



Instituto de Física Teórica  
Universidade Estadual Paulista

---

---

Tese de Doutorado

IFT-D.002/13

**Sistemas ecológicos modelados por equações de  
reação-difusão**

Franciane Silva de Azevedo

Orientador

*Roberto André Kraenkel*

Março de 2013

# Agradecimentos

A quem realmente importa.

À Capes pelo apoio financeiro.

## Resumo

Este trabalho é composto de estudos independentes, mas seus temas são conectados entre si. Ele foi feito baseando-se no estudo de equações de reação-difusão e em reação-difusão-advecção. Vários modelos foram utilizados para representar populações e apresentam características em comum. As populações representadas por esses modelos difundem, crescem e saturam de forma semelhante a equação de Fisher-Kolmogorov e Lotka-Volterra e foram modeladas usando condições de contorno de Dirichlet. Domínios limitados e ilimitados foram usados para que melhor representassem as devidas e diferentes aplicações de dados coletados em campo e publicados em periódicos. Esse trabalho também leva em conta a aplicabilidade à habitats fragmentados, isoladas e não-isoladas. Como foco principal temos o estudo do movimento de populações que vivem nesses habitats, mostrando que a qualidade e distribuição deles afeta no movimento das populações.

**Palavras Chaves:** Reação-Difusão-Advecção, Biologia Matemática, Ecologia Espacial;

**Áreas do conhecimento:** Física não-linear, Biologia Matemática;

## Abstract

This thesis consists of independent studies, but its subjects are interconnected. It has been based on the study of reaction-diffusion-advection equations. Several models were used to represent populations and have some characteristics in common. The populations represented by the models spread, grow, and saturate in a way similar to that described by the Fisher-Kolmogorov and Lotka-Volterra equations, and were modeled using Dirichlet boundary conditions. Limited and unlimited domains were used to better represent the necessary applications and different data collected in the field and published in journals. This work also takes into account the applicability to fragmented habitats, isolated and not isolated. As the main focus we study the movement of populations living in these habitats, showing that the quality and distribution affects them the movement of populations.

**Palavras Chaves:** Reaction-Diffusion-Advection, Mathematical Biology, Spatial Ecology.

# Lista de Figuras

1.1	Figura retirada da referência [6]. Ela apresenta uma paisagem composta por vários fragmentos de habitat, matrizes. As setas representam o movimento direcional realizado pelas espécies que atravessam a matriz. . . . .	12
2.1	Figura retirada de [3]. Solução da equação de Fisher-Kolmogorov 2.12 para diferentes tempos. As soluções de equilíbrio são dadas por $u = 0$ e $u = 1$ , sendo estes, respectivamente, instável e estável. . . . .	18
2.2	Densidade máxima de uma população em termos da área do domínio de integração, com condições de Dirichlet nulas. Neste caso, estudamos o problema bidimensional, para comparação com a seção seguinte. cabe notar porém, que o caso unidimensional é análogo. . .	22
2.3	Densidade máxima para $t$ muito grande em função do tamanho do fragmento bidimensional para condições de contorno de Dirichlet não nulas. Os valores de $D$ e $a$ utilizados nos cálculos numéricos são iguais a unidade. . . . .	23
3.1	Esta figura se baseia na ilustrada no livro [12]. Mostra solução do tipo onda de invasão onde a espécie competitivamente superior $u_1$ vai substituindo a espécie competitivamente inferior $u_2$ progressivamente. No caso acima, a espécie $u_2$ está <i>cercada</i> de um competidor mais apto e é eliminada gradativamente. Poderíamos ter também o caso em que $u_2$ fosse superior a $u_1$ , e neste caso teríamos a expansão da região ocupada por $u_2$ , em detrimento de $u_1$ . . . . .	28

3.2	Nas figuras acima têm-se os valores máximos das densidades das espécies competitivamente superior(de cima) e inferior(de baixo) em função da área, depois de passados todos os transientes. Foi usado $a_{12} = 0.5$ e $a_{21} = 1.8$ . Para áreas grandes a espécie 1 exclui a espécie 2. Para áreas menores que a crítica, ambas as espécies vão a zero, mas em áreas intermediárias a coexistência torna-se possível. . . . .	30
3.3	Figura retirada do [13], que representa o número de cutias e cutiarias em 11 sítios, dos quais três tem 1 ha, três tem 10 ha, dois tem 100 ha e três correspondem à coleta de dados em diferentes pontos da floresta contínua. . . . .	31
3.4	Nas figuras acima têm-se as densidades máximas das espécies competitivamente superior(de cima) e inferior(de baixo) em termos da área e são obtidos a partir do modelo dado pelas equações (1) e (2) em unidades adimensionais, com $a_{12} = 0.3$ e $a_{21} = 0.92$ . Os pontos são os dados observados [13] e as barras representam o desvio padrão médio. . . . .	32
3.5	Nas figuras acima os valores das densidades máximas das espécies competitivamente superior e inferior em termos da área na situação de equilíbrio são obtidos para três diferentes valores de $\kappa$ . Para o caso onde $\kappa \neq 1$ , os valores das áreas críticas são diferentes para a espécie 2. . . . .	35
3.6	Nas figuras acima os valores das densidades máximas de $u_1$ e $u_2$ em função da área para tempos assintóticos com condições de fronteira de Robin, e $\kappa = 1$ e $g = 0.05$ . . . . .	37
4.1	Função $S(N)$ para baixas densidades de ninfas ( $N < \sigma$ ) mais braquípteros são produzidos, quando essa densidade passa do valor $\sigma$ , mais macrópteros serão gerados. . . . .	41
4.2	Na função fecundidade $f(B, M)$ pode-se ver que quando o termo $B + M$ é zero, a função $f$ vai a zero, mas quando $B + M$ aumenta a função $f$ cresce inicialmente exponencialmente e depois tende a constante $f_0$ . . . . .	42

4.3	Populações locais para a cigarrinha em dois estágios: ninfas e adultos. A população de adultos é subdividida em macrópteros e braquípteros e dependem fortemente da condição inicial. Para condições iniciais de valores muito pequenos as populações vão a zero. . . . .	44
4.4	Logaritmo das densidades populacionais dos estágios de ninfas e adultos para vários tempos em função do espaço. As populações se expandem e vão para o estado de equilíbrio. No último tempo vemos que a chegada a novas áreas é feita pelos macrópteros . . . . .	46
4.5	A linha tracejada representa a dependência da fecundidade dos macrópteros com sua difusividade. A linha contínua mostra a velocidade de invasão, também em termos da difusividade dos macrópteros. Podemos ver que existe uma difusividade <b>ótima</b> os macrópteros. . . . .	47
5.1	Figura representativa em uma dimensão de uma floresta fragmenta composta por apenas dois fragmentos de habitat e uma matriz entre eles. . . . .	49
5.2	Máximo da densidade da população em dois fragmentos de habitat. O fragmento de habitat 1 possui tamanho maior que o tamanho crítico $L_C$ e o fragmento de habitat 2 possui tamanho menor que o crítico e com isso a população no habitat 2 tende a zero quando a matriz é maior que um certo valor. Para esse caso pode-se notar que na situação onde a velocidade de advecção é maior que zero, a densidade populacional máxima no habitat 2 é maior. Portanto, constata-se que o movimento direcional favorece a sobrevivência da população. . . . .	52
5.3	Máximo da densidade da população no segundo fragmento de habitat em função do tamanho da matriz. Para esse caso pode-se notar que a matriz pode ser maior quando a velocidade de advecção $v$ é maior que zero, ou seja, o movimento direcional favorece a sobrevivência da espécie no fragmento menor. . . . .	53
5.4	Máximo da densidade da população em dois fragmentos de habitats. Neste casos os dois são maiores que o tamanho crítico permitindo assim a sobrevivência em cada um deles separadamente. . . . .	54

5.5	Mínima densidade da população na matriz em função do seu tamanho. A população é zero para matrizes maiores que um certo valor. Pode-se notar que a população na matriz também é favorecida pela velocidade de advecção $v$ . . . . .	55
5.6	Velocidade dependente da mortalidade. Distância crítica da matriz em função da mortalidade. Do primeiro ao quarto gráfico, a mortalidade vai crescendo mais rapidamente e com ela uma oscilação vai se formando no gráfico da distância crítica. . . . .	57



# Sumário

<b>1</b>	<b>Introdução</b>	<b>10</b>
<b>2</b>	<b>Equações básicas da ecologia espacial</b>	<b>14</b>
2.1	Equação de difusão . . . . .	14
2.2	Crescimento logístico de uma população . . . . .	15
2.3	Equação de Fisher-Kolmogorov . . . . .	16
2.3.1	Domínios limitados . . . . .	18
2.3.2	Condições de Dirichlet nulas . . . . .	19
2.3.3	Condições de Dirichlet não nulas . . . . .	20
<b>3</b>	<b>Alívio competitivo e efeito de área</b>	<b>24</b>
3.1	Interações entre espécies e o modelo de Lotka-Volterra sem espaço . . . . .	24
3.2	O sistema de Lotka-Volterra com difusão . . . . .	26
3.3	Competição em habitats limitados. Alívio competitivo . . . . .	27
3.4	Dados de campo: um exemplo de alívio competitivo . . . . .	29
3.5	Generalizações . . . . .	34
<b>4</b>	<b>Modelagem de uma população de insetos com difusividade dependente da densidade</b>	<b>38</b>
4.1	Dinâmica local . . . . .	39
4.2	Dinâmica espacial . . . . .	41
4.3	Resultados . . . . .	44
4.3.1	Dinâmica Local . . . . .	44
4.3.2	Dinâmica Espacial . . . . .	45
4.3.3	Velocidade de Invasão . . . . .	45

<b>5</b>	<b>Estudo de conectividade de uma população numa paisagem simples.</b>	<b>48</b>
5.1	Modelo Matemático . . . . .	49
5.2	Resultados Numéricos . . . . .	51
5.2.1	Colonização . . . . .	51
5.2.2	Conectividade e Trade-off . . . . .	52
<b>6</b>	<b>Comentários Finais e Perspectivas</b>	<b>58</b>
	<b>Referências</b>	<b>61</b>
<b>A</b>	<b>Artigo referente ao capítulo 3</b>	<b>65</b>

# Capítulo 1

## Introdução

Ecologia espacial é uma área interdisciplinar que conecta biologia, ecologia e matemática. Essas três vertentes que a constituem são fundamentais e se complementam para explicar e descrever fenômenos em ecologia, cuja dimensão espacial apresenta importância relevante. No entanto serão os métodos desenvolvidos na física, sobretudo a dita **física não-linear** que nos levarão a obter resultados não apenas do ponto de vista matemático, mas sobretudo relevantes aos problemas ecológicos estudados. No caso desta tese, são os sistemas descritos por equações do tipo **reação-difusão** que serão o nosso foco principal.

A matematização da biologia de populações já vem sendo estudada há bastante tempo. Historicamente, tendo um viés matemático, a biologia/ecologia matemática se iniciou com Thomas Malthus (1766-1834) que propôs um modelo que representa o crescimento exponencial de uma população num domínio ilimitado [1]. Este modelo é de extrema simplicidade e pouco realista, mas ele serviu para que - outros modelos cada vez mais sofisticados e que representassem melhor a realidade - fossem surgindo.

Um modelo subsequente ao de Malthus foi o modelo de Verhulst (1804-1849) [2]. Neste modelo, a população não mais crescerá exponencialmente devido a um fator limitante o qual depende de um parâmetro chamado de capacidade de suporte. Isso significa que há um limite para o número de indivíduos de uma população. A equação que descreve este modelo é normalmente conhecida por equação logística.

Outro modelo que deve ser mencionado é o de Lotka-Volterra que representa interação entre duas espécies. Essa interação pode se dar de três formas do tipo: predador-presa: em que a interação possibilita o aumento da taxa de crescimento

de uma das espécies em detrimento da taxa de crescimento da outra; competição: onde o de interação as taxas de crescimento de ambas as espécies diminuem; e mutualismo: quando as taxas de crescimento de ambas as espécies aumentam [1, 3]. Estes modelos serão discutidos mais detalhadamente no capítulo 3.

Todos os modelos mencionados acima não possuem parte espacial, ou seja, descrevem a dinâmica de uma população no seu todo, sem se ocupar da distribuição espacial desta. Os primeiros modelos a se ocuparem desta questão vem da físico-química e introduzem a redistribuição espacial da população por meio de um termo de difusão. Neste contexto um modelo de extrema relevância é o modelo de Fisher-Kolmogorov [4]. Este modelo é similar ao de Verhult, mas nele foi acrescentado um termo de difusão. Portanto, a população representada pelo modelo de Fisher-Kolmogorov apresenta uma dependência espacial, o que se torna novidade com relação aos modelos citados acima. Para modelos como este, onde há dependência espacial, deve-se escolher as condições de contorno que melhor se ajustem ao problema biológico em questão. Esta situação vem sendo bastante discutida, já que a fronteira entre um fragmento de habitat e o meio externo interfere fortemente na dinâmica de espécies.

As condições a serem impostas numa fronteira (ou uma interface) dependem de fatores diversos. Inicialmente, há uma questão sobre o quão inóspita é a área exterior ao habitat, denominada de matriz. Ela pode tanto ser totalmente letal, como apresentar má qualidade para a sobrevivência da espécie. Ademais, outro fator importante é o comportamento dos indivíduos face a uma fronteira. Tal comportamento é dependente da espécie em questão.

Nesta tese nos concentraremos sobretudo em equações do tipo reação-difusão com condições de fronteira do tipo Dirichlet na fronteira. Esse é um caso que apresenta em geral maior interesse. Em particular neste caso, há um tamanho crítico para o fragmento, abaixo do qual a população não persiste, ou seja, a densidade populacional vai à zero assintoticamente, [5]. Discutiremos este resultado já bem conhecido na literatura no capítulo 2.

A situação descrita acima é a de um fragmento de habitat representado por um domínio finito. Há porém uma situação correlata que é o estudo do movimento de populações entre fragmentos. De uma forma geral fazemos aqui contato com o campo de estudos conhecido como **ecologia de paisagem**. Uma paisagem, neste contexto é uma composição de fragmentos de vários tipos de habitats, como ilustrado

na Figura 1.1, [6]. Sabe-se, [7], que o tipo de paisagem pode alterar o tipo de movimento. Espécies que vivem numa paisagem composta por fragmentos de habitats e matrizes tendem a se movimentar entre os habitats e para isso as matrizes devem ser atravessadas. Como as matrizes são regiões desfavoráveis a sobrevivências das espécies, elas tendem a movimentar-se nesses meios de forma direcional. Estas regiões não oferecem recursos suficientes para a sobrevivência durável delas, seja por insuficiência de recursos, exposição à predadores ou ainda outros fatores biológicos. Há, em muitos casos, uma tendência a um movimento mais direcional dentro da matriz, o que leva-nos aos modelos chamados de reação-difusão-advecção [8]. Os fragmentos de habitats, por serem regiões que apresentam uma distribuição mais densa de recursos e uma maior proteção contra predadores, o movimento acontece mais de forma difusiva.

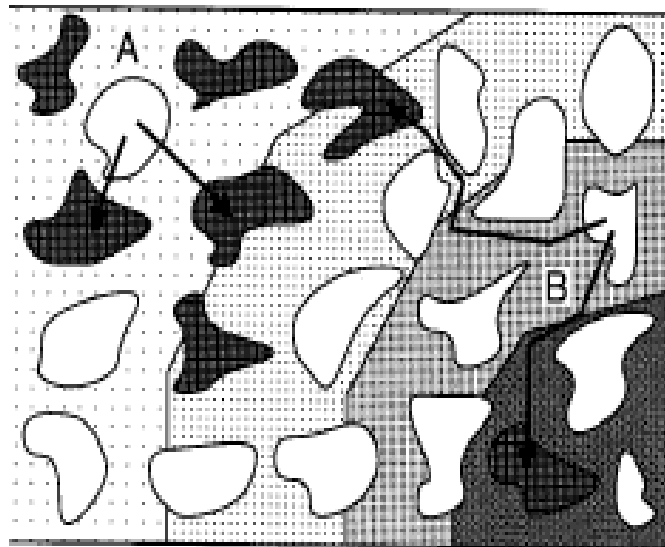


Figura 1.1: Figura retirada da referência [6]. Ela apresenta uma paisagem composta por vários fragmentos de habitat, matrizes. As setas representam o movimento direcional realizado pelas espécies que atravessam a matriz.

Os três capítulos centrais desta tese, capítulos: 3, 4 e 5, constituem cada qual

uma contribuição à alguns problemas mencionados acima. No capítulo 2 esboçamos os modelos de equações que dão suporte básico à ecologia espacial, equação de difusão e modelo de Fisher-Kolmogorov. Este último foi resolvido numericamente para condições de contorno de Dirichlet nulas, o qual possibilita que um fragmento de habitat apresente tamanho crítico, como também usaram-se condições de Dirichlet não nulas, onde não existe mais tamanho crítico de um ponto de vista estrito.

No capítulo 3 apresentamos o estudo do alívio competitivo e efeito de área a partir do sistema de equações de Lotka-Volterra do tipo competitivo com difusão. Os demais modelos de Lotka-Volterra, predador-presa e mutualismo, sem difusão, também são discutidos. O sistema competitivo foi resolvido numericamente para condições de contorno de Dirichlet e condições de contorno de Robin. Os resultados obtidos numericamente foram comparados com dados de campo. No anexo da tese encontra-se cópia de artigo publicado com esses resultados, [15].

No capítulo 4 ocupamo-nos de um modelo para a descrição da dinâmica espacial de espécies de insetos que apresentam o fenômeno biológico chamado de polifenismo. neste caso, os indivíduos podem ser de dois tipos: com asas ou sem asas. o nascimento de indivíduos alados é um fenômeno dependente da densidade. A própria difusão da espécie torna-se assim também dependente da densidade. Construímos um modelo para esta situação e analisamos diversos aspectos de uma dinâmica de invasão de um novo habitat.

E no capítulo 5 mostramos o estudo de conectividade de uma população numa paisagem simples. O modelo apresentado, para este caso, é o modelo de reação-difusão-advecção numa paisagem composta por dois fragmentos de habitat e uma matriz entre eles. A pergunta básica é saber qual é o efeito da advecção na matriz na conectividade de dois fragmentos. Tal questão apresenta-se de forma não trivial devido a existência de **trade-off** entre mortalidade na matriz e velocidade de advecção.

Como podemos perceber, os assuntos dos capítulos 3, 4 e 5 estão todos interconectados através do formalismo das equações de reação-difusão-advecção. No capítulo final, resumimos nossos resultados e mostramos perspectivas futuras.

