



Instituto de Física Teórica
Universidade Estadual Paulista

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

IFT-D.004/19

Biestabilidade em Modelos Ecológicos

Silas Poloni Lyra

Orientador

Roberto André Kraenkel

Janeiro de 2019

L992b Lyra, Silas Poloni
Biestabilidade em modelos ecológicos / Silas Poloni Lyra. – São Paulo,
2019
47 f. : il.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Física Teórica (IFT), São Paulo
Orientador: Roberto André Kraenkel

1. Dinâmica populacional. 2. Biologia – Modelos matemáticos. 3.
Ecologia. I. Título

Agradecimentos

Gostaria de agradecer minha mãe, Sarah Poloni, por sempre me apoiar e estar presente.

Agradeço também a Fernanda Moura por sempre me ouvir e ser minha companheira.

Aos meus amigos de longa data, Ricardo Bruder, Bruno Andrini, Gabriel Arruda e Lívia Mengue, com quem sei que posso contar e rir.

Ao Rafael Lopes, Vinícius Terra, David Montenegro e Gabriel Lobo por serem os melhores amigos que encontrei em São Paulo.

Em especial, ao Roberto Kraenkel, Renato Coutinho, Renato Andrade e Gabriel Maciel, grandes colaboradores e amigos de grupo, que me ajudaram no desenvolvimento deste trabalho de diferentes formas.

Aos meus professores do Instituto de Biociências e do Instituto de Física Teórica.

Agradeço à FAPESP, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, e a CAPES, Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pelo suporte financeiro concedido em convênio, (processo 2016/24997-2, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, FAPESP). As opiniões, hipóteses e conclusões ou recomendações expressas neste material são de responsabilidade do autor e não necessariamente refletem a visão da FAPESP e da CAPES.

Resumo

A biologia matemática tem se tornado cada vez mais importante para se obter resultados qualitativos em ecologia. Particularmente, em ecologia espacial, pode-se perguntar como o espaço influencia a dinâmica de sistemas que apresentam biestabilidade, como em espécies obrigatoriamente mutualistas ou sujeitas ao efeito Allee. Apresentamos um método de aproximação de equações de reação e difusão para analisar estes e outros modelos. O método recupera resultados clássicos e também permite obter alguns novos, gerando bastante otimismo para aplicações futuras em casos mais complicados.

Palavras Chave: Tamanho de *patch* crítico, Dinâmica de Populações, Métodos Variacionais

Áreas do conhecimento: Biologia Matemática, Ecologia Teórica

Abstract

Mathematical Biology has become more and more important to obtain qualitative results in ecology. Specially, in spatial ecology, one may wonder how does space alter the dynamics in bistable systems, such as obligate mutualistic species and those under Allee effects. We present an approximation method for reaction-diffusion equations in order to analyze these and other models. The method recoups classical results whilst also allow us to obtain new ones, giving an optimistic perspective for future applications in more complex cases.

Keywords: Critical patch sizes, Population Dynamics, Variational Methods

Related fields: Mathematical Biology, Theoretical Ecology

Conteúdo

1	Introdução	1
1.1	Biologia de Populações	1
1.2	Biestabilidade	5
2	Modelos Espacialmente Explícitos e Métodos de Análise	7
2.1	Linearização	8
2.2	Soluções estacionárias	12
2.3	Aproximação Variacional	15
3	Resultados	17
3.1	Crescimento Logístico	17
3.2	Efeito Allee	21
3.3	Competição	25
3.4	Mutualismo	36
4	Conclusões	41

Capítulo 1

Introdução

1.1 Biologia de Populações

A biologia matemática é uma área relativamente nova, uma primeira descrição de dinâmica populacional foi dada por Malthus em 1798 [Murray, 2007], em um modelo que assume que a variação temporal do tamanho de uma população, N , é proporcional ao seu tamanho atual, isto é

$$\frac{dN}{dt} = (\beta - \delta)N, \quad (1.1)$$

onde β e δ são as taxas de nascimento e morte, respectivamente. A solução do modelo é uma exponencial crescente se $b > \delta$ e decrescente caso contrário. Esse resultado não é muito realista, mas retrata condições hipotéticas, nas quais uma população sem nenhuma forma de regulação, própria ou externa, crescerá indefinidamente. O modelo de Verhulst é um dos primeiros modelos a incorporar mecanismos que limitam o crescimento populacional, como por exemplo, a disponibilidade de recursos naturais e a competição intraespecífica por eles. Este modelo é geralmente escrito como

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad (1.2)$$

onde r é a taxa de crescimento intrínseco da população e K a capacidade suporte. Essa equação tem dois pontos fixos, $N = 0$ ou $N = K$, o primeiro é instável e o segundo estável, indicando que a população sempre tenderá a K após certo intervalo de tempo.

