < 2$, a população de presas cresce mais rapidamente ocupando todo o domínio e a população de predadores cresce mais lentamente, contudo, como há abundância de presas, tornasse maior que a população de presas no tempo considerado. Ambas as populações apresentam padrões espaço-temporais heterogêneos e oscilam aperiodicamente até tenderem ao equilíbrio estável. Após atingirem o equilíbrio estável de coexistência a distribuição espacial vai tornando-se homogênea.

Quando fixamos $r = 3$ e variamos $2 < \beta < 3$ observamos que, para $\beta = 2,0$ a distribuição espaço-temporal das populações ocorre de forma heterogênea e as populações totais

ficam oscilando indefinidamente, formando um ciclo de período 2. Para $\beta = 2,5$, novamente a distribuição espacial é heterogênea, com a evolução das espécies no sítio central oscilando, formando ciclos de período 6. Finalmente, quando $\beta = 3,0$, a distribuição espacial é heterogênea e aparentemente caótica. Dessa forma, as populações totais não apresentam estabilidade e nem ciclos periódicos.

Por fim, concluímos que, tanto para uma única espécie, quanto para o modelo presa-predador, o que define a persistência, extinção ou coexistência das espécies, são os valores considerados para os parâmetros dos modelos estudados. Em especial, no modelo presa-predador, a taxa de crescimento deve ser alta o suficiente para que a predação e o efeito Allee não levem a população de presas à extinção e, conseqüentemente, os predadores.

Referências Bibliográficas

ALLEN, L. J. S. et al. **Population extinction in discrete-time stochastic population models with an Allee effect**. *Journal of Difference Equations and Applications*, pp. 273-293, Vol. 11, 2005.

ALLEN, L. J. S. **An Introduction to Mathematical Biology**. Pearson Prentice Hall, 2007.

CARA, E. R. **Modelos Matemáticos para o Controle da Praga *Grapholita molesta* em Culturas de Pessegueiros**. (Tese de Doutorado) PPGMAP-UFRGS, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2016.

COURCHAMP, F.; BEREC, L.; GASCOIGNE, J. **Allee Effects in Ecology and Conservation**. Oxford University Press, Oxford, 2009.

EDELSTEIN-KESHET, L. **Mathematical Models in Biology**. Random House, 1988.

GOLDBERG, S. **Introduction to Difference Equations**. Dover Publications, New York, 1986.

KOT, M. **Elements of Mathematical Ecology**. Cambridge University Press, Cambridge, 2001.

MURRAY, J. D. **Mathematical Biology** 3^a ed. Springer-Verlag, Berlin, 2002.

MISTRO, D. C. **Modelos Para Dispersão de Abelhas Africanizadas:Um Zoom Matemático**. (Tese de Doutorado) IMEC-UNICAMP, Universidade Estadual de Campinas,

Campinas-SP, 1998.

MISTRO, D. C. **Notas de aula: Biomatemática I**. PPGM, UFSM, 2009.

RODRIGUES, L. A. D.; MISTRO, D. C. **Modelos Discretos Espacialmente Distribuídos em Dinâmica Populacional**. XIV Congresso Latino-Americano de Biomatemática, Campinas-Brasil, 2007.