## Capítulo 2

# Equações básicas da ecologia espacial

### 2.1 Equação de difusão

Em problemas ecológicos onde a dimensão espacial é relevante, a equação de difusão é de essencial importância. A partir dela pode-se calcular como uma população num determinado domínio, seja ele finito ou infinito, se **espalha** sobre ele [10]. Sem entrar em muitos detalhes e a título de completeza, introduziremos aqui a equação de difusão a partir de um modelo probabilístico extremamente simples. Seja um indivíduo (ou, no caso da física, uma partícula) que pode ocupar sítios numa reta, espaçados por uma distância  $\Delta x$ . Ele pode se movimentar de um sítio para outro sítio vizinho com uma certa probabilidade. A probabilidade de que esteja num ponto  $x$  em um tempo  $t$  deve obedecer a seguinte equação:

$$p(x, t) = \alpha p(x - \Delta x, t - \Delta t) + \beta p(x + \Delta x, t - \Delta t). \quad (2.1)$$

onde  $\alpha$  e  $\beta$  medem a probabilidade de movimento para a direita e para a esquerda,  $\alpha, \beta \leq 1$ . Vamos tomar  $\alpha = \beta = \frac{1}{2}$  para chegarmos à equação de difusão de maneira simples, sem introduzir um outro tipo de movimento, com direção preferencial, chamado advecção. Tomaremos em 2.1 o limite em que  $\Delta x$  e  $\Delta t$  são infinitesimais e façamos uma expansão em série de Taylor do lado direito da equação.

$$p(x, t) = \frac{1}{2} \left[ p(x, t) - \Delta x \frac{\partial p}{\partial x} + \frac{(\Delta x)^2}{2!} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \dots - \Delta t \frac{\partial p}{\partial t} + \Delta t \Delta x \frac{\partial^2 p}{\partial t \partial x} + \dots \right] \quad (2.2)$$

$$+\frac{1}{2}[p(x, t) + \Delta x \frac{\partial p}{\partial x} + \frac{(\Delta x)^2}{2!} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \dots - \Delta t \frac{\partial p}{\partial t} - \Delta t \Delta x \frac{\partial^2 p}{\partial t \partial x} + \dots]$$

Rearranjando a expressão acima e desprezando os termos de ordem superior, a equação fica:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \frac{(\Delta x)^2}{2\Delta t} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}. \quad (2.3)$$

Vamos supor adicionalmente que no limite  $\Delta x \rightarrow 0$  e  $\Delta t \rightarrow 0$  a razão  $(\Delta x)^2/2\Delta t$  tende a uma constante D:

$$\lim_{\Delta x \rightarrow 0, \Delta t \rightarrow 0} \frac{(\Delta x)^2}{2\Delta t} = D. \quad (2.4)$$

na qual D é chamada de difusividade ou constante de difusão das partículas ou indivíduos e possui dimensão de  $\frac{\text{comprimento}^2}{\text{tempo}}$ . A equação 2.3 fica então:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \left[ \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} \right]. \quad (2.5)$$

Essa é a equação de difusão, muito usada em sistemas físicos onde ocorrem fenômenos de transporte. Dada a linearidade desta equação, é possível resolvê-la por métodos clássicos, como por exemplo, a análise de Fourier. Em biologia esta equação pode descrever a distribuição espacial de uma população, porém na maioria dos problemas de interesse em biologia de populações devemos incluir outros processos, como por exemplo, o crescimento da população. Será isto que faremos na próxima secção.

## 2.2 Crescimento logístico de uma população

Modelos em biologia de populações que representam apenas uma única espécie são importantes no sentido de se conhecer quais são os fenômenos mais relevantes que interferem na sua dinâmica. Começaremos aqui com um modelo de uma população cuja variação acontece apenas em função do tempo,  $N(t)$ .

$$\frac{dN}{dt} = \text{nascimentos} - \text{mortes}, \quad (2.6)$$



onde considera-se apenas que a taxa de variação da população com o tempo depende apenas do número de nascimentos e mortes (não levando em conta, por exemplo, migração) pode-se reescrever a equação da seguinte forma:

$$\frac{dN}{dt} = Nn - Nm, \quad (2.7)$$

$$N(t) = N_0 e^{(n-m)t}. \quad (2.8)$$

onde  $n$  e  $m$  são constantes positivas e  $N_0$  é a população inicial. Se  $n > m$  a população cresce exponencialmente, mas se  $n < m$  ela vai a zero. Este modelo foi proposto por Malthus em 1798 [3]. O modelo de Malthus não inclui porém nenhum mecanismo de regulação da população, pois assume tacitamente que há recursos abundantes que não limitam o crescimento populacional. Em vista deste problema, Verhulst [2] propôs, em 1838 um modelo de dinâmica de uma população que apresenta termos de saturação e crescimento.

$$\frac{dN}{dt} = aN\left(1 - \frac{N}{K}\right). \quad (2.9)$$

onde  $a$  e  $K$  são constantes positivas,  $a\left(1 - \frac{N}{K}\right)$  é a taxa de crescimento per capita, sendo  $K$  a capacidade de suporte do ambiente, ou seja, é uma medida dos recursos disponíveis no ambiente. Esse modelo apresenta dois estados estacionários definidos por,  $\frac{dN}{dt} = 0$ , os quais são:  $N = 0$  e  $N = K$ . O estado estacionário,  $N = 0$  é instável e  $N = K$  é estável. A solução da equação para uma condição inicial  $N(0) = N_0$  é:

$$N(t) = \frac{N_0 k e^{at}}{K + N_0(e^{at} - 1)}. \quad (2.10)$$

É fácil ver que:

$$N(t) \rightarrow K \text{ quando } t \rightarrow \infty. \quad (2.11)$$

## 2.3 Equação de Fisher-Kolmogorov

A questão que surge naturalmente é como uma população regida por um crescimento logístico se comporta quando considerada a dimensão espacial do problema. Para tal introduz-se agora uma nova equação que contém os seguintes elementos:

crescimento, saturação e difusão. Vamos supor que a difusão e o crescimento não interferem diretamente um com o outro, possibilitando que simplesmente somemos os dois efeitos.

Precisamos agora considerar não mais a população total  $N(t)$  e sim uma densidade populacional que denotaremos por  $u(x, t)$ . Ademais, vamos num primeiro instante, nos ater ao problema com uma única dimensão espacial.

O modelo mais básico com os ingredientes mencionados acima é o modelo de Fisher-Kolmogorov, [11], descrito pela seguinte equação não-linear a derivadas parciais:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = au\left(1 - \frac{u}{K}\right) + D\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (2.12)$$

onde  $a$  é o fator de crescimento intrínseco da população,  $K$  é a capacidade de suporte,  $D$  a difusividade. É porém natural medirmos a população em unidades de  $K$ , ou seja, é útil fazer a seguinte mudança de variável,  $u(x, t) = \bar{u}(x, t)K$ .

A equação 2.12 fica portanto:

$$\frac{\partial \bar{u}}{\partial t} = a\bar{u}(1 - \bar{u}) + D\frac{\partial^2 \bar{u}}{\partial x^2}. \quad (2.13)$$

e finalmente, para não carregar a notação, omitimos a barra sobre  $\bar{u}(x, t)$  e temos:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = au(1 - u) + D\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (2.14)$$

Eis aqui, portanto o modelo de Fisher-Kolmogorov.

Nesta tese estaremos interessados sobretudo em propriedades das soluções desta equação em domínios limitados. No entanto, por completeza esboçaremos abaixo a forma da solução quando  $x \in \mathfrak{R}$ .

Notemos que qualitativamente a solução apresenta exatamente as características que dela esperamos. Há crescimento da densidade, até uma densidade máxima, ao mesmo tempo que a população se difunde no espaço, criando frentes de expansão.

Se pensarmos em problemas ecológicos, este tipo de situação descreve um processo de invasão de uma espécie em novo habitat.

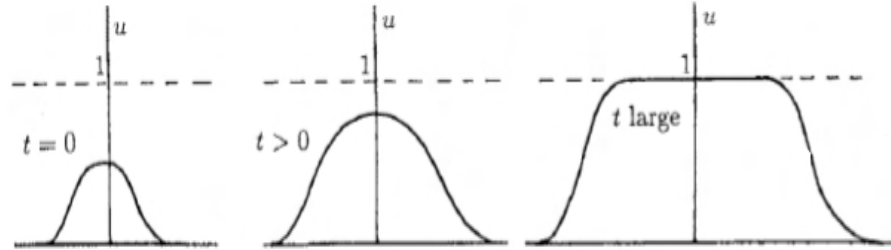


Figura 2.1: Figura retirada de [3]. Solução da equação de Fisher-Kolmogorov 2.12 para diferentes tempos. As soluções de equilíbrio são dadas por  $u = 0$  e  $u = 1$ , sendo estes, respectivamente, instável e estável.

### 2.3.1 Domínios limitados

Queremos agora analisar as soluções da equação de Fisher-Kolmogorov quando o domínio é limitado. Tal problema coloca-se naturalmente em situações de interesse em ecologia, o domínio representando o habitat da população e o exterior do domínio representando uma região tipicamente adversa, chamada na literatura ecológica de matriz.

Uma vez que desejemos considerar domínios limitados, deparamo-nos com a questão de quais condições de contorno impor nas bordas do domínio. Vamos nos limitar a analisar o caso de condições de contorno do tipo Dirichlet, ou seja, será fixado o valor da função  $u(x, t)$  na borda do domínio. Ao fixar  $u(x, t)$  a derivada  $\frac{\partial u}{\partial x}$  não é nula na borda e representa um fluxo populacional.

Evidentemente, as condições de Dirichlet não são as únicas possíveis de serem supostas. Outra condição natural é a condição de Neumann, que fixa o fluxo nas bordas. Se ele for nulo, teríamos uma situação de isolamento. No entanto, em muitos problemas de ecologia de populações as bordas são permeáveis, levando-nos a tomar como mais naturais as condições de Dirichlet.

### 2.3.2 Condições de Dirichlet nulas

Em 1951, Skellam [5] estudou o problema de uma população que satisfaz a equação de Fisher-Kolmogorov num domínio limitado com condições nulas na fronteira,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = au(1 - u) + D\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad u(0) = u(L) = 0. \quad (2.15)$$

Skellam mostrou um resultado central para a biologia de populações, o da existência de um *tamanho mnimo* do domínio para que uma população possa subsistir. Para tal, ele considerou apenas a parte linear da equação, dado que desejava apenas achar as condições de subsistência (chamadas também de condições de invasibilidade do habitat). Uma forma simples de entender o resultado é a seguinte:

Considere uma população pequena, de modo que podemos usar a equação linearizada.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = au + D\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \quad u(0) = u(L) = 0. \quad (2.16)$$

Queremos saber se a população crescerá ou decrescerá com o tempo.

Para resolver esta questão será procurada a solução na forma:

$$u(x, t) = e^{\lambda t}U(x), \quad (2.17)$$

Da equação (2.16) segue-se que:

$$\lambda U(x) = aU(x) + DU''(x), \quad (2.18)$$

$$U''(x) = \frac{\lambda - a}{D}U(x) = -\Omega U(x), \quad (2.19)$$

onde  $\Omega = (a - \lambda)/D$ . A solução (2.19) é dada por:

$$U(x) = Ae^{i\sqrt{\Omega}x} + Be^{-i\sqrt{\Omega}x}. \quad (2.20)$$

Impondo as condições de contorno, teremos:

$$U(0) = 0 \rightarrow A + B = 0 \rightarrow U(x) = 2A \sin \sqrt{\Omega}x. \quad (2.21)$$

Para que a solução seja real deve-se portanto tomar  $A = -iA'$ . Impomos agora a segunda condição de contorno  $U(L) = 0$ , o que nos leva a

$$\sqrt{\Omega} = \frac{n\pi}{L}. \quad (2.22)$$

No entanto, num problema de biologia de populações devemos sempre ter  $U(x) > 0$ , o que só acontece quando  $n = 1$ .

Lembrando que  $\Omega = (a - \lambda)/D$ , teremos  $(a - \lambda)/D = \pi^2/L^2$ , ou seja:  $\lambda = \frac{-D\pi^2}{L^2} + a$ . Para que a população cresça,  $\lambda > 0$ . E portanto  $a > \frac{D\pi^2}{L^2}$ , ou  $L > \pi\sqrt{\frac{D}{a}}$ .

O comprimento  $L_c = \pi\sqrt{\frac{D}{a}}$  é chamado de comprimento mínimo(ou crítico) para a viabilidade da população. Se  $L < L_c$  a população tende a zero assintoticamente no tempo.

No caso estacionário a equação de Fisher-Kolmogorov pode ser resolvida com o termo não-linear [25], sendo sua solução dada em termos das funções elípticas. A solução do problema não-linear permite abordar mais do que a questão do tamanho crítico. Permite calcular, seja a população total, seja a densidade no centro do habitat, que é a densidade máxima.

Nesta tese estaremos também interessados em densidades máximas, porém em problemas com mais de uma população. Nestes casos, não será possível resolver analiticamente a equação nem no caso estacionário. Assim, deve-se recorrer a métodos numéricos. A título de comparação, resolvemos a equação de Fisher-Kolmogorov numericamente, com condições de Dirichlet nulas. A Figura (2.2) mostra o máximo da densidade populacional em termos de  $L$ , para grandes tempos, ou seja, eliminamos os transientes. Como se vê, há claramente um tamanho crítico de  $L$  abaixo do qual a solução é nula.

### 2.3.3 Condições de Dirichlet não nulas

Se considerarmos que a área externa ao habitat, a matriz, não é completamente desfavorável à espécie, podendo nela existir uma pequena população remanescente torna-se natural examinar a equação (2.15) com novas condições de contorno,

$$u(0) = u(L) = Q. \quad (2.23)$$

onde  $Q$  é uma constante. Evidentemente, a população no habitat não vai assintoticamente a zero, pois  $u(x, t) = 0$  não é solução com as novas condições de contorno. Não desejamos aqui entrar nas minúcias do problema, assim apresentamos simplesmente o análogo a figura (2.2) para este caso.

Na figura (2.3) vemos que o máximo da densidade populacional depende do tamanho,  $L$ , do domínio, como esperado. Neste caso, abaixo de  $L_c$ , a população tende assintoticamente no tempo para a constante  $Q$ . Portanto, a rigor não há um tamanho mínimo para o estabelecimento da população no habitat, mas existem dois regimes: se  $L > L_c$  a densidade populacional assume valores maiores que  $Q$  para  $t \rightarrow \infty$ ; se  $L < L_c$ , para  $t \rightarrow \infty$  teremos  $u(x, t) \rightarrow Q$ .

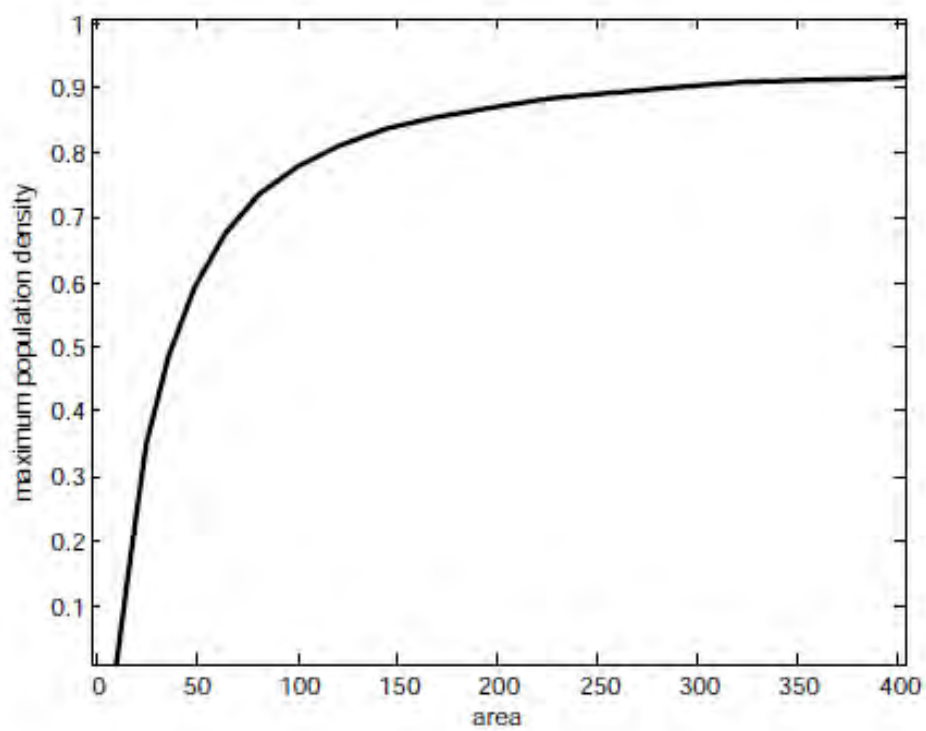


Figura 2.2: Densidade máxima de uma população em termos da área do domínio de integração, com condições de Dirichlet nulas. Neste caso, estudamos o problema bidimensional, para comparação com a seção seguinte. cabe notar porém, que o caso unidimensional é análogo.

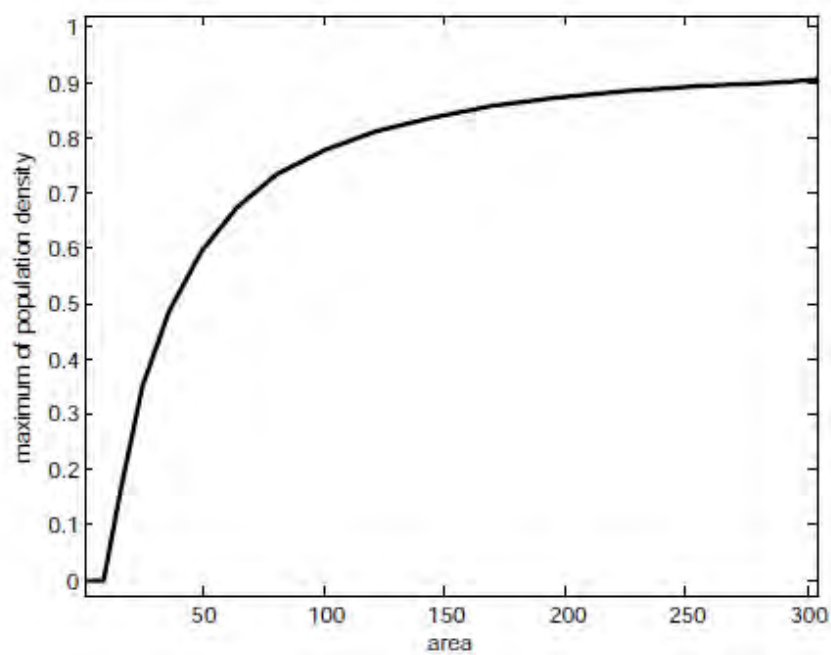


Figura 2.3: Densidade máxima para  $t$  muito grande em função do tamanho do fragmento bidimensional para condições de contorno de Dirichlet não nulas. Os valores de  $D$  e  $a$  utilizados nos cálculos numéricos são iguais a unidade.



# Capítulo 3

## Alívio competitivo e efeito de área

### 3.1 Interações entre espécies e o modelo de Lotka-Volterra sem espaço

Quando espécies de populações distintas interagem, essa interação afetará a dinâmica de ambas populações. Vamos considerar aqui um sistema envolvendo duas espécies, que é o caso mais simples [3]. De uma forma simplificada podemos dizer que existem:

- Interação do tipo Predador-Presa: Seja  $N_1$  o predador e  $N_2$  a presa. Devido a interação, a taxa de crescimento de uma das espécies diminui enquanto a taxa de crescimento da outra aumenta:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(a - bN_2), \quad (3.1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(cN_1 - e). \quad (3.2)$$

onde  $a$ ,  $b$ ,  $c$  e  $e$  são constantes positivas. O termo  $aN_1$  representa a dinâmica da presa na ausência do predador e portanto, nesse caso, a população da presa crescerá exponencialmente. O termo  $-bN_1N_2$ , diminui a taxa de crescimento da população de presa. Já na ausência de presa a população de predadores decrescerá exponencialmente e o termo  $cN_2N_1$  possibilitará o aumento da população de predadores. Neste caso, trata-se de um predador especialista, ou seja, seu recurso vital é a presa. Poderíamos ter casos em que o predador

fosse generalista, consumindo mais de uma presa. Isto alteraria as equações acima. Como no que se segue o nosso foco não será este tipo de interação, não discutiremos mais explicitamente modelos generalizados para dinâmica de predador-presa.