Outro modelo bastante importante para este trabalho é o de Efeito Allee [Allee, 1927]. Este efeito retrata a necessidade de uma população mínima para que determinada espécie permaneça no ambiente. Essa quantidade mínima se dá devido a algum mecanismo biológico como, por exemplo, agre-

gação para defesa anti-predador ou limitações para o acasalamento [Berec et al., 2007]. Este modelo é escrito geralmente da seguinte forma (veja por exemplo [Murray, 2007, Kot, 2001]):

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \left(\frac{N}{a} - 1\right), \quad (1.3)$$

na qual a é o tamanho populacional necessário para que a população cresça. Veja que $N < a \implies \dot{N} < 0$. Assim, 0 é um ponto fixo estável para este problema, enquanto a é um ponto fixo instável, pois, tomando $\epsilon \ll a$, fazendo $N = a \pm \epsilon$, substituindo no modelo para efeito Allee e negligenciando termos de ordem ϵ^2 ou maior, encontramos

$$\frac{d\epsilon}{dt} = r\epsilon, \quad (1.4)$$

Isto é, a solução sempre se afasta de a . Uma condição inicial menor que a vai a 0 , como discutido, enquanto uma condição inicial maior que a , por outro lado, leva N ao ponto fixo estável K . Temos então um caso de biestabilidade: dois pontos fixos para um mesmo conjunto de parâmetros e as condições iniciais do problema determinam em qual deles o sistema permanece.

Outro avanço bastante importante para a construção de modelos em biologia de populações é o de espécies interagentes. Por exemplo, o modelo de predador-presa, desenvolvido separadamente por Lotka e Volterra, escrito tradicionalmente como

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = rN - aNP, \\ \frac{dP}{dt} = bNP - \delta P, \end{cases} \quad (1.5)$$

em que r é a taxa de crescimento da presa N , a é a taxa com que o predador P ataca as presas, b é a taxa de conversão de recursos obtidos do consumo das presas capturadas em novos predadores e δ é a taxa de mortalidade dos predadores. Uma análise rápida pode ser feita da seguinte forma

$$\frac{dN}{dP} = \frac{N(r - aP)}{P(bN - \delta)} \quad (1.6)$$

$$dN \frac{(bN - \delta)}{N} = dP \frac{r - aP}{P} \quad (1.7)$$

$$H(N(0), P(0)) = bN + aP - \delta \ln N - r \ln P. \quad (1.8)$$

Onde H é uma constante de integração que depende das condições iniciais das populações de presa, $N(0)$, e predador, $P(0)$. Veja que se H é constante, então a relação deve ser satisfeita a todos os instantes de tempo. Além disso, a dependência de H é a mesma para com N e P , isto é, para que N cresça, P deve decrescer e vice-versa. Isto significa que temos um ciclo no espaço de fase de N e P e, portanto, eles oscilam no tempo. Um gráfico dos ciclos no espaço de fase de N e P é apresentada na figura 1.1, que foi obtida resolvendo a equação (1.5) numericamente para diferentes condições iniciais, com o conjunto de parâmetros $r = 2$, $a = 0.5$, $b = 0.05$ e $\delta = 1$.