- Interação do tipo mutualismo: Acontece quando as taxas de crescimento de ambas as espécies aumentam devido a interação.

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(a + bN_2), \quad (3.3)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(cN_1 + e). \quad (3.4)$$

Nesse modelo, a espécie  $N_1$  se beneficia da presença da espécie  $N_2$  e vice-versa. Escrito como está, o modelo prevê o crescimento ilimitado das populações. Para compreender a importância dos mutualismos, é sempre necessário considerar mecanismos adicionais de saturação populacional, ou a existência de mais espécies que influenciem na dinâmica destas populações.

- Interação do tipo competição: Acontece quando, devido a interação, as taxas de crescimento de ambas as espécies diminuem,

$$\frac{dN_1}{d\tau} = r_1 N_1 \left[ 1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right], \quad (3.5)$$

$$\frac{dN_2}{d\tau} = r_2 N_2 \left[ 1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right]. \quad (3.6)$$

As constantes  $r_1, r_2, K_1, K_2, b_{12}$  e  $b_{21}$  são todas positivas,  $r_1$  e  $r_2$  são as taxas de nascimentos,  $b_{12}$  e  $b_{21}$  são as medidas de competitividade e  $K_1$  e  $K_2$  são as capacidades de suporte. Adimensionaliza-se o modelo de Lotka-Volterra para diminuir o número de constantes e simplificar os cálculos. Renomeamos as novas constantes e variáveis da seguinte forma:

$$u_1 = \frac{N_1}{K_1}, u_2 = \frac{N_2}{K_2}, t = r_1 \tau, \rho = \frac{r_2}{r_1}, a_{12} = b_{12} \frac{K_2}{K_1}, a_{21} = b_{21} \frac{K_1}{K_2}. \quad (3.7)$$

E as equações (1.1) e (1.2) terão a seguinte forma:

$$\frac{du_1}{dt} = u_1[1 - u_1 - a_{12}u_2]. \quad (3.8)$$

$$\frac{du_2}{dt} = \rho u_2 [1 - u_2 - a_{21} u_1]. \quad (3.9)$$

Os possíveis estados estacionários são:

$$u_1^* = 0, u_2^* = 0; \quad (3.10)$$

$$u_1^* = 1, u_2^* = 0; \quad (3.11)$$

$$u_1^* = 0, u_2^* = 1; \quad (3.12)$$

$$u_1^* = \frac{1 - a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, u_2^* = \frac{1 - a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}}. \quad (3.13)$$

A estabilidade dos estados estacionários depende de  $a_{12}$  e  $a_{21}$  que são a força competitiva das duas espécies. Se  $a_{12} < 1$  e  $a_{21} < 1$ , a competição é fraca e pode-se ter coexistência. Se  $a_{12} > 1$  e  $a_{21} < 1$ , então a população (2) elimina a espécie (1) e assume o valor  $u_2 = 1$  assintoticamente. Da mesma forma, se  $a_{12} < 1$  e  $a_{21} > 1$ , então a população (1) elimina a população (2) e assume o valor  $u_1 = 1$  para grandes tempos. E finalmente, se  $a_{12} > 1$  e  $a_{21} > 1$ , sempre uma espécie elimina a outra. A espécie eliminada, nesse caso, dependerá da condição inicial [3].

Este resultado incorpora em um modelo matemático o chamado **princípio de exclusão competitiva** [14], segundo o qual, sendo a competição suficientemente forte, a espécie mais apta elimina a menos apta.

## 3.2 O sistema de Lotka-Volterra com difusão

Queremos agora considerar efeitos espaciais sobre um par de espécies regidos pelas equações de Lotka-Volterra competitivas. A forma de proceder é análoga àquela quando introduzimos um termo difusivo na equação logística e obtivemos a equação de Fisher-Kolmogorov, ou seja, adicionaremos a cada espécie um termo de difusão e consideraremos densidades ao invés do número total de indivíduos. Denotaremos por  $n_1$  e  $n_2$  as densidades das espécies (1) e (2). Teremos então:

$$\frac{\partial n_1}{\partial t} = D_1 \nabla^2 n_1 + r_1 n_1 \left[ 1 - \frac{n_1}{K_1} - b_{12} \frac{n_2}{K_1} \right], \quad (3.14)$$

$$\frac{\partial n_2}{\partial t} = D_2 \nabla^2 n_2 + r_2 n_2 \left[ 1 - \frac{n_2}{K_2} - b_{21} \frac{n_1}{K_2} \right]. \quad (3.15)$$

onde  $D_1$  e  $D_2$  são as difusividades das espécies.

Em forma adimensional análoga às equações (3.14) e (3.15) e com variáveis definidas como em (3.7) ficam:

$$\frac{\partial u_1}{\partial t} = \nabla^2 u_1 + u_1[1 - u_1 - a_{12}u_2], \quad (3.16)$$

$$\frac{\partial u_2}{\partial t} = \kappa \nabla^2 u_2 + \rho u_2[1 - u_2 - a_{21}u_1]. \quad (3.17)$$

onde  $\rho = \frac{r_2}{r_1}$ ,  $\kappa = \frac{D_2}{D_1}$  e o espaço foi adimensionalizado em unidades de  $\sqrt{\frac{D_1}{r_1}}$ . Aqui,  $u_1$  e  $u_2$  são as populações das espécies 1 e 2, respectivamente, medidas em termos de suas capacidades de suporte; o tempo é medido em termos do inverso da taxa de crescimento da espécie 1. A constante  $\rho$  é a razão das taxas de crescimento das espécies 2 e 1. O foco de nosso interesse é este sistema de equações com condições de contorno num domínio limitado. No entanto, vamos mencionar brevemente, a título de completude, a situação em espaço ilimitado, em uma dimensão espacial. Neste caso, há soluções do tipo onda de invasão, em que a espécie competitivamente mais forte vai substituindo a espécie mais fraca progressivamente como mostrado na Figura (3.1), [12].

### 3.3 Competição em habitats limitados. Alívio competitivo

Vamos então nos ocupar agora do caso em que o domínio de integração das equações é limitado e consideraremos condições de Dirichlet nulas nas bordas. Sabemos que quando temos uma única espécie, existe um tamanho crítico para a viabilidade desta no domínio. Esperamos encontrar algo análogo no caso do sistema de Lotka-Volterra competitivo. No entanto cabe-nos perguntar se algo relevante, além da existência de um tamanho crítico, emerge desta situação. Em particular, podemos investigar a validade do princípio de exclusão competitiva num domínio limitado em condições de Dirichlet nulas.

No caso de uma única espécie, e em uma dimensão espacial, foi possível mostrar a existência do tamanho crítico de forma analítica. Recorremos porém a uma integração numérica para obter o máximo da densidade populacional em termos do tamanho do domínio.

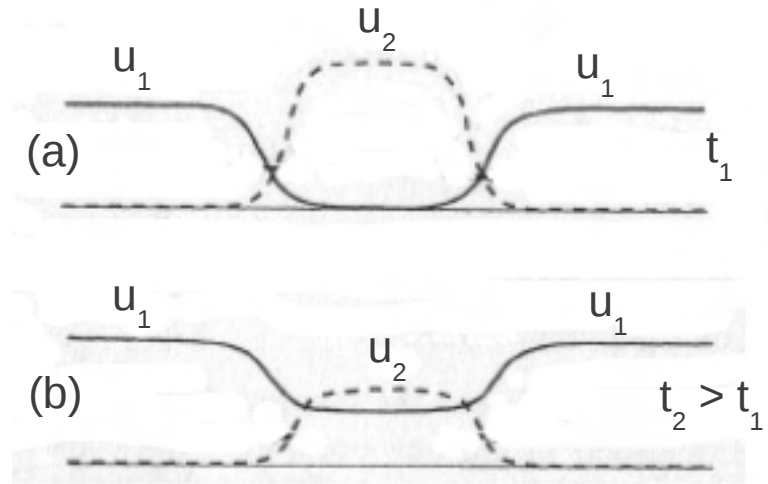


Figura 3.1: Esta figura se baseia na ilustrada no livro [12]. Mostra solução do tipo onda de invasão onde a espécie competitivamente superior  $u_1$  vai substituindo a espécie competitivamente inferior  $u_2$  progressivamente. No caso acima, a espécie  $u_2$  está *cercada* de um competidor mais apto e é eliminada gradativamente. Poderíamos ter também o caso em que  $u_2$  fosse superior a  $u_1$ , e neste caso teríamos a expansão da região ocupada por  $u_2$ , em detrimento de  $u_1$ .

No caso que iremos estudar agora, usaremos diretamente uma integração numérica das equações. Uma análise analítica pode ser feita a partir da linearização das equações (3.16) e (3.17), [18]. A nossa abordagem tem a vantagem de incluir todos os efeitos não-lineares, permitindo-nos ir além de uma análise qualitativa, que, como veremos, pode ser conectada com dados observacionais.

Apresentamos a seguir os resultados das integrações numéricas das equações (3.16) e (3.17) no caso de condições de contorno de Dirichlet nulas, num círculo de área  $A$ . Como já mencionado, condições de Dirichlet nulas representam um habitat cercado por uma matriz completamente inóspita.

Usamos valores  $\kappa = 1$  e  $\rho = 1$  e escolhemos  $a_{12} = 0.5$  e  $a_{21} = 1.8$ , representando uma situação em que, em espaço ilimitado a espécie 2 será eliminada em favor da espécie 1 o que é esperado.

Na figura (3.3) pode-se ver a densidade máxima de  $u_1$  e  $u_2$  em função da área

do habitat. Para áreas muito pequenas, menores que a área crítica [5], vê-se que as duas populações vão a zero como esperamos. Para áreas muito grandes constata-se a exclusão competitiva da espécie 2 em favor da espécie 1, o que também é esperado. Entretanto, para áreas de tamanho intermediário, a espécie 2 consegue sobreviver devido à densidade populacional da espécie 1, nessa região, não ser tão grande, proporcionando assim um alívio competitivo à espécie 2, fazendo com que a coexistência dela seja possível. Damos a este efeito o nome de **alívio competitivo por escassez de espaço**.

As consequências deste resultado são claras: estritamente falando, o princípio de exclusão competitiva não se aplica quando a dinâmica das espécies se dá num domínio limitado. Notamos porém que a região de valores da área do domínio em que a coexistência é de fato importante, é pequena, concentrada perto da área crítica. Em áreas maiores, apesar de existir formalmente a coexistência das duas espécies, na prática a densidade populacional da espécie menos apta pode ser muito baixa. Tais densidades, quando interpretadas em contexto biológico, podem tratar-se de uma **eliminação efetiva**.

Gostaríamos de ressaltar que este resultado sobre as regiões de coexistência só foi possível de ser obtido através da integração numérica de equações não-lineares. A análise linear qualitativa jamais poderia nos dar estas informações.

O resultado acima é o assunto de nossa publicação [15], na qual uma discussão biológica mais extensa pode ser também encontrada. O conteúdo da próxima subseção é igualmente originário desta publicação.

### 3.4 Dados de campo: um exemplo de alívio competitivo

Vamos agora ilustrar o conceito de alívio competitivo por restrição de espaço apresentando uma análise de dados observacionais para os quais o conceito acima fornece uma explicação simples. Nosso estudo está baseado diretamente nos dados apresentados em [13]. Esses dados foram coletados em fragmentos de floresta na Amazônia Central num projeto chamado PDBFF (Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais), [23] administrado e implementado em 1979 pelo INPA (MCT - Brasil) e pelo Smithsonian Institution e que tem por objetivo estudar e quan-

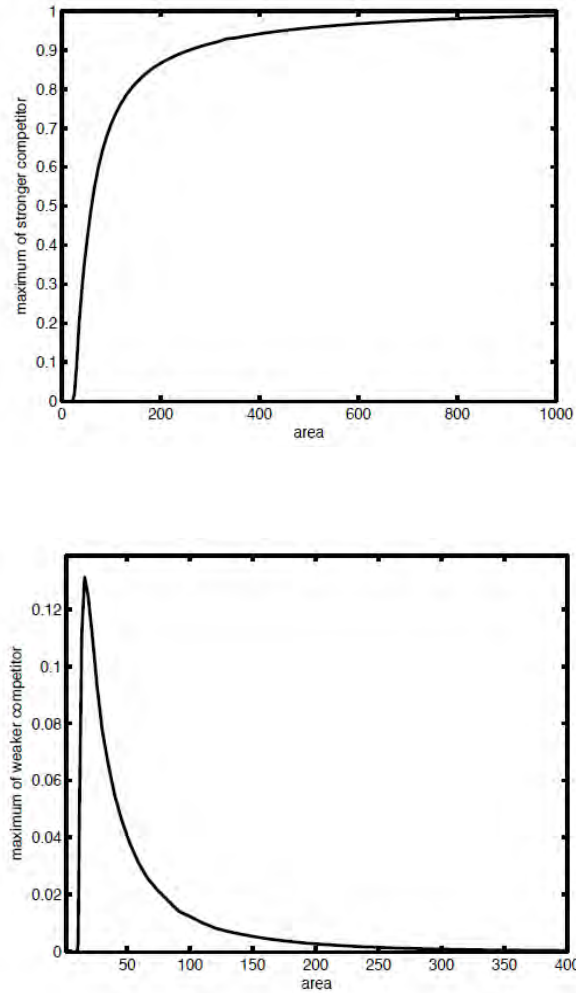


Figura 3.2: Nas figuras acima têm-se os valores máximos das densidades das espécies competitivamente superior(de cima) e inferior(de baixo) em função da área, depois de passados todos os transientes. Foi usado  $a_{12} = 0.5$  e  $a_{21} = 1.8$ . Para áreas grandes a espécie 1 exclui a espécie 2. Para áreas menores que a crítica, ambas as espécies vão a zero, mas em áreas intermediárias a coexistência torna-se possível.

tificar os efeitos da fragmentação da floresta em termos da abundância, isolamento e diversidade de espécies de animais e plantas. Os dados de campo que servirão de base comparativa com nossos resultados representam a abundância de dois gêneros similares de roedores, *Myoprocta acouchy* (cutiara) e *Dasyprocta leporina* (cutia)

em fragmentos de habitat e floresta contínua. Considerando que na floresta existe escassez de recursos e superposição de nicho ecológico, dado que ambos se alimentam de frutas caídas no chão da floresta, é razoável supor que eles são competidores, [20]. Quando as frutas se tornam escassas, na estação seca, as cutias passam a comer sementes enquanto as cutiarias mantêm sua dieta de frutas [21], o que nos dá uma indicação que as cutias são competitivamente inferiores às cutiarias, [22].

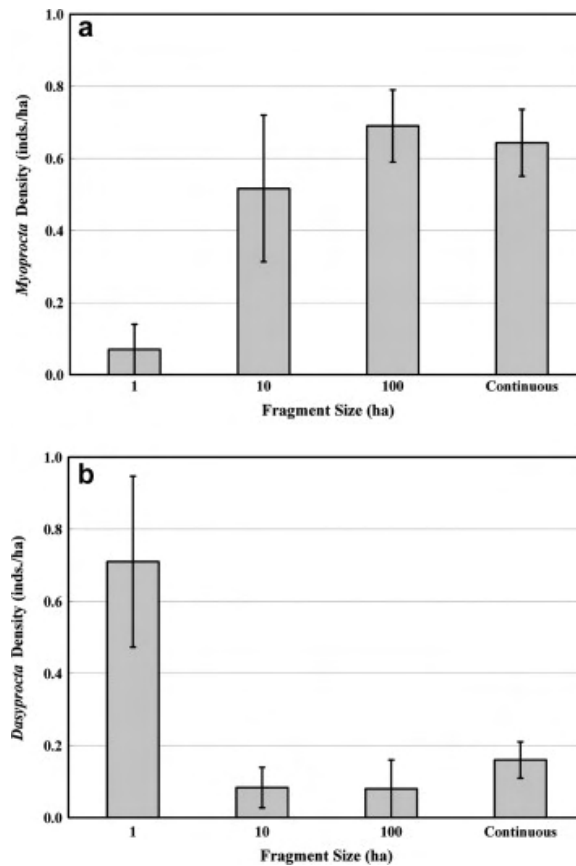


Figura 3.3: Figura retirada do [13], que representa o número de cutias e cutiarias em 11 sítios, dos quais três tem 1 ha, três tem 10 ha, dois tem 100 ha e três correspondem à coleta de dados em diferentes pontos da floresta contínua.

A coleta de dados, visando estimar densidade populacional de cutias e cutiarias se deu em 11 sítios, dos quais três tem 1 ha, três tem 10 ha, dois tem 100 ha e 3 correspondem à coleta de dados em diferentes pontos da floresta contínua. Qualitativamente, observou-se que a densidade de cutiarias aumenta nos fragmentos maiores.



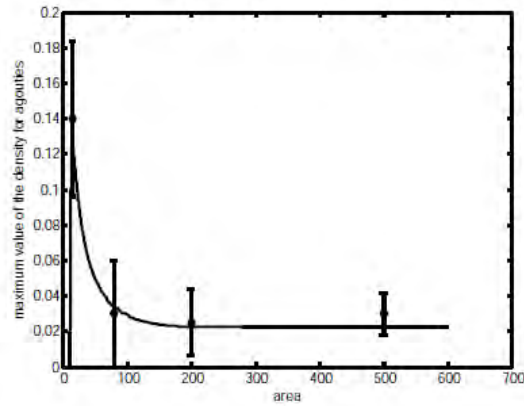
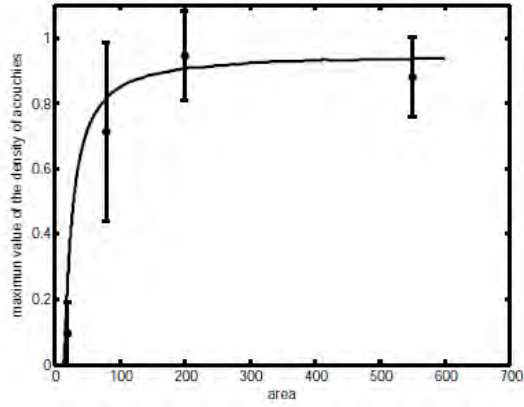


Figura 3.4: Nas figuras acima têm-se as densidades máximas das espécies competitivamente superior(de cima) e inferior(de baixo) em termos da área e são obtidos a partir do modelo dado pelas equações (1) e (2) em unidades adimensionais, com  $a_{12} = 0.3$  e  $a_{21} = 0.92$ . Os pontos são os dados observados [13] e as barras representam o desvio padrão médio.

Já as cutias apresentam um comportamento oposto, sua densidade diminui em fragmentos grandes. A figura (3.3) reproduz os resultados de [13]. A situação é bastante parecida com aquela que encontramos no nosso desenvolvimento teórico da seção anterior: uma espécie tende a crescer com o tamanho dos fragmentos, a outra tende a

descrever, havendo regiões de coexistência.

Não podemos fazer um teste da teoria diretamente. Isto se dá por que as equações 3.16 e 3.17 contêm os coeficientes da força competitiva  $a_{12}$  e  $a_{21}$ , os quais não são conhecidas e não podem ser determinadas por meios independentes. Assim, somos forçados a associar valores arbitrários a eles. Isso implica na compatibilidade da explicação dada pela abordagem teórica com os dados observacionais, e não validação a teoria, em senso estrito. Como as cutiaras não eliminam completamente as cutias na floresta contínua, devemos ter  $a_{12} < 1$  e  $a_{21} < 1$ , mas  $a_{12} \ll a_{21}$ . Tomamos  $a_{12} = 0.3$  e  $a_{21} = 0.92$ . Para integrar as equações é ainda necessário dar valores para  $K$  e  $\rho$ . Dadas as semelhanças entre as espécies, figura (3.3), tomamos  $K = 1$  e  $\rho = 1$ .

Para fazer a comparação dos cálculos numéricos e os observados foi necessário escrever este último em unidades adimensionais, ou seja, as populações foram escritas em termos das capacidades de suporte,  $K_1$  e  $K_2$ , e as áreas em termos do comprimento de difusão  $\frac{D_1}{r_1}$ . Foi usado o valor da população  $N_1$  na floresta contínua,  $N_{1cont}$ . Como base para a capacidade de suporte das cutiaras nessa região:

$$N_{1cont} = 0.7 \text{indivduo/ha} = K_1 u_{1cont} = 0.96 K_1 \Rightarrow K_1 = 1.37 \text{ha/indivduo}. \quad (3.18)$$

Para a capacidade de suporte da espécie 2 foi usado a densidade máxima,  $N_{2max}$  obtida em toda região de integração em função da área, e foi comparado com o máximo obtido na curva teórica:

$$N_{2max} = 0.7 \text{indivduo/ha} = K_2 u_{2max} = 0.14 K_2 \Rightarrow K_2 = 5 \text{ha/indivduo}. \quad (3.19)$$

Finalmente, para a adimensionalização da área usamos que o tamanho crítico para cutiaras deve estar abaixo de 1 ha, mas tampouco muito menos que 1 ha, pois na figura (3.3) as cutiaras já apresentam um forte efeito da diminuição da área de habitat para o valor da área de 1 ha. Assim, estimamos  $L_c = 0.5$  ha. Por outro lado, sabe-se que a área crítica de um fragmento circundado por uma região inóspita é dada por  $\pi^2 D/r$  [5], então podemos escrever:

$$0.5 \text{ha} = \pi^2 \frac{D}{r} \Rightarrow \frac{D}{r} = 0.05 \text{ha}. \quad (3.20)$$

Tendo calculado os valores para  $K_1$ ,  $K_2$  e  $D/r$  pôde-se adimensionalizar todos os dados de campo e compará-los com os dados numéricos.

A figura (3.4) mostra que podemos obter clara concordância entre observação e teoria neste caso. Na figura (3.4), as barras de erro são tomadas a partir dos dados da [13].

O modelo espacial de Lotka-Volterra competitivo inclui apenas difusão, crescimento e competição. Com estes três elementos produzimos resultados compatíveis com observações. É claro porém que outros fatores poderiam também estar presentes. Destes, o mais importante seria, a presença de predadores (jagatirica, *Leopardus pardalis*). Para que pudéssemos explicar os padrões da figura (3.3) a partir de um modelo baseado em predação, seria necessário que predadores tivessem forte preferência por cutias e sofressem efeitos de redução de área. O estado atual de conhecimento sobre estas espécies não leva a nenhuma indicação que estes efeitos existam. Pelo contrário, estima-se que jagatiricas sofram pouquíssimo efeito por redução de habitat [19].

### 3.5 Generalizações

As equações (3.16) e (3.17) foram integradas, no caso anterior, com taxas de crescimento e difusividades iguais para ambas espécies, ou seja,  $\kappa = \rho = 1$ . No intuito de conhecer melhor a validade dos resultados numéricos foi feita outra integração numérica com difusividades diferentes para ambas espécies em dois casos:  $\kappa < 1$  e  $\kappa > 1$ . Nas duas situações, os valores das medidas de competitividade foram mantidas iguais a secção anterior. Os resultados são mostrados na figura (3.5). Nessa nova situação o tamanho crítico que a espécie competitivamente inferior necessita para sua sobrevivência muda. O caso que chama mais atenção é quando  $\kappa < 1$ . Constata-se que existe uma região de valores aonde apenas a espécie competitivamente mais fraca sobrevive. Isso corresponde a possibilidade de uma inversão no padrão de exclusão.

Um outro detalhe que deve ser mencionado é que foi considerado que ambas as populações 1 e 2 têm valor nulo na fronteira. Isso significa que a matriz é completamente inóspita. Sabe-se que esta situação não é muito realista, no caso do PDBFF, já que uma floresta secundária cresceu ao redor dos fragmentos e portanto a matriz não é totalmente inóspita [16]. Considerou-se então que a população na matriz é

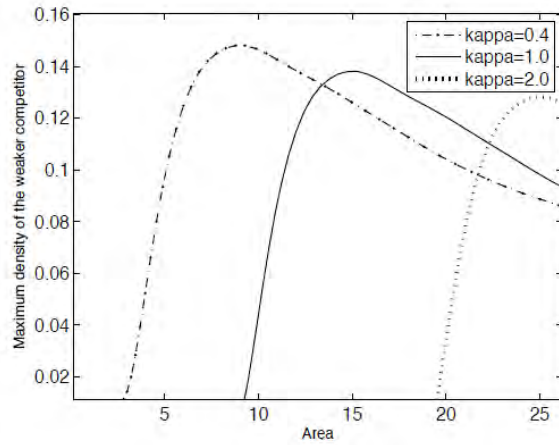
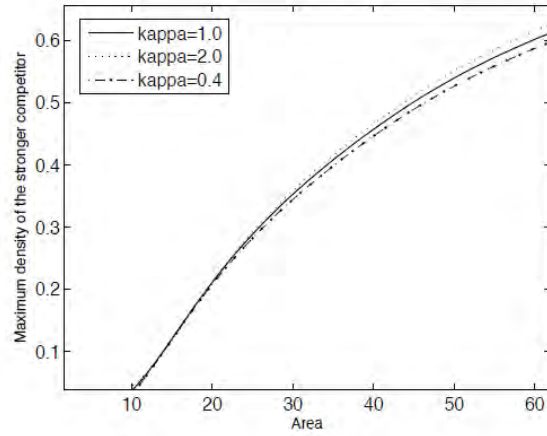


Figura 3.5: Nas figuras acima os valores das densidades máximas das espécies competitivamente superior e inferior em termos da área na situação de equilíbrio são obtidos para três diferentes valores de  $\kappa$ . Para o caso onde  $\kappa \neq 1$ , os valores das áreas críticas são diferentes para a espécies 2.

diferente de zero [17]. Usamos uma condição de contorno que melhor se aplica a essa situação. Ao invés da condição de contorno de Dirichlet, usa-se a condição de contorno de Robin [18]:

$$u_i + g \nabla u_i = 0 \quad \partial \omega, \quad i = 1, 2. \quad (3.21)$$

onde  $g$  é uma medida da qualidade da matriz e  $\partial\omega$  é a fronteira do domínio de integração. Foi feita uma integração numérica para  $g \neq 0$  e  $\kappa = 1$ . Nesse caso haverá populações para todas as áreas integradas, inclusive quando a área tende a zero. Esse resultado já é bem conhecido [17] no caso de uma única espécie. Os resultados são mostrados na figura (3.6). Observamos que, como no caso da secção (2.3.3), o máximo da densidade populacional de ambas populações não vai a zero, mesmo para domínios de integração muito pequenas.

Há portanto uma população remanescente no habitat. Notamos porém que, apesar de não existir um limiar de extinção das espécies, existem dois regimes de sensibilidade a efeitos de área. Para valores pequenos de área, menores que um certo valor  $A^*$ , as populações têm baixas densidades. Para áreas maiores que  $A^*$ , observamos novamente os padrões estudados na secção (3.4).

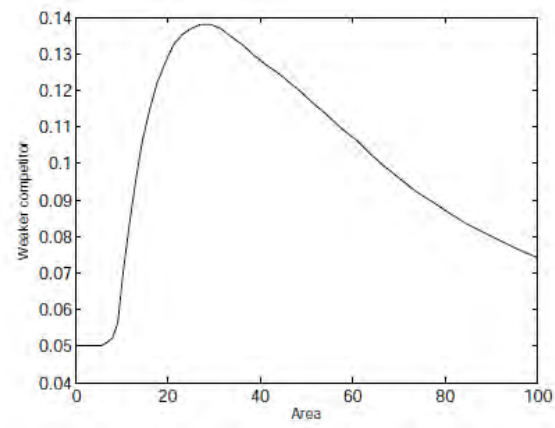
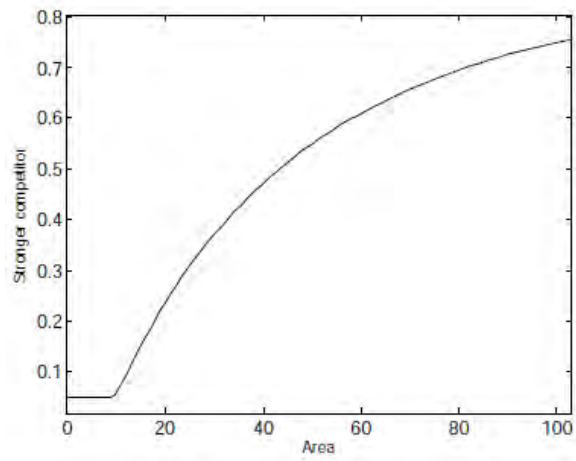


Figura 3.6: Nas figuras acima os valores das densidades máximas de  $u_1$  e  $u_2$  em função da área para tempos assintóticos com condições de fronteira de Robin, e  $\kappa = 1$  e  $g = 0.05$ .

## Capítulo 4

# Modelagem de uma população de insetos com difusividade dependente da densidade

Algumas espécies de animais possuem a propriedade de mudar sua morfologia rapidamente. Esse fenômeno biológico, chamado de polifenismo, ocorre quando o genótipo produz duas ou mais alternativas morfológicas observáveis (fenótipos) em resposta a mudanças ambientais [24]. Ou seja:

$$gentipo + ambiente \Rightarrow fentipo.$$

Este fenômeno adaptativo ajuda a sobrevivência da espécie reduzindo a competição intraespecífica (relação entre indivíduos de mesma espécie) e a suscetibilidade à predação [29]. O polifenismo pode aparecer de diversas formas, mas será focado aqui num caso particular, mas não raro, que ocorre com uma espécie de inseto chamada *Nilaparvata Lugenis*, popularmente chamado de cigarrinha. Este inseto é encontrado sobretudo na Ásia e causa extensivos danos em plantações de arroz [30]. Ele apresenta duas possibilidades em sua morfologia: braquípteros e macrópteros. Esta diferença morfológica se expressa pelo comprimento de suas asas, onde os braquípteros possuem asas curtas e não podem praticamente voar. Já os macrópteros possuem asas longas e podem voar. O aparecimento de macrópteros

acontece quando a densidade da espécie aumenta e os insetos precisam procurar novas áreas para colonizar, diminuindo assim a competição intraespecífica e aumentando a sobrevivência da espécie [27, 28].

O ciclo de vida da cigarrinha consiste em três estágios: ovos, ninfas (esse estágio se subdivide em 5, mas estes não serão tratados aqui, pois não apresentam relevância na dinâmica abordada) e adultos. Esse último se subdivide em braquípteros (insetos com asas curtas) e macrópteros (insetos com asas longas). Ambas formas morfológicas são vistas em campo simultaneamente. A primeira, que praticamente não voa, apresenta uma grande fecundidade, já a segunda possui uma fecundidade inferior à primeira. Essa relação entre capacidade de dispersão e taxa de reprodução é um fenômeno de **compensação** muito comum na natureza e na biologia usa-se seu nome em inglês: **trade-off**. Para desenvolver asas longas é necessário uma grande quantidade de energia. Parte da energia que seria destinada à produção de ovos será gasta na produção de asas tornando menos fértil os indivíduos que possuem essa morfologia [29].

A expansão da área de ocorrência da espécie se dá através da chegada dos macrópteros a novas áreas, enquanto que os braquípteros, com sua alta fecundidade, gerará mais indivíduos. Com isso temos um fenótipo que maximiza dispersão e outro que maximiza taxa de crescimento, ambos essenciais para determinar a velocidade com que a espécie se expande. Usaremos o termo **invasão** para este processo de estabelecimento de uma espécie em novas áreas, que seriam as áreas invadidas.

## 4.1 Dinâmica local

Será introduzido o modelo, primeiramente, sem estrutura espacial, o que chamaremos de modelo com dinâmica local. A população foi dividida em três classes: ninfas, representada por  $N = N(t)$ , adultos braquípteros  $B = B(t)$  e adultos macrópteros  $M = M(t)$ . Com isso tem-se o seguinte conjunto de equações:



$$\frac{dN}{dt} = f(B, M) (B + \nu M) - aN, \quad (4.1a)$$

$$\frac{dB}{dt} = (1 - S(N)) \frac{aN}{1 + \frac{N}{K}} - bB, \quad (4.1b)$$

$$\frac{dM}{dt} = S(N) \frac{aN}{1 + \frac{N}{K}} - mM. \quad (4.1c)$$

A constante  $a$  representa a taxa de maturação de ninfas em macrópteros e braquípteros, as constantes  $b$  e  $m$  são as taxas de mortalidade per capita dos braquípteros e macrópteros, respectivamente.

O modelo introduzido leva em conta vários fatores ecológicos: em primeiro lugar, o fator trivial de que ninfas são gerados apenas por adultos, e adultos por ninfas. No entanto, a fecundidade de macrópteros e braquípteros não é a mesma, assim em (4.1) introduziu-se uma constante  $\nu$  que representa esta diferença de fecundidade  $\nu < 1$ .

Foi introduzida um tipo de capacidade de suporte, isto é, um limite para o crescimento exponencial, que nesse caso, será causada pela diminuição na taxa de sobrevivência de ninfas e é parametrizada pela constante  $K$ .

As ninfas se desenvolvem em um fenótipo com uma fração  $S(N)$  que se tornam macrópteros e  $1 - S(N)$  que se tornam braquípteros. Essa função depende da densidade das ninfas. Não temos uma forma precisa desta função, mas podemos modela-la por,

$$S(N) = S_{min} + (S_{max} - S_{min}) \frac{e^{(N-\sigma)/\gamma}}{1 + e^{(N-\sigma)/\gamma}}. \quad (4.2)$$

Isto significa que em baixas densidades,  $N < \sigma$ , mais braquípteros serão gerados pelas ninfas, enquanto que em densidades mais elevadas macrópteros serão mais frequentes. A forma dessa função não é essencial para o modelo, no entanto ela foi escolhida pela facilidade de entendimento dos parâmetros  $S_{min}$ ,  $S_{max}$ ,  $\sigma$  e  $\gamma$ . Esses dois últimos são parâmetros que ajustam a forma exata da curva e seus valores não influem fortemente nos resultados.

Também é importante considerar o efeito Allee [31], que é o número mínimo de indivíduos necessário para que uma determinada população possa subsistir e que aqui será interpretado como a dificuldade de encontrar parceiro em pequenas populações, causando uma redução na fecundidade. Pode-se observar esse efeito a

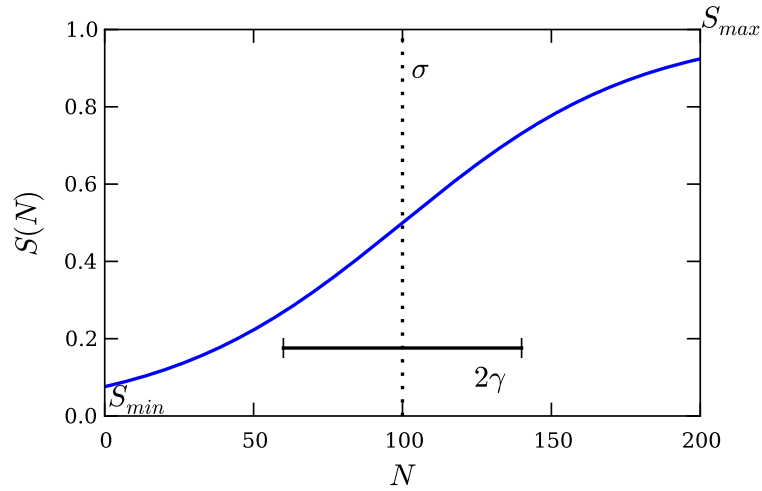


Figura 4.1: Função  $S(N)$  para baixas densidades de ninfas ( $N < \sigma$ ) mais braquípteros são produzidos, quando essa densidade passa do valor  $\sigma$ , mais macrópteros serão gerados.

partir da função  $f$ , a qual será explicada a seguir. Quando a população de adultos  $B + M$  for pequena, a função fecundidade também será e à medida que a população cresce, a função fecundidade também crescerá até atingir o seu valor limite  $f_0$  como pode ser visto na figura (4.1).  $C$  calibra o efeito Allee e pode ser visto como o propágulo mínimo para a viabilidade da espécie.

$$f(B, M) = f_0 \left[ 1 - e^{-\frac{(B+M)}{C}} \right]. \quad (4.3)$$

## 4.2 Dinâmica espacial

Introduziremos agora o modelo espacializado. Procedendo da mesma forma que nos capítulos anteriores, adicionaremos termos de difusão para cada estágio. Evidentemente a difusividade das ninfas deve ser baixa, assim como a dos braquípteros. Ademais consideramos que a difusividade dos macrópteros depende da densidade das ninfas: quanto maior a densidade de ninfa, maior a propensão à difusão.