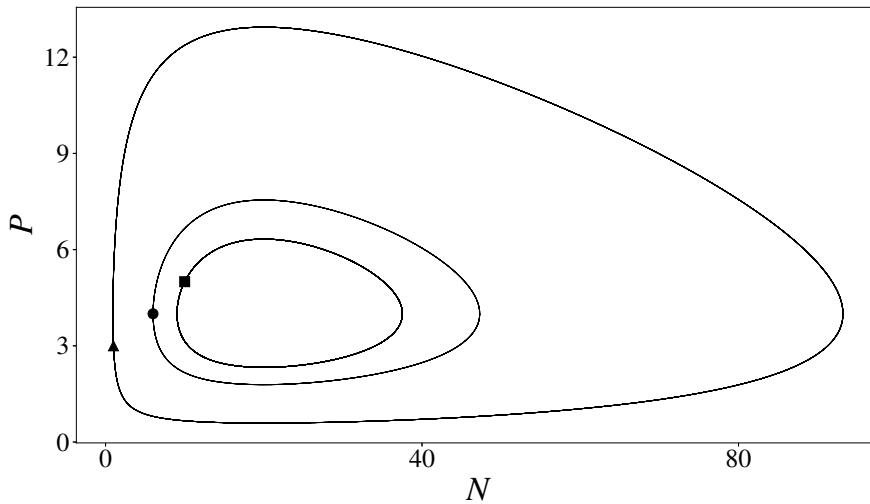


Figura 1.1: Ciclos no espaço de fase de N e P . Os marcadores pretos de diferentes formatos indicam diferentes condições iniciais. O conjunto de parâmetros para obtenção desta solução foi $r = 2$, $a = 0.5$, $b = 0.05$ e $\delta = 1$.

Uma informação bastante interessante pode ser retirada da figura 1.1, veja que para cada condição inicial temos um ciclo distinto, gerando infinitos ciclos possíveis. Portanto, qualquer pequena variação populacional, devida a efeitos estocásticos, por exemplo, leva para um ciclo diferente, o que mudaria o período em que as espécies são observadas com maior e menor abundância na natureza. Isto não é muito coerente, uma vez que este período é razoavelmente regular. Este problema do modelo tradicional de Lotka-Volterra é tratado posteriormente pelo modelo de Rozenweig-MacArthur [Rosenzweig and MacArthur, 1963], no qual encontram a existência de ciclos limite, isto é, um único ciclo para qual o sistema tende, dada qualquer condição inicial não nula, para determinados conjuntos de parâmetros.

Outro exemplo bastante relevante é o de competição de Lotka Volterra, que leva em conta ambas as competições intra e interespecíficas. O modelo, já adimensionalizado, é

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(1 - N_1 - a_{12}N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} = rN_2(1 - N_2 - a_{21}N_1), \end{cases} \quad (1.9)$$

Onde r é a razão entre as taxas de crescimento intrínsecas da espécie 2 e 1, cujos tamanhos populacionais, relativos a suas capacidades suporte, são N_2 e N_1 , respectivamente. As constantes a_{ij} são os coeficientes de competitividade, que são os principais fatores determinantes para a dinâmica do modelo. De maneira breve, esse modelo prevê que a coexistência entre N_1 e N_2 só ocorre se $a_{12}, a_{21} < 1$. Caso $a_{12} < 1 < a_{21}$ ($a_{21} < 1 < a_{12}$), a espécie 2 (1) é eliminada, enquanto com $a_{12}, a_{21} > 1$, temos biestabilidade, e as condições iniciais determinam qual espécie permanece e qual é eliminada [Kot, 2001, Murray, 2007].

Um exemplo menos clássico, mas igualmente importante para este trabalho é o de espécies mutualistas. Considere duas espécies que cooperam entre si, e sua reprodução e sobrevivência é dependente dessa interação, escrevemos, já em variáveis adimensionais

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \frac{a_1 N_1 N_2}{1 + \gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2} - N_1 - N_1^2, \\ \frac{dN_2}{dt} = \frac{a_2 N_1 N_2}{1 + \gamma_1 N_1 + \gamma_2 N_2} - \delta N_2 \end{cases} \quad (1.10)$$

As variáveis N_1 e N_2 são os tamanhos populacionais da espécie 1 e 2, com relação a capacidade suporte da espécie 1, respectivamente. A constante δ é a razão entre as mortalidades da espécie 2 e 1. Aqui, o crescimento de cada espécie se dá por meio de uma resposta funcional que satura com ambos os parceiros mutualistas, com constantes de proporcionalidade γ_1 e γ_2 , tal como em [Weisbuch and Duchateau, 1993]. O motivo desta saturação é que para uma razão N_1/N_2 baixa (alta), a probabilidade que um indivíduo da espécie 2 (1) encontre e interaja com um indivíduo da espécie 1 (2) é baixa.

Os pontos fixos, N_1^* e N_2^* desse modelo são