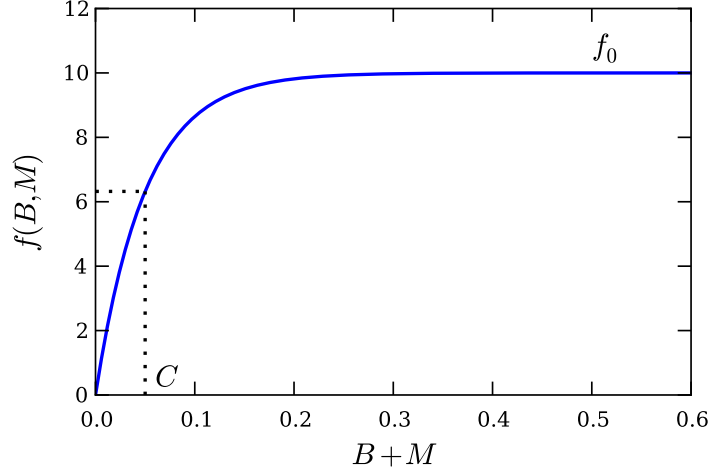


Figura 4.2: Na função fecundidade  $f(B, M)$  pode-se ver que quando o termo  $B + M$  é zero, a função  $f$  vai a zero, mas quando  $B + M$  aumenta a função  $f$  cresce inicialmente exponencialmente e depois tende a constante  $f_0$ .

$$\frac{\partial N}{\partial t} = f(B, M)(B + \nu M) - aN + D_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}, \quad (4.4a)$$

$$\frac{\partial B}{\partial t} = (1 - S(N)) \frac{aN}{1 + \frac{N}{K}} - bB + D_B \frac{\partial^2 B}{\partial x^2}, \quad (4.4b)$$

$$\frac{\partial M}{\partial t} = S(N) \frac{aN}{1 + \frac{N}{K}} - mM + \frac{\partial^2}{\partial x^2} [D_M(1 + \alpha N)M]. \quad (4.4c)$$

Note que no último termo da equação (4.4c), a difusão aumenta com a densidade de ninfas. A justificativa para tal hipótese é proveniente de observações do comportamento da espécie em campo [30] e parametrizado por  $\alpha$ . Com isso a difusão torna-se implicitamente dependente do espaço. As constantes  $D_N$ ,  $D_B$  e  $D_M$  são seus respectivos coeficientes de difusão.

Os valores dos parâmetros utilizados nos cálculos numéricos estão a mostra na Tabela (4.1). Parte deles foram obtidos a partir de [30] e outra parte corresponde a valores arbitrários que definem as funções  $f(B, M)$ ,  $S(N)$ , além da constante  $\alpha$ .

Tabela 4.1: Valores do parâmetros

Parâmetro	Descrição	Valores
$f_0$	taxa de oviposição	10 dias <sup>-1</sup>
$\nu$	fecundidade relativa dos macrópteros	0.6
$m$	taxa de mortalidade per capita dos macrópteros	0.05 dia <sup>-1</sup>
$b$	taxa de mortalidade per capita dos braquípteros	0.05 dia <sup>-1</sup>
$a$	taxa de maturação das ninfas	0.03 dia <sup>-1</sup>
$K$	capacidade de suporte	5 ninfas/m
$C$	tamanho do propágulo mínimo	0.05
$S_{min}$	proporção mínima de macrópteros gerados	0
$S_{max}$	proporção mínima de braquípteros gerados	1
$\sigma$	escala de densidade ninfal para braquíptero/macróptero	100
$\gamma$	intervalo de fecundidade da população	40
$D_N$	difusão de ninfas	0.1m <sup>2</sup> /dia
$D_M$	difusão de macrópteros	300m <sup>2</sup> /dia
$D_B$	difusão de braquípteros	1m <sup>2</sup> /dia
$\alpha$	compensação entre fecundidade e velocidade	0.01

## 4.3 Resultados

Os resultados que mostraremos abaixo são obtidos a partir da integração numérica das equações (4.1). Como estas envolvem parâmetros arbitrários, os resultados não são diretamente comparáveis a quaisquer dados. No entanto, escolhemos os que apresentem o comportamento típico das soluções. Com isso estamos de fato estudando o padrão geral da dinâmica descrita pelas equações (4.1).

### 4.3.1 Dinâmica Local

Com o modelo local pode-se perguntar o que acontece com a dinâmica de insetos invasores no tempo. A partir da Figura (4.3) temos um caso típico em que um equilíbrio é estabelecido. Na figura menor, inserida na maior, há um exemplo de um caso em que a densidade de ninfas é menor que o valor crítico do efeito Allee e a população se extingue. Como o nosso foco é a dinâmica espacial, não faremos uma exploração completa da dinâmica local aqui.

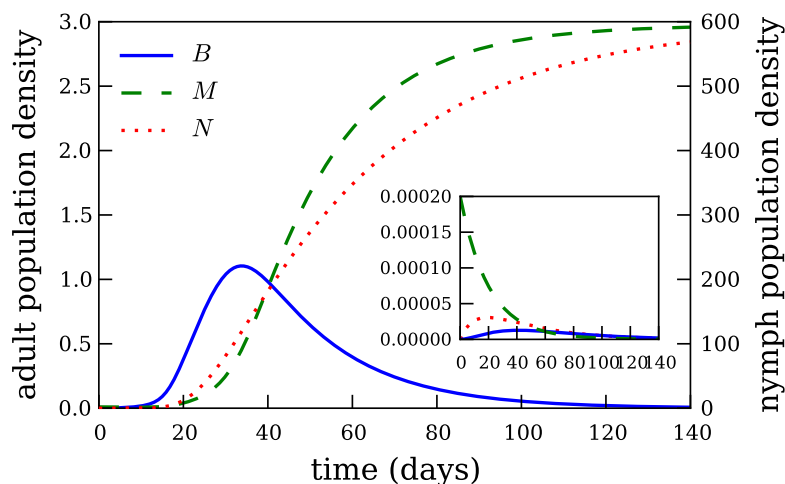


Figura 4.3: Populações locais para a cigarrinha em dois estágios: ninfas e adultos. A população de adultos é subdividida em macrópteros e braquípteros e dependem fortemente da condição inicial. Para condições iniciais de valores muito pequenos as populações vão a zero.

### 4.3.2 Dinâmica Espacial

Resolvemos numericamente o sistema dado pelas equações (4.4) num domínio finito, mas muito maior que escala típica inicial, de modo a não nos importarmos com os efeitos de borda. As condições de fronteira são de que as densidade dos três estágios são zero nas bordas. A condição inicial usada foi  $N(x, t = 0) = B(x, t = 0) = 0$  e uma população centrada de valor  $M(x, t = 0) = 0.5$ . Isso modela uma invasão na qual o propágulo inicial é composto de macrópteros.

Soluções numéricas foram computadas em diferentes tempos para os três estágios da espécie. A Figura (4.4) mostra como as densidades populacionais variam espacialmente em vários instantes de tempo. Inicialmente, a população de ninfas e braquípteros são iguais a zero, a de macrópteros não é zero, mas é pequena e localizada, imitando a chegada da espécie em regiões desabitadas por ela. O quadro geral que pode ser observado a partir dos resultados numéricos mostra uma população em expansão, um comportamento semelhante a uma frente de onda, como é o caso de muitos sistemas de reacção-difusão. Após a primeira fase da invasão, a população se estabelece em seu estado de equilíbrio, mostrando a estrutura da dinâmica local. O mais interessante, no entanto, é o comportamento da frente de onda que reflete as diferentes características de cada fase. Como mostrado na Figura (4.4), a invasão é conduzida por um único estágio, os insetos de asas longas, seguido pelos demais, conduzindo finalmente a um equilíbrio local.

### 4.3.3 Velocidade de Invasão

Do ponto de vista observacional, medir densidades populacionais pode ser bastante complicado por não termos acesso completo a toda população. No entanto, uma quantidade relevante mais facilmente mensurável é a velocidade da frente de invasão

A velocidade de invasão depende certamente da constante de difusividade dos macrópteros, que são os primeiros colonizadores. No entanto, cabe lembrar que uma alta difusividade, que advém de insetos com asas maiores tem um custo em termos da capacidade reprodutiva, tratando-se de um **trade-off**. Assim,  $D_M$  e  $\nu$ , das equações (4.4) não são independentes. Quanto maior  $D_M$ , menor  $\nu$ . Vamos supor que tal dependência seja linear:

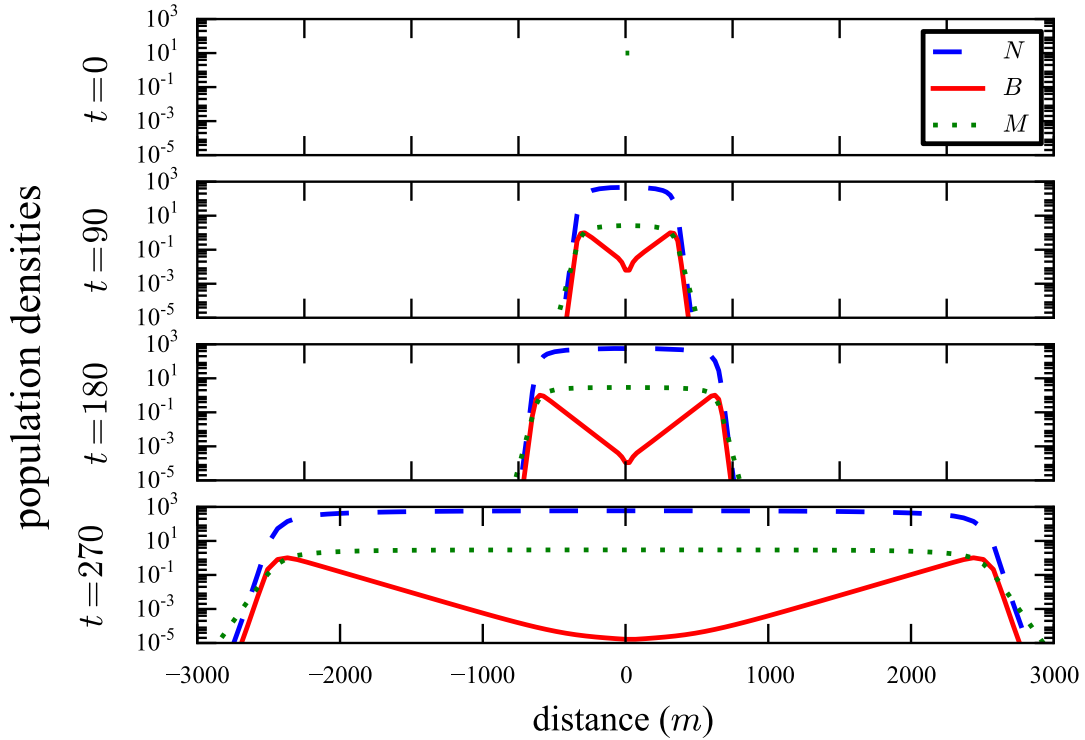


Figura 4.4: Logaritmo das densidades populacionais dos estgios de ninfas e adultos para vrios tempos em funo do espao. As populaes se expandem e vo para o estado de equilbrio. No ltimo tempo vemos que a chegada a novas reas  feita pelos macrpteros

$$\nu = a + bD_M \quad (4.5)$$

e tal que  $\nu = 1$  se  $D_M = D_B$  e  $\nu = 0.6$  quando  $D_M = 300$ , valores compatveis com a tabela (4.1), o que resulta em  $a = 1$  e  $b = -0.4$ .

Na figura (4.5) mostramos a velocidade de invaso em termos de  $D_M$ . Esta foi calculada fazendo-se o intercepto de soluo das equaes 4.4 com um valor arbitrariamente pequeno, e seguindo este intercepto no tempo.

O ponto a ressaltar na figura (4.5)  que ela no  monotonicamente crescente. H uma difusividade **tima** para os macrpteros.

Tal fato  esperado por razes evolutivas. Dado que para um indivduo chegar antes dos demais representa uma clara vantagem competitiva, se no houvesse

**trade-off**, a estratégia evolucionária seria sempre ter a maior difusividade possível. Devido, porém, ao custo reprodutivo, haverá um valor pra  $D_M$  que representa o balanço entre custos e benefícios da alta difusividade.

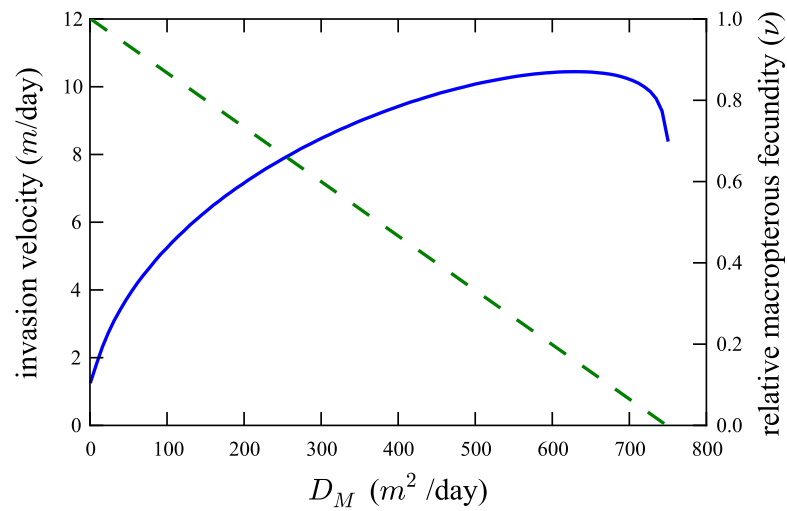


Figura 4.5: A linha tracejada representa a dependência da fecundidade dos macrópteros com sua difusividade. A linha contínua mostra a velocidade de invasão, também em termos da difusividade dos macrópteros. Podemos ver que existe uma difusividade **ótima** os macrópteros.



## Capítulo 5

# Estudo de conectividade de uma população numa paisagem simples.

Voltemos a nos debruçar sobre o caso da dinâmica populacional num habitat fragmentado. Desta feita iremos nos ocupar de uma configuração diferente, não mais um fragmento isolado, mas sim dois fragmentos separados por uma região inóspita. Em linguagem mais técnica temos duas manchas de habitat separadas por uma matriz. Neste capítulo não consideramos nenhuma espécie em particular para comparação e validação do nosso modelo teórico. Buscamos, mais uma vez, descrever padrões gerais que possam esclarecer o conceito geral do capítulo: conectividade entre fragmentos de habitat. Uma pergunta que pode ser feita aqui é: como a fragmentação de um habitat afeta o movimento de espécies que vivem nessas regiões [7]? A resposta para essa pergunta não é trivial. Pode-se enumerar vários pontos, aos quais o movimento pode depender. O primeiro ponto seria o tamanho do fragmento. Se o fragmento onde a espécie vive não suprir suas necessidades vitais, seja por escassez de recursos ou pelo seu tamanho que pode ser menor que o tamanho crítico [5], essa população tende a difundir-se para fora desse fragmento para procurar meios para sua sobrevivência [32].

Um outro ponto é que o tipo de movimento pode depender da qualidade da matriz. Assim, se esta contiver ainda recursos e não for completamente inóspita esperamos ainda um movimento difusivo na matriz [33]. Mas se esta for extremamente inóspita, indivíduos de um fragmento podem tender simplesmente a atravessar a matriz em um movimento direcional. No nível populacional, teremos então advecção.

Vemos assim que é plausível introduzir um termo de advecção de tal forma que, quanto pior a qualidade da matriz, maior a tendência a advecção.

Quando falamos em qualidade da matriz podemos ter em mente vários modelos. Uma matriz seria, por exemplo, uma região de capacidade de suporte pequena. Por outro lado, poderia simplesmente ser a região de alta mortalidade e nenhuma natalidade. Será esta última, a que utilizaremos aqui. Essa é a típica situação em que a matriz é uma região que não oferece proteção aos indivíduos da população frente a seus predadores.

A figura (5.1) que representa a paisagem fragmentada em uma dimensão espacial, como descrita acima. Esta é composta por dois habitats favoráveis, ou fragmentos de habitat e entre eles uma matriz.

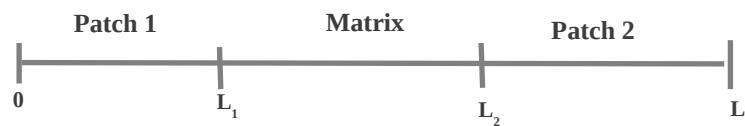


Figura 5.1: Figura representativa em uma dimensão de uma floresta fragmentada composta por apenas dois fragmentos de habitat e uma matriz entre eles.

## 5.1 Modelo Matemático

Vamos agora propor um modelo matemático para descrever a dinâmica populacional de uma espécie numa paisagem como a representada na figura (5.1). Os símbolos  $u_1$  e  $u_2$  representam as densidades populacionais nos fragmentos 1 e 2 e o símbolo  $u_M$  representa a densidade populacional na matriz.

$$\frac{\partial u_1}{\partial t} = D_{P1} \frac{\partial^2 u_1}{\partial x^2} - r u_1 \left( 1 - \frac{u_1}{k_{MAX}} \right) \quad (5.1)$$

$$\frac{\partial u_M}{\partial t} = D_M \frac{\partial^2 u_M}{\partial x^2} - v \frac{du_M}{dt} - \mu u_M \quad (5.2)$$

$$\frac{\partial u_2}{\partial t} = D_{P2} \frac{\partial^2 u_2}{\partial x^2} - r u_2 \left( 1 - \frac{u_2}{k_{MAX}} \right) \quad (5.3)$$

No fragmento de habitat a população difunde, cresce e satura, na matriz ela difunde, advecta e morre [34]. Ou seja, nos fragmentos a população pode se reproduzir, na matriz não.

Consideramos a mesma capacidade de suporte nos dois fragmentos,  $k_{MAX}$ , e mesma taxa de crescimento,  $r$ . As constantes  $D_P$  e  $D_M$  são as difusões nos fragmentos e na matriz, respectivamente;  $v$  é a velocidade de advecção na matriz e  $\mu$  é a mortalidade da espécie na matriz. Foram atribuídos valores diferentes às difusividades, sendo a difusão nos fragmentos  $D_P$  menor que a difusão na matriz  $D_M$ . As seguintes condições de contorno foram usadas:

$$u_1(0, t) = 0 \quad (5.4)$$

$$u_1(L_1, t) = u_M(L_1, t); \quad D_{P1} \frac{du_1}{dx} \Big|_{(x=L_1, t)} = D_M \frac{du_M}{dx} \Big|_{(x=L_1, t)} - v u_1|_{(x=L_1, t)} \quad (5.5)$$

$$u_{M1}(L_2, t) = u_2(L_2, t); \quad D_{P2} \frac{du_2}{dx} \Big|_{(x=L_2, t)} = D_M \frac{du_M}{dx} \Big|_{(x=L_2, t)} - v u_2|_{(x=L_2, t)} \quad (5.6)$$

$$u_2(L, t) = 0 \quad (5.7)$$

Para os pontos da fronteira externa da paisagem, ou seja,  $x < 0$  e  $x > L$  a população é zero, nas fronteiras internas vê-se continuidade da população e continuidade do fluxo. Quando a velocidade  $v$  é zero, o fluxo dependerá apenas das constantes de difusão no habitat e na matriz, que podem apresentar valores iguais ou não. Podemos relacionar a constante de difusão de um meio com a abundância de recursos à sobrevivência de espécies. Sabe-se, a partir da literatura, [7], que habitats onde espécies se difundem pouco apresentam mais recursos que habitats onde elas se difundem mais facilmente.

## 5.2 Resultados Numéricos

### 5.2.1 Colonização

Vamos considerar primeiramente o caso em que um fragmento é de tamanho maior que o tamanho crítico para viabilidade da população, mas o segundo fragmento, separado do primeiro pela matriz, é de tamanho menor que o tamanho crítico de viabilidade da população. Dado que a matriz não é totalmente inóspita podemos nos perguntar se é possível que a população do fragmento maior colonize o fragmento menor, e qual é o papel da advecção nesse processo. Para tal, integramos numericamente o conjunto de equações (5.1-5.7) com  $L_1 > L_C$  e  $L_2 < L_C$ , com a condição inicial em que a população está concentrada no fragmento 1. A forma assintótica no tempo da solução está mostrada na Figura (5.2). Nesta figura tratamos tanto do caso com advecção, quanto do caso sem advecção  $v = 0$ . Vê-se claramente a possibilidade de colonização. No entanto, uma questão mais relevante seria qual é o tamanho da população no fragmento 2. Populações muito pequenas podem de fato ser inviáveis por motivos que não estão contemplados nas nossas equações, tais como flutuações demográficas aleatórias, ou maior exposição à predação. Mais especificamente gostaríamos de saber como a população no fragmento 2 depende do tamanho da matriz [35]. Evidentemente, quanto maior a matriz, menor será esta população. Na Figura (5.3) mostramos o máximo da densidade populacional no fragmento 2 em termos da distância entre os fragmentos, tanto para o caso com advecção quanto sem. Vemos que a queda da população no fragmento 2 é bastante dependente do tamanho da matriz, e de fato cai fortemente com a distância entre os fragmentos. No caso em que incluímos advecção, a densidade no fragmento 2 é sempre maior que no caso sem advecção. No entanto, a sua queda é ainda assim bastante acentuada.

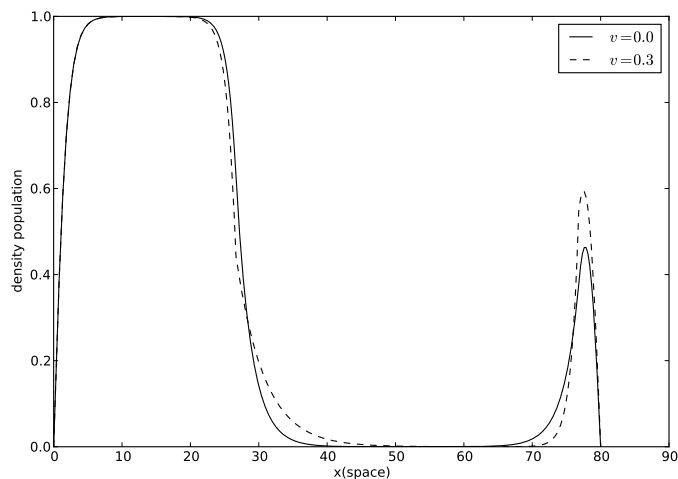


Figura 5.2: Máximo da densidade da população em dois fragmentos de habitat. O fragmento de habitat 1 possui tamanho maior que o tamanho crítico  $L_C$  e o fragmento de habitat 2 possui tamanho menor que o crítico e com isso a população no habitat 2 tende a zero quando a matriz é maior que um certo valor. Para esse caso pode-se notar que na situação onde a velocidade de advecção é maior que zero, a densidade populacional máxima no habitat 2 é maior. Portanto, constata-se que o movimento direcional favorece a sobrevivência da população.

### 5.2.2 Conectividade e Trade-off

Um problema correlato ao anterior é o seguinte: quando dois fragmentos de habitat podem ser considerados desconectados. Para explorar este problema parcialmente vamos nos referir novamente ao arranjo da Figura (5.1), em que os dois fragmentos têm o mesmo tamanho, maior que  $L_C$ , e estão separados por uma matriz de tamanho  $d$ . Se fizermos um gráfico do máximo da densidade em cada ponto do domínio que corresponde ao valor assintótico no tempo das densidades, teremos algo como na Figura (5.4), [36]. Veremos que esta figura possui um vale muito acentuado na matriz, localizado exatamente no centro dela. Dizemos que os dois fragmentos estão desconectados se o valor assintótico da densidade no centro do vale for menor que um certo valor crítico, que corresponde a um limiar de detectabilidade. Usamos aqui o valor de 0.001. Evidentemente, aumentar o tamanho da matriz tende a desconectar os fragmentos. Queremos agora investigar como um movimento advectivo

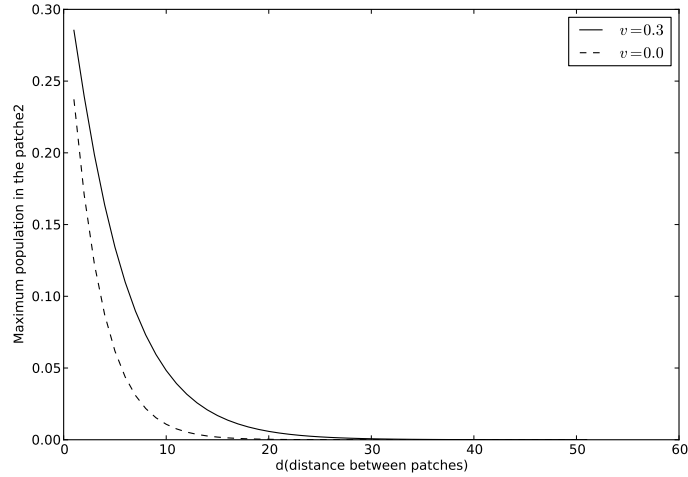


Figura 5.3: Máximo da densidade da população no segundo fragmento de habitat em função do tamanho da matriz. Para esse caso pode-se notar que a matriz pode ser maior quando a velocidade de advecção  $v$  é maior que zero, ou seja, o movimento direcional favorece a sobrevivência da espécie no fragmento menor.

pode mudar isso. Na figura (5.5) nós mostramos o valor mínimo da densidade na matriz levando em conta dois casos: com e sem advecção. Vê-se claramente que a advecção favorece a conectividade, pois o valor mínimo da densidade no centro da matriz com  $v > 0$  é sempre maior. Vamos chamar de distância crítica aquele tamanho de matriz em que o mínimo local da densidade no centro da matriz é menor que o limiar de detectabilidade.

### Trade-off

O resultado acima leva à conclusão de quanto maior a advecção, maior a conectividade. No entanto, neste ponto devemos introduzir um mecanismo biológico de **trade-off** não antes considerado. A advecção está usualmente relacionada com a qualidade da matriz. Matrizes de alta qualidade são mais possíveis de serem habitadas e a advecção tende a ser menor. Já matrizes muito inóspitas são simplesmente atravessadas da forma mais rápida possível. Assim sendo, há uma relação entre velocidade de advecção e a mortalidade na matriz. Introduzimos aqui uma função que interpole a velocidade em termos da mortalidade da matriz e uma ve-

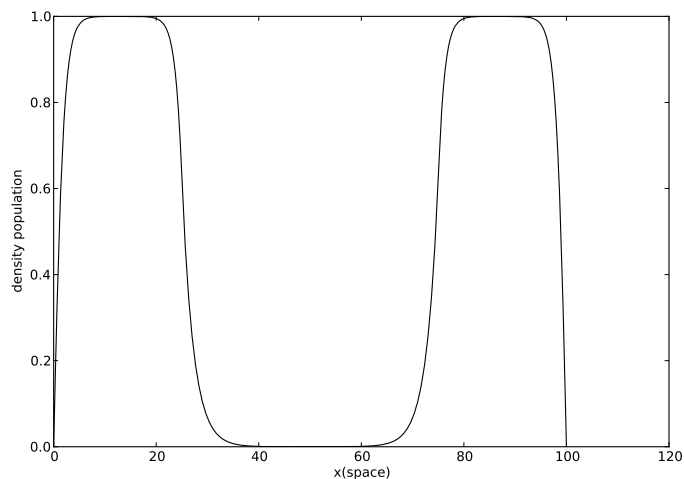


Figura 5.4: Máximo da densidade da população em dois fragmentos de habitats. Neste casos os dois são maiores que o tamanho crítico permitindo assim a sobrevivência em cada um deles separadamente.

localidade limite, por motivos fisiológicos.

$$v = \frac{0.9e^{\alpha(\mu-0.05)}}{(1 + e^{\alpha(\mu-0.05)})}. \quad (5.8)$$

nesta expressão  $\alpha$  é um parâmetro fenomenológico que é dependente de espécie e habitat. Exploraremos alguns valores dele. O gráfico que agora cabe fazer é a distância crítica para desconexão em termos da mortalidade, já que  $v$  depende desta. Nas Figuras (5.6) mostramos quatro instâncias dos padrões encontrados. Como esperado, altas mortalidades na matriz diminuem o valor crítico de desconexão. Da mesma forma, mortalidades próximas de zero, praticamente fazem com que não haja desconexão. O que é interessante, porém, é o comportamento intermediário ditado por  $\alpha$ . Com  $\alpha$  pequeno, o **trade-off** mortalidade-velocidade é pouco importante. Mas conforme  $\alpha$  aumenta ele se torna muito pronunciado. No caso de  $\alpha = 200$  fica claro que o comportamento da distância crítica em termos da mortalidade tem máximo e mínimo locais. Isto implica que espécies que apresentam uma dependência da velocidade de advecção mais abrupta na mortalidade, poderão produzir conectividade mais acentuada em certas regiões de mortalidade. Referindo-nos a última das

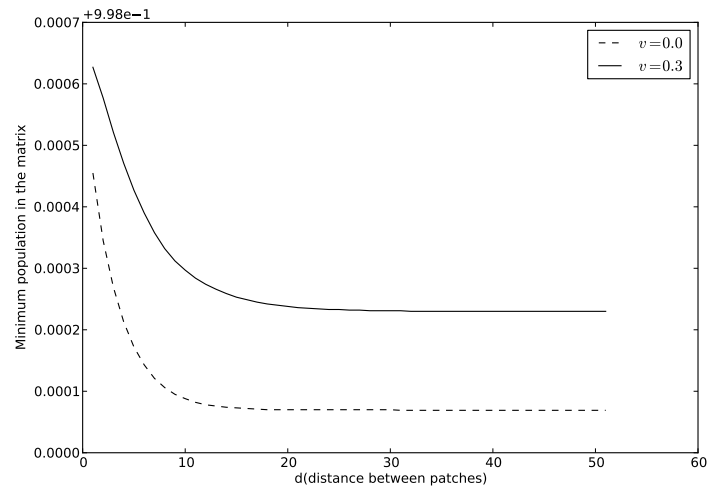
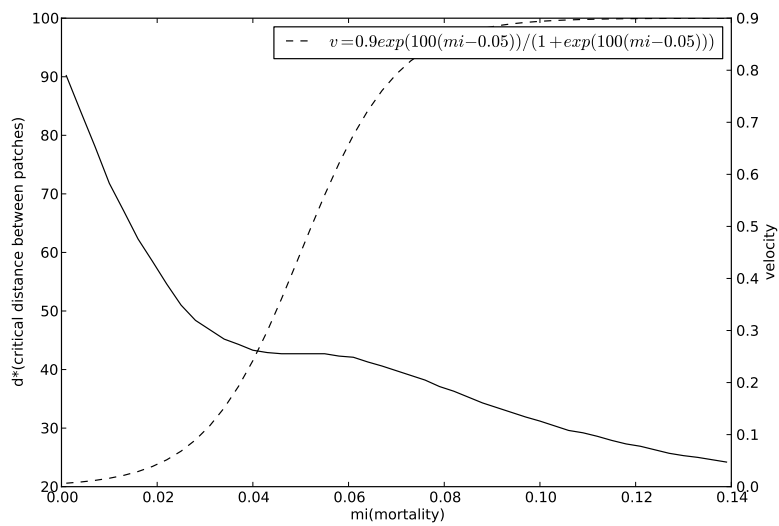
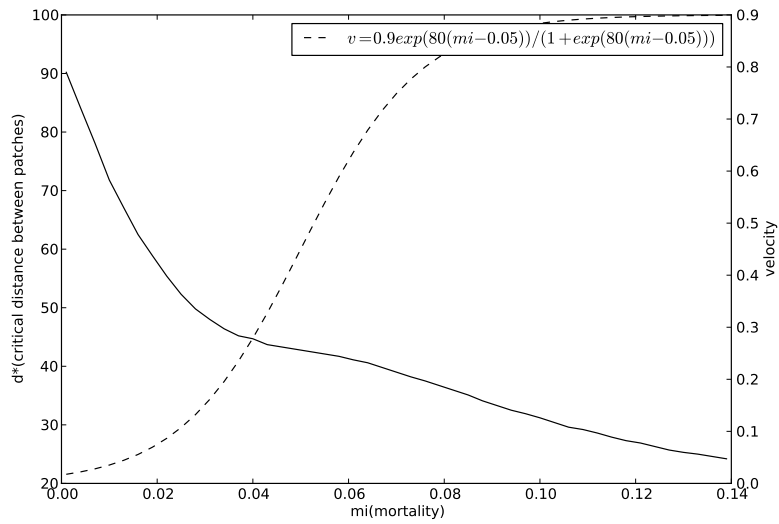


Figura 5.5: Mínima densidade da população na matriz em função do seu tamanho. A população é zero para matrizes maiores que um certo valor. Pode-se notar que a população na matriz também é favorecida pela velocidade de advecção  $v$ .

Figura (5.6), claramente vemos que mortalidade ao redor de 0.06 é mais favorável à conectividade dos fragmentos que uma mortalidade menor, por exemplo, ao redor de 0.04. Por outro lado, como há uma saturação na curva da velocidade  $v$  em relação a mortalidade  $\mu$ , para  $\mu$  grande sempre haverá tendência à desconexão.





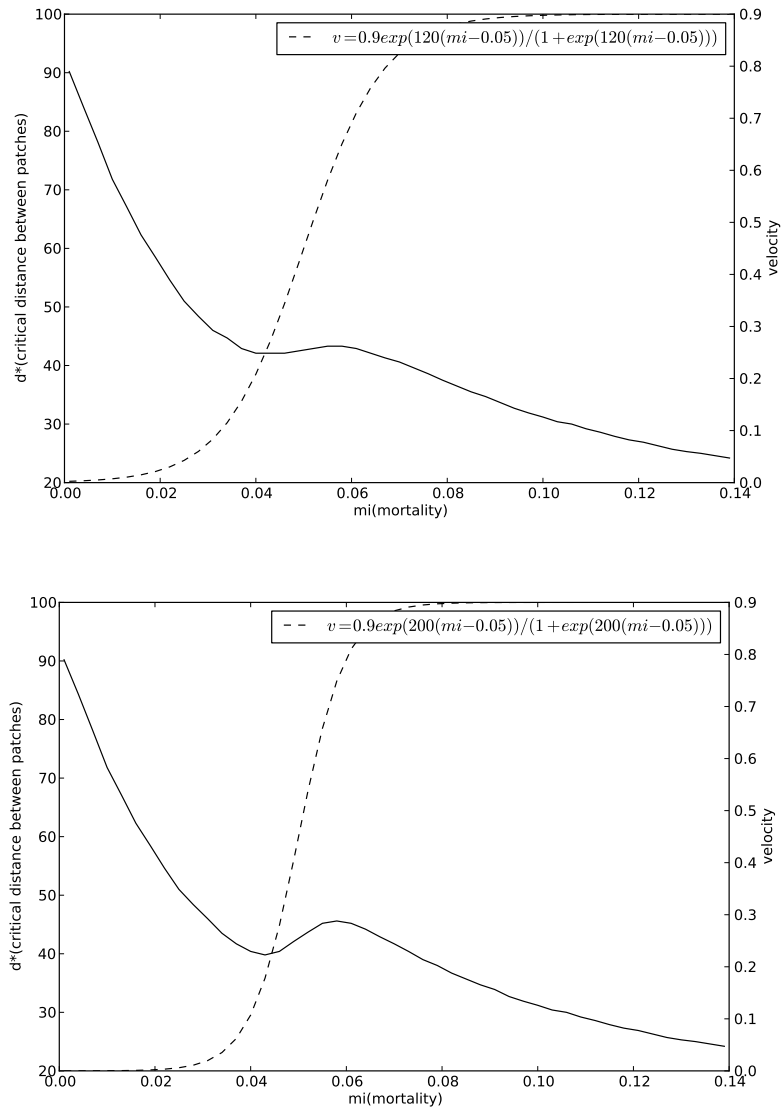


Figura 5.6: Velocidade dependente da mortalidade. Distância crítica da matriz em função da mortalidade. Do primeiro ao quarto gráfico, a mortalidade vai crescendo mais rapidamente e com ela uma oscilação vai se formando no gráfico da distância crítica.

## Capítulo 6

# Comentários Finais e Perspectivas

Nesta tese estudamos modelos de equações diferenciais parciais aplicados a sistemas ecológicos. Nosso foco foi analisar os efeitos das condições de contorno, tendo em vista a relevância dessas condições em sistemas reais dado que o comportamento de populações em bordas/interfaces é relevante para dinâmica. Consideramos sistemas ecológicos espacialmente fragmentados, isolados e não-isolados e pudemos fazer uma avaliação comparativa entre ambos.

Estudamos, nessas regiões isoladas e não isoladas, populações de uma única espécie, descrita pela equação de Fisher-Kolmogorov cuja população difunde-se, cresce e satura, como também populações de espécies diferentes, descritas pelo sistema competitivo de Lotka-Volterra cujas populações difundem-se, crescem, saturam e competem entre si por recursos vitais. Ambos casos foram analisados com condições de contorno de Dirichlet nulas e não nulas. Para o sistema competitivo de Lotka-Volterra usamos também as condições de contorno de Robin e foi feita uma análise variando o valor a constante  $\rho$  que é a razão das taxas de difusão de ambas espécies.

Populações interagentes de modo competitivo apresentam comportamento baseado no princípio de exclusão competitiva. Em domínios de integração muito grandes, equivalentes a espaços ilimitados a espécie mais forte tende a capacidade de suporte do meio e a competitivamente inferior tende a zero e portanto vale o princípio de exclusão competitiva. Em regiões de integração menores que o tamanho crítico, o resultado será equivalente ao caso onde tem-se uma única espécie, ou seja, em domínio isolado o tamanho crítico é válido para ambas as espécies e em domínio não-isolado não se apresenta tamanho crítico. O efeito mais interessante aparece em

regiões intermediárias, nem tão grandes e nem tão pequenas. Nessas regiões haverá coexistência entre as duas espécies não valendo mais o princípio de exclusão competitiva. Tal mecanismo de coexistência é pouco conhecido e seu estudo foi objeto de nossa publicação disponível no anexo desta tese. Pudemos assim propor uma explicação para um fenômeno observado em estudo de campo: certas espécies têm densidades populacionais maiores em fragmentos menores, ao contrário do que se espera. A nossa proposta foi testada com dados de campo para duas espécies de roedores e mostrou-se compatível com o observado.

Outro estudo que consideramos foi de uma população de insetos que apresenta em sua morfologia polifenismo de asas. No caso em questão, este efeito é dependente da densidade da população de inseto. Quando a densidade é baixa o número de insetos de asas curtas (braquípteros) será maior, mas quando a densidade torna-se alta os insetos de asas longas (macrópteros) são mais frequentes. Os braquípteros possuem uma alta fecundidade em relação aos macrópteros. Já os macrópteros podem voar e são responsáveis pela colonização de novas áreas. Este estudo se concentrou em analisar os efeitos de compensação entre a grande fecundidade dos braquípteros e a velocidade dos macrópteros e como este efeito compensatório pode favorecer a sobrevivência da espécie. Para tal introduzimos um efeito do tipo **trade-off** entre fecundidade e difusividade da população de macrópteros. Isso nos levou a obter o resultado de que existe uma difusividade ótima para a qual a velocidade de invasão é máxima. Difusividades maiores que a ótima correspondem a velocidades de invasão menores, por efeitos da fecundidade reduzida dos macrópteros.

Dando continuidade ao estudo de paisagens fragmentadas, consideramos também nessa tese o movimento de uma única espécie em uma paisagem composta por dois fragmentos de habitat e uma matriz entre elas, nos quais a população pode transitar em um único sentido. Na matriz onde a concentração de recursos é muito baixa, a população tende a não se estabelecer apresenta tanto movimento difusivo com também advectivo. Já nos fragmentos de habitat, a população apresenta apenas movimento difusivo. Ficou constatado que o movimento advectivo favorece a população na região da matriz. Quando tomamos a velocidade de advecção  $v = 0$ , a população na matriz é menor que quando a velocidade é diferente de zero.

Quando temos uma paisagem cujo segundo habitat é menor que o tamanho crítico e inicialmente a população nesse habitat é igual a zero, a velocidade de advecção também favorece que a população que atravesse a matriz e colonize o fragmento

de habitat. Quando temos  $v > 0$  a população no segundo habitat será maior que quando  $v = 0$ . Dentro deste contexto estudamos o conceito de conectividade entre dois fragmentos. Para dar sentido biológico real ao estudo, necessitamos levar em conta um **trade-off** entre movimento do tipo advectivo e mortalidade na matriz. Com isso pudemos mostrar uma dependência não monotonicamente decrescente da conectividade com a mortalidade na matriz.

Algumas perspectivas podem ser delineadas a partir dos modelos estudados nessa tese:

- Estudo de paisagens urbanas. Com o modelo de paisagem mostrado nas Figuras 5.1 pode-se fazer um estudo paisagem urbana estimando distâncias críticas para espécies que resistem e conseguem sobreviver em paisagens urbanizadas. Pode-se também comparar os resultados obtidos nas paisagens urbanas (modificadas) com resultados em paisagens florestais(não modificadas).
- Estudo de paisagem para populações com tamanhos corporais diferentes, ou seja, como populações, cujos indivíduos apresentam tamanhos diferentes podem interferir numa paisagem. Sabe-se pela referência [37] que o tamanho corporal dos indivíduos influencia a estrutura e a dinâmica da população a qual eles fazem parte.

# Referências Bibliográficas

- [1] G. E. Hutchinson, *An Introduction to Population Ecology*, Yale University Press, 1978.
- [2] M. Kot, *Elements of Mathematical Ecology*, Cambridge University Press, 2001.
- [3] J. D. Murray, *Mathematical Biology*, edição 3, volume 1, Springer, 2002.
- [4] R. S. Cantrell, C. Cosner, *Spatial Ecology via Reaction-Diffusion Equations*, Wiley, 2004.
- [5] J. G. Skellam, *Random Dispersal in Theoretical Population*, *Biometrika*, 38, 196-218, 1951.
- [6] P. D. Taylor, L. Fahrig, K. Henein, G. Merriam, *Connectivity is a vital element of landscape structure*. *Oikos* 68, 571-573, 1993.
- [7] L. Fahrig, *Non-optimal animal movement in human-altered landscapes*. *Funct. Ecol.*, 21, 1003-1015, 2007.
- [8] R. Tyson, L.G. Stern, R. J. Leveque, *Fractional Step Methods Applied to a Chemotaxis Model*, *J. Math. Biol.*, 41, 455-475, 1996.
- [9] F. Reif, *Fundamentals of Statistical and Thermal Physics*, McGraw-Hill, 1985.
- [10] P. Turchin, *Quantitative Analysis of Movement*, Sinauer, 1998.
- [11] A. Okubo, S. A. Levin, *Diffusion and ecological problems: modern perspectives*, Springer, 2001.
- [12] N. Shigesada, K. Kawasaki, *Biological Invasions: Theory and Practice*, Oxford University Press, 1997.

- [13] M. L. S. P. Jorge, *Effects of forest fragmentation on two sister genera of Amazonian rodents (Myoprocta acouchy and Dasyprocta leporina)*, Biol. Conserv., 141, 617-623, 2008.
- [14] G. F. Gause, *Experimental studies on the struggle for existence*, J. Exper. Biol., 9, 389-402, 1932.
- [15] F. Azevedo, R. A. Kraenkel, D.J. P. da Silva, *Competitive release and area effects*, Ecol. Compl., 11, 154-159, 2012.
- [16] M. Sberze, M. Cohn-Haft, G. Ferraz, *Old growth and secondary forest site occupancy by nocturnal birds in a neotropical landscape*, Anim. Conserv. 13, 3-11, 2010.
- [17] W. Artilles, P. G. S. Carvalho, R. A. Kraenkel, *Patch-size and isolation effects in the Fisher-Kolmogorov equation*, J. Math. Biol. 57, 521-535, 2008.
- [18] R.S. Cantrel, C. Cosner, W.F. Fagan, *Competitive reversals inside ecological reserves: the role of external habitat degradation*. J. Math. Biol. 37, 491-533, 1998.
- [19] F. Michalski, C. A. Peres. *Disturbance-mediated mammal abundance-area relationships in Amazonian forest fragments*. Conserv. Biol., 21, 1626-1640, 2007.
- [20] N. Smythe, *Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals*, Annu. Rev. Ecol. Syst. 17, 169-188, 1986.
- [21] G. Dubost, O. Henry, *Comparison of diets of the acouchy, agouti and paca, the three largest terrestrial rodents of French Guianan forest*, J. Trop. Ecol., 22, 641-651, 2006.
- [22] P. A. Abrams, *Character displacement and niche shift analyzed using consumer-resource models of competition*, Theor. Popul. Biol., 29, 107-160, 1986.
- [23] W. F. Laurance, et al., *The fate of amazonian forest fragmentation: A 32-years investigation*, Biol. Conserv., 144, 56-67, 2011.
- [24] C. B. Huffaker, A. P. Gutierrez, *Ecological Entomology*, Wiley, 1984.

- [25] V. M. Kenkre, M. Kuperman, *Applicability of the Fisher equation to bacterial population dynamics*, Phys. Rev. E, 67, 519-534, 2003.
- [26] J. Barlow, C. A. Peres, L. M. P. Henriques, P. C. Stouffer, J. M. Wunderle, *The responses of understorey birds to forest fragmentation, logging and wildfires: An Amazonian synthesis*, Biol. Conser., 128, 182-192, 2006.
- [27] H.F. Nijhout, *The control of body size in insects*, Devel. Biol., 261, 1-9, 2003.
- [28] E. Abouheif, G. A. Wray, *Evolution of the Network Underlying Wing Polyphenism in Ants*, Science, 297, 249-252, 2002.
- [29] A. J. Cease, S. Hao, L. Kang, J. J. Elser, J. F. Harrison, *Are color or high rearing density related to migratory polyphenism in the band-winged grasshopper, Oedaleus asiaticus?*, J. Ins. Physiol., 56, 926-936, 2010.
- [30] V. A. B. C. Misra, S. Alan, C. N. Chen, C. Y. Hsieh and R. S. Rejesus, *Ecology of the brow planthopper in the tropics, In Brown Planthopper: Threat to rice production in Asia*, IRRI, 1979.
- [31] F. Courchamp, L. Berec, J. Gascoigne *Allee Effects in Ecology and Conservation*, Oxford University Press, 2009.
- [32] L. Fahrig, *Estimating Minimum Habitat for Population Persistence*, D.B. Lindenmayer and R.J. Hobbs, *In Managing and designing landscapes for conservation: moving from perspectives to principles*, Oxford University Press, 64-80, 2007.
- [33] Taylor, P. , L. Fahrig, K. With, *Landscape connectivity: A return to basics*, K. R. Crooks, M. Sanjayan *Connectivity Conservation*. Cambridge University Press, 29-43, 2006.
- [34] R. C. Tyson, J. B. Wilson, W. D. Lane, *A mechanistic model to predict transgenic seed contamination in bee-pollinated crops validated in an apple orchard*. Ecol. Mod., 222, 2084-2092, 2011.
- [35] B. Jackson, L. Fahrig, *What size is a biologically relevant landscape?*, Lands. Ecol., 27, 929-941, 2012.



- [36] L. Fahrig, *When is a landscape perspective important?*, J. Wiens, M. Moss, *Issues and perspectives in landscape ecology*. Cambridge University Press, 3-10, 2005.
- [37] A. M. De Roos, L. Persson, E. McCauley, *The influence of size-dependence life-history traits on the structure and dynamics of populations and communities.*, *Ecol. Lett.* 6, 473-487, 2003.

## Apêndice A

Artigo referente ao capítulo 3



## Competitive release and area effects

F. Azevedo<sup>a</sup>, R.A. Kraenkel<sup>a,\*</sup>, D.J. Pamplona da Silva<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Instituto de Física Teórica, Universidade Estadual Paulista-UNESP, R. Dr. Bento Teobaldo Ferraz 271, 01140-070 São Paulo, Brazil

<sup>b</sup>Universidade Federal de Alfenas, Campus de Poços de Caldas, R. Corumbá 72, 37701-100 Poços de Caldas, Brazil

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 27 April 2011  
Received in revised form 7 June 2012  
Accepted 20 June 2012  
Available online 10 July 2012

#### Keywords:

Patch size  
Competition  
Exclusion  
Coexistence  
Diffusion  
Area effects

### ABSTRACT

A common situation observed in fragmented habitats is that species densities diminish within smaller fragments. Some species, however, do show an opposite tendency. We argue that release of competition between a strong competitor and a weak one is a plausible explanation for these different sensitivities to area reduction. We provide a quantitative model for competitive release caused by habitat limitation, solely based on the balance of diffusion and growth of the species. We show that in small habitat patches the stronger competitor has its density diminished, as opposite to the weaker competitor who, in a certain area range, has its density increased. We examine field data from an ecological experiment in Amazonia (BDFFP) which measured densities of two Amazonian rodents who showed opposite sensitivity to area reduction and we argue that our model explains the observations accurately. This implies that (i) area reduction is a strong factor determining densities of species in patches of habitat, regardless of considerations on degradation or edge effects and (ii) that species interactions have to be taken into account to explain sensitivity to size of the patches in ecological communities. We also discuss alternative explanations, such as predator release and effects due to imperfect isolation. Moreover, we stress the conceptual and mathematical simplicity of our model, which, nevertheless explains a phenomenon not yet well understood.

© 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.

### 1. Introduction

Exploitative competition between two or more species is an indirect interaction between competitors who seek to obtain resources that are limited (Park, 1962). Strong competitive ability may result in a competitor outcompeting a weaker one, drastically depleting the population of the latter, eventually leading to its local extinction. This situation is known as competitive exclusion (Gause, 1932).

The effects of competition can depend by many external factors, such as seasonality (Namba, 1984), stochasticity (Chesson and Warner, 1981), habitat fragmentation (Huxel and Hastings, 1998) or spatial heterogeneity (Tilman, 1994), which can promote coexistence in situations which would otherwise lead to exclusion. Different species may show different sensitivities to these factors. When the external effect on a pair of competitors is such that the stronger is more negatively affected than the weaker, the competitive pressure on the latter is milder and we say that competitive release occurs (Kareiva, 1982). This may result in benefits for the weak competitor, whose population can consequently be augmented, avoiding competitive exclusion. Competitive release is the result of a balance: it will be incremental for the

population of the weak competitor if the gain from smaller competitive pressure is larger than the damage due to the external effects that affect both competitors.

Release of competition should be explained by the effects of some causative factor on the system. Here we argue that area effects – that is, the fact that a habitat is finite – are one such factor. Moreover, we invoke only diffusion through the borders of a patch and the intrinsic growth of the population on that same patch as the mechanisms mediating area effects and leading to competitive release.

Let us recall the essence of area effects when a single theoretical population inhabits a patch of habitat, surrounded by a matrix, supposed to be completely inhospitable (Skellam, 1951). Two tendencies are in action: the intrinsic growth of the population and the diffusion – the population flux – through the boundaries. The first of these is proportional to the area of the fragment, the second to the perimeter. Therefore, the first dominates large areas and implies persistence of the population, the second is more important in small fragments and leads to local extinction. A critical area exists, separating both regimes. The theory can be formulated mathematically through the use of the Fisher–Kolmogorov equations on a finite domain (Ludwig et al., 1978; Kenkre and Kuperman, 2003). The critical area turns out to be  $\pi^2 D/r$ , where  $D$  is the diffusion constant associated to the species and  $r$  is its intrinsic *per capita* growth rate. The expression for the critical area makes it patent that its existence stems from the counter-

\* Corresponding author. Tel.: +55 1133937821.  
E-mail address: [kraenkel@ift.unesp.br](mailto:kraenkel@ift.unesp.br) (R.A. Kraenkel).

acting effects of diffusion and growth. The factor  $D/r$  has units of area and defines the square of the typical diffusive length,  $L_D$ , and represents an intrinsic, species-specific, spatial scale. The case of the matrix being not completely inhospitable, theory has been developed indicating that a small remaining population may inhabit the fragment (Artiles et al., 2008). Ecological experiments (Ferraz et al., 2007), testing the sensibility to area effects in understory birds in the Amazonian forest provide one of the best indications in favor of this basic theory.

The above result is valid if species do not interact, or the interaction has no strong effects on an ecological scale. The conclusions do not hold, however, if interactions are important. Here we consider the competition between two species in a limited habitat and examine the status of the principle of competitive release in this case. We will do so by considering a competitive Lotka–Volterra equation with diffusion and with the restriction that the population is zero outside a square of area  $L^2$ . In Cantrell et al. (1998) and Fagan et al. (1999) (see also Leung (1980)) this same problem has been considered and coexistence has been shown to be possible by means of a mutual invasibility condition. Here we take a step further and look for the values of the equilibrium densities, more specifically, the maximum of the equilibrium densities inside the habitat patch. These values are important because they can be connected with actual field observations. Besides, knowing how equilibrium densities depend on the patch's area gives a more quantitative understanding of coexistence, and allows to establish ranges of area values where coexistence is more likely to be observed. A similar problem has also been considered in Mimura et al. (1991), but with different boundary conditions and involving considerations on the shape of the domain. Other authors (Britton, 1989; Holmes et al., 1994), have also touched upon the interplay of diffusion and interactions, focusing however on other aspects than ours. Here we provide a simple model that shows a qualitative result that can be extended to more complex contexts, and at the same time, offering quantitative comparison to data, namely two rodent species in fragments of the Amazonian forest.

In order to assess equilibrium densities we cannot rely on a linear analysis as these densities depend on carrying capacities and interaction terms. Here we numerically integrate the differential equations on a long enough time scale and provide plots of the dependence of maximum densities on area values.

We proceed as follows: in Section 2 we define the model and obtain a pattern of competitive release as consequence of area limitation; in Section 3 we compare the model results with previously published results on rodents in fragments of the Amazonian forest; in Section 4 we discuss more general models; and in Section 5 we set out to discuss the results in a broader context.

## 2. The model

Let us begin with a general case of two species, labeled 1 and 2, whose dynamics obeys the competitive Lotka–Volterra model with diffusion (Pacala and Roughgarden, 1982), which reads in non-dimensional variables (see Appendix A for details):

$$\frac{\partial \theta_1}{\partial t} = \nabla^2 \theta_1 + \theta_1 [1 - \theta_1 - \gamma_1 \theta_2] \tag{1}$$

$$\frac{\partial \theta_2}{\partial t} = \kappa \nabla^2 \theta_2 + \alpha \theta_2 [1 - \theta_2 - \gamma_2 \theta_1] \tag{2}$$

Here,  $\theta_1$  and  $\theta_2$  are the populations of species 1 and 2 measured in terms of their carrying capacities; time is measured in terms of the inverse of the intrinsic growth rate of species 1 and space is measured in terms of the typical diffusive length of species 1. The constant  $\alpha$  is the ratio of the intrinsic growth rate of species 2 to the intrinsic growth rate of species 1. Finally,  $\kappa$  is the ratio of the diffusivities of both species ( $D_2/D_1$ ) and  $\gamma_1$  and  $\gamma_2$  are phenomenological competition coefficients. Henceforth we will take  $\alpha$  and  $\kappa$  to be equal to one, so that the results that we obtain are representative of effects of area on competition. This is a kind of neutrality with respect to growth and diffusion rates.

As mentioned above, this system of equations has been subject of previous studies, notably in Cantrell et al. (1998). There, the possibility of competitive reversal and coexistence has been established by a linear analysis. Exclusion and coexistence patterns depend on the parameters that appear in the equation, as well as on the domain where the equation is being integrated. As our focus in this work is the effect of area reduction, we will take fixed values for the parameters in a first moment and study the sensibility of population levels to changes in area.

We have numerically integrated the above equations on a square domain with the additional supposition that populations go to zero on the border of the habitat (Dirichlet boundary conditions). It follows from the theory of partial differential equations that we cannot impose a zero population flux on the boundary in the same problem. Indeed the flux is non-zero, and represents flow of individuals into the matrix. Further, we took two very different values of  $\gamma_1$  and  $\gamma_2$ . With  $\gamma_1 = 0.5$  and  $\gamma_2 = 1.8$  we would have competitive exclusion of species 2 in favor of species 1 if the habitat were unbounded. The limited area of the habitat modifies densities in the habitat. In Fig. 1 we plot the spatial (local) maximum of the densities  $\theta_1$  and  $\theta_2$  in terms of the area of the fragment. As can be seen, both species respond to area reduction in a very different way. Although both go to zero for very small areas, species 2 shows a coexistence region with species 1. This means

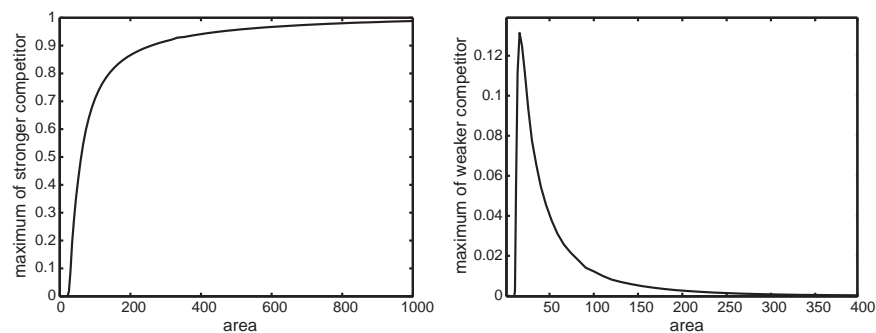
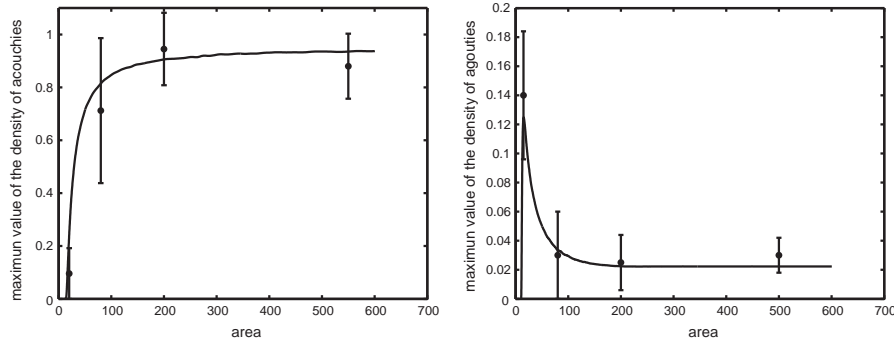


Fig. 1. The spatial maximum values of  $\theta_1$  (left) and  $\theta_2$  (right) in the equilibrium situation are plotted against the area of the domain. We used  $\gamma_1 = 0.5$  and  $\gamma_2 = 1.8$ . For large areas, species 1 tends to outcompete species 2. For very small areas, both species go to zero, but in an intermediate range, coexistence is possible.



**Fig. 2.** The spatial maximum densities of acouchies (left) and agouties (right) are plotted in non-dimensional variables and fitted to the model given by Eqs. (1) and (2), with  $\gamma_1 = 0.3$  and  $\gamma_2 = 0.92$ . Error bars are taken from Jorge (2008).

that in a limited habitat the principle of competitive exclusion is, strictly speaking, not valid. Moreover, as area decreases from infinity, species 2 responds *positively* to area decrease, while species 1 always responds negatively. In a more intuitive way, we can say that the decrease in the population of species 1 releases the competitive pressure on species 2, making the coexistence possible. More than the simple statement that coexistence is possible, it is the response to area variation that is a distinctive sign of the interplay of diffusion and interactions in our model. It is also this different response of each species to area reduction that is closer to actual field observations, as will be seen below.

### 3. Comparison with data

Now we go beyond the model case of the last section and look for a field situation which shows the distinctive pattern of competitive release mediated by area restriction. In Jorge (2008) two similar genera of rodents, *Myoprocta acouchy* (acouchies) and *Dasyprocta leporina* (agouties), have been studied in fragments of the Central Amazonian forest. Both genera feed on fruits fallen on the forest floor. Given the scarcity of resources and niche superposition, it is reasonable to suppose that agouties and acouchies be competitors (Smythe, 1986). Only when fruits become insufficient, agouties switch to seeds, the acouchies maintaining the previous diet (Dubost and Henry, 2006). This fact is consistent with the idea that acouchies are superior competitors for resources, agouties been forced to a niche shift (Abrams, 1986), driving them to very low densities.

In the context of the BDFFP (Biological Dynamics of Forest Fragments Project) (Laurance et al., 2011), area fragments with 1, 10 and 100 ha are available, as well as large tracts of old growth forest (continuous forest). It was reported that agouties were highly favored by area reduction whereas acouchies did respond in the opposite way, showing strong density depletion in smaller fragments, (Jorge, 2008). As the latter is the stronger competitor, these results fit the broad view exposed above about competitive release driven by area reduction.

In order to make the case clearer, we have fitted the model given in Eqs. (1) and (2) to the data published in Jorge (2008). To do so, we need to non-dimensionalize the data, that is, we need to refer populations to carrying capacities and areas to the square of the characteristic diffusive length  $L_D$  (see Appendix A). The carrying capacity for acouchies can be inferred from its density in the continuous forest. For agouties, it is estimated from the highest possible density. Using the fact that the critical area is

given by  $\pi^2 L_D^2$ , we calculate  $L_D$  from the data noticing that the critical area has to be smaller than 1 ha. We use the value of 0.5 ha.

In Fig. 2 we depict data of Jorge (2008) in a non-dimensionalized form and fit the mathematical model by adjusting  $\gamma_1$  and  $\gamma_2$ . In the present context, there is no way to give a mechanistic calculation for them. The phenomenological nature of competition factors is a most well-know fact which we do not intend to discuss here (Tilman, 1980). The values used were  $\gamma_1 = 0.3$  and  $\gamma_2 = 0.92$ .

Good agreement of the theory based only on balance of diffusion, intrinsic growth and competition is evident from Fig. 2. It is however clear that, for the populations focused upon in this case, other factors may also be present. The two most important are predation and matrix quality effects. The first is not well studied for acouchies and agouties, large cats (e.g. the ocelot, *Leopardus pardalis*) being supposed to be the main predators (Silvius and Fragoso, 2003; Allaga-Rossel et al., 2006). In order to explain the patterns of area sensitivity discussed above through the presence of a predator, ocelots should have a strong dietary preference for agouties and suffer heavily from area reduction, so that predatory release would be possible. The present knowledge on these species does not give us any indication in this direction, although it cannot be completely ruled out. Moreover, studies in other Amazonian areas have shown that ocelots do not exhibit strong area sensitivity (Michalski and Peres, 2007). The second factor mentioned above is the fact that the fragments are surrounded by a matrix. Secondary forest has grown around the fragments and the matrix is not, strictly speaking, totally inhospitable, being possible to harbor species (Sberze et al., 2010), although no specific results exist for rodents. It has been demonstrated elsewhere (Artiles et al., 2008) that this effect can be accounted for by introducing a matrix possessing an effective carrying capacity different from zero. This induces a remnant population in fragments. To explain competitive release by this kind of effect, acouchies should have a stronger sensitivity to isolation than agouties, which would use the matrix as a kind of refuge. To our knowledge, there are no clear indications that this is the case.

### 4. More general cases

In the previous numerical integrations we have supposed that the growth rates and diffusivities have the same values for both species. One could wonder how important this assumption is for the validity of the results. In order to get some understanding of this question, we consider now that the species have different diffusivities (but still with  $\alpha = 1$ ), which means that  $\kappa \neq 1$ . Results are shown in Fig. 3. The distinctive feature is that both species now

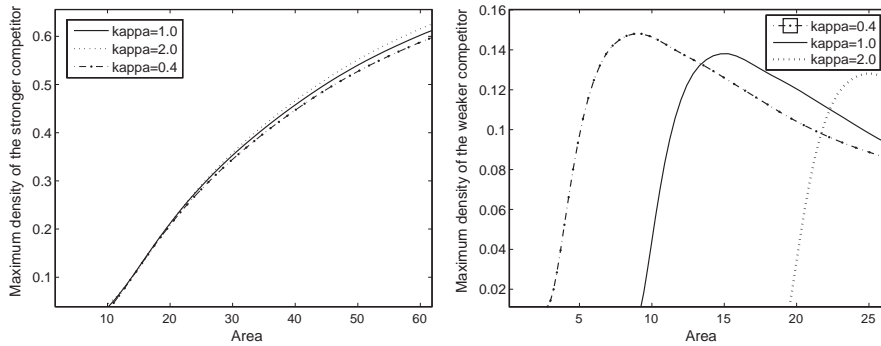


Fig. 3. The spatial maximum values of  $\theta_1$  (left) and  $\theta_2$  (right) in the equilibrium situation are plotted against the area of the domain for three different values of  $\kappa$ . Values of  $\gamma$  are the same as in Fig. 1. The main effect of having  $\kappa \neq 1$  is that the critical areas are not anymore the same for both species.

have different critical areas. In the case of  $\kappa < 1$  there arises the possibility of having only the weaker competitor subsisting, as there is a range of values for the area between the critical values for species 1 and for species 2 where the stronger competitor is absent and the weaker is present. This case could be relevant for sufficiently small values of  $\kappa$  (in the case where  $\alpha = 1$ ) as the range of areas where the weaker competitor is present but the stronger one is not viable could be considerable. Close to  $\kappa = 1$  the critical areas are also close, and observation of reversal of competitive exclusion would be difficult as we would be dealing with small populations. These considerations are for  $\alpha = 1$ . Taking different intrinsic *per capita* growth rates ( $\alpha \neq 1$ ) we would have similar results, and competitive reversal would be possible even with  $\kappa = 1$  (Cantrell et al., 1998).

Another point that should be discussed is the fact that we are using null Dirichlet boundary conditions. This means that the boundaries completely absorb the outgoing population and represents the case where the matrix is completely inhospitable. This condition can be softened by introducing Robin conditions, instead of Dirichlet conditions. Denoting by  $\partial\Omega$  the boundary of the domain, we have:

$$\theta_i + g\nabla\theta_i = 0 \quad \text{on } \partial\Omega, \quad i = 1, 2 \quad (3)$$

where  $g$  is related to the matrix quality. We do not explore all the possibilities related to  $g \neq 0$ . Rather, we will take a small value for it

and see what is the effect on the previous plots (with  $\kappa = 1$ ). The results are illustrated in Fig. 4. The densities no longer tend to zero when the area goes to zero. There is always a remnant population. This is indeed not surprising. As discussed in Artilles et al. (2008), when the matrix is explicitly modeled as a region of low carrying capacity, the population in the focal patch approaches this matrix carrying capacity at the borders in the limit of very small area values.

### 5. Discussion

Coming back to the general ideas presented in the beginning of the paper and implemented in the mathematical model, we should remark the simplicity of the mechanisms in action, allowing to explain the different correlations between patch area and densities of populations. Although fragmentation, as understood in landscape ecology, is more than just area reduction, involving issues like degradation and species adaptability, species diffusion and growth are central elements that have to be considered in many situations. We have also considered variants of our basic model, with less stringent conditions, and the broad picture remains the same.

A different way to look at the results is that the weaker competitor, which is absent in the continuous forest, can be considered as an exotic species, occurring only when loss of habitat

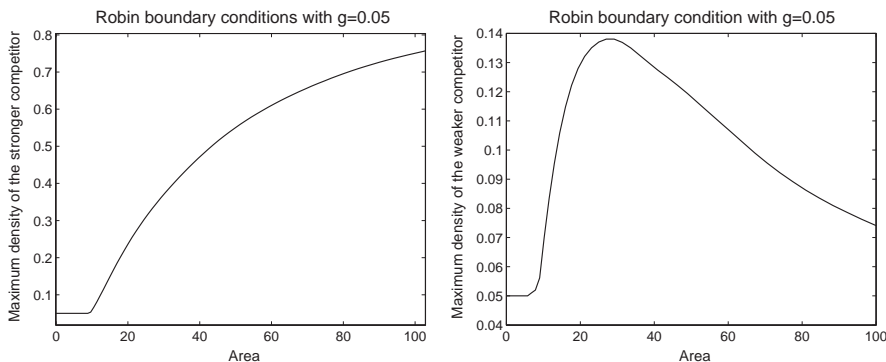


Fig. 4. The spatial maximum values of  $\theta_1$  (left) and  $\theta_2$  (right) in the equilibrium situation are plotted against the area with  $\kappa = 1$  and  $g = 0.05$ . Strictly speaking there is no critical area anymore, the population being non-zero even when the area goes to zero.

is important, as for instance in fragmentation processes due to anthropic action. The relation between fragmentation and habitat loss with invasibility has indeed been noticed and studied (With, 2002). Our results shed light on the process at the patch level and provide a clue to understand the importance of areas effects in invasion processes. Studies of floristic diversity of palms at the same BDFFP sites (Scariot, 1999) had indeed already touched upon the occurrence, in small forest fragments, of taxons that are absent in the continuous forest and show higher abundances in smaller patches.

Finally, we mention that data of how densities of species depend on the area of the patch they inhabit are quite rare, as most studies on patch area effects on BDFFP data, which provide four points of a density–area curve, are among the most precise ones. Similar results had been obtained in Michalski and Peres (2007) for a variety of species, but the niche overlap relations seem less clear. The results established above would be much more testable if more data were available, and we hope that they will encourage interest in this direction.

### Acknowledgements

The authors thank CNPq and CAPES (Brazil) for support. Discussions with J.M. Berbert, R.M. Coutinho, A.A. Ferreira, G.A. Maciel are kindly acknowledged. We extend thanks to M.L.S.P. Jorge for a long e-mail exchange clarifying results in Jorge (2008) as well as critical reading of the manuscript.

### Appendix A. Non-dimensional equations

Let  $N_1$  and  $N_2$  be the densities of the two focal species, with  $D_1$  and  $D_2$  their diffusivities,  $c_1$  and  $c_2$  the inverse of their carrying capacities and  $b_{12}$  and  $b_{21}$  competition coefficients. The diffusive Lotka–Volterra competitive model reads:

$$\frac{\partial N_1}{\partial T} = D_1 \nabla^2 N_1 + r_1 N_1 [1 - c_1 N_1 - b_{12} N_2] \quad (\text{A.1})$$

$$\frac{\partial N_2}{\partial T} = D_2 \nabla^2 N_2 + r_2 N_2 [1 - c_2 N_2 - b_{21} N_1] \quad (\text{A.2})$$

We now rescale the variables  $N_1, N_2, T, X$  and  $Y$  (spatial variables):

$$\begin{aligned} \theta_1 &= c_1 N_1, \theta_2 = c_2 N_2, t = r_1 T, x = \left(\frac{r_1}{D_1}\right)^{1/2} X, y \\ &= \left(\frac{r_1}{D_1}\right)^{1/2} Y \end{aligned} \quad (\text{A.3})$$

and define

$$\gamma_1 = \frac{b_{12}}{c_2}, \gamma_2 = \frac{b_{21}}{c_1}, \kappa = \frac{D_2}{D_1}, \alpha = \frac{r_2}{r_1}. \quad (\text{A.4})$$

Eqs. Appendices (A.1) and (A.2) then become:

$$\frac{\partial \theta_1}{\partial t} = \nabla^2 \theta_1 + \theta_1 [1 - \theta_1 - \gamma_1 \theta_2] \quad (\text{A.5})$$

$$\frac{\partial \theta_2}{\partial t} = \kappa \nabla^2 \theta_2 + \alpha \theta_2 [1 - \theta_2 - \gamma_2 \theta_1] \quad (\text{A.6})$$

which are Eqs. (1) and (2) presented in the main text. Note that all variable are dimensionless.

### Appendix B. Non-dimensional data

In order to compare the model predictions we need to use data in non-dimensional units. The passage from dimensional to non-

dimensional variables makes use of the values of  $c_1, c_2$  and  $r_1/D_1$ . The scaling of the time variable is not used as densities are observed in equilibrium.

We have used the value of  $N_1$  in the continuous forest ( $N_{1\text{cont}}$ ), measured in individuals per hectare to obtain the carrying capacity for species 1,  $c_1^{-1}$ :

$$N_{1\text{cont}} = 0.7 \text{ ind/ha} = c_1 \theta_{1\text{cont}} = 0.96 c_1 \Rightarrow c_1 = 1.37 \text{ ha/ind}$$

For the carrying capacity for species (2), we used the maximum of the density of  $N_2$  as a function of area,  $N_{2\text{max}}$  and compared with the maximum of the theoretical curve:

$$N_{2\text{max}} = 0.7 \text{ ind/ha} = c_2 \theta_{2\text{max}} = 0.14 c_2 \Rightarrow c_2 = 5 \text{ ha/ind}$$

Finally, the area factor,  $r_1/D_1$  is inferred from the fact that areas of 1 ha already show a very low density of acouchies. We have used the critical area as being 0.5 ha. As the critical area is given by  $\pi^2 D/r$ , we have  $D/r = 0.05 \text{ ha}$ .

Having found the above factors, we can now scale all dimensional data to non-dimensional ones.

### References

- Abrams, P.A., 1986. Character displacement and niche shift analyzed using consumer–resource models of competition. *Theoretical Population Biology* 29, 107–160.
- Allaga-Rossel, E., Kays, R.W., Fragoso, J.M.V., 2006. Ocelot (*Leopardus pardalis*) predation on agouti (*Dasyprocta punctata*). *Biotropica* 38, 691–694.
- Artiles, W., Carvalho, P.G.S., Kraenkel, R.A., 2008. Patch-size and isolation effects in the Fisher–Kolmogorov equation. *Journal of Mathematical Biology* 57, 521535.
- Britton, N.F., 1989. Aggregation and the competitive exclusion–principle. *Journal of Theoretical Biology* 136, 57–66.
- Cantrell, R.S., Cosner, C., Fagan, W.F., 1998. Competitive reversals inside ecological reserves: the role of external habitat degradation. *Journal of Mathematical Biology* 37, 491–533.
- Chesson, P.L., Warner, R.R., 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *American Naturalist* 117, 923–943.
- Dubost, G., Henry, O., 2006. Comparison of diets of the acouchy, agouti and paca, the three largest terrestrial rodents of French Guianan forests. *Journal of Tropical Ecology* 22, 641–651.
- Fagan, W.F., Cantrell, R.S., Cosner, C., 1999. How habitat edges change species interactions. *American Naturalist* 153.
- Ferraz, G., Nichols, J.D., Hines, J.E., Stouffer, P.G., Bierregaard, R.O., Lovejoy, T., 2007. A large scale deforestation experiment: effects of patch area and isolation on Amazon birds. *Science* 315, 238241.
- Gause, G.F., 1932. Experimental studies on the struggle for existence. *Journal of Experimental Biology* 9, 389–402.
- Holmes, E., Lewis, M., Banks, J., Veit, R., 1994. Partial-differential equations in ecology—spatial interactions and population dynamics. *Ecology* 75, 17–29.
- Huxel, G.R., Hastings, A., 1998. Population size dependence, competitive coexistence and habitat destruction. *Journal of Animal Ecology* 67, 446–453.
- Jorge, M.L.S.P., 2008. Effects of forest fragmentation on two sister genera of Amazonian rodents (*Myoprocta acouchy* and *Dasyprocta leporina*). *Biological Conservation* 141, 617623.
- Kareiva, P., 1982. Exclusion experiments and the competitive release of insects feeding on collards. *Ecology* 63, 696–704.
- Kenkre, V.M., Kuperman, M., 2003. Applicability of the Fisher equation to bacterial population dynamics. *Physical Review E* 67, 051921.
- Laurance, W.F., et al., 2011. The fate of amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biological Conservation* 144, 56–67.
- Leung, A., 1980. Equilibria and stabilities for competing-species reaction-diffusion equations with dirichlet boundary data. *Journal of Mathematical Analysis and Applications* 73, 204–218.
- Ludwig, D., Aronson, D.G., Weinberger, H.F., 1978. Spatial patterning of the spruce budworm. *Journal of Mathematical Biology* 8, 217–258.
- Michalski, F., Peres, C.A., 2007. Disturbance-mediated mammal abundance–area relationships in Amazonian forest fragments. *Conservation Biology* 21, 16261640.
- Mimura, M., Ei, S., Fang, Q., 1991. Effect of domain-shape on coexistence problems in a competition–diffusion system. *Journal of Mathematical Biology* 29, 219–237.
- Namba, T., 1984. Competitive coexistence in a seasonally fluctuating environment. *Journal of Theoretical Biology* 111, 369–386.
- Pacala, S.W., Roughgarden, J., 1982. Spatial heterogeneity and interspecific competition. *Theoretical Population Biology* 21, 92–113.

- Park, T., 1962. Beetles, competition, and populations: an intricate ecological phenomenon is brought into the laboratory and studied as an experimental mode. *Science* 138, 1369–1375.
- Sberze, M., Cohn-Haft, M., Ferraz, G., 2010. Old growth and secondary forest site occupancy by nocturnal birds in a neotropical landscape. *Animal Conservation* 13, 3–11.
- Scariot, A., 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology* 87, 66–76.
- Silvius, K.M., Fragoso, J.M.V., 2003. Red-rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) home range use in an Amazonian forest: implications for the aggregated distribution of forest trees. *Biotropica* 35, 74–83.
- Skellam, J.G., 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38, 196–218.
- Smythe, N., 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 169–188.
- Tilman, D., 1980. Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *American Naturalist* 116, 362–393.
- Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75, 2–16.
- With, K., 2002. The landscape ecology of invasive spread. *Conservation Biology* 16, 1192–1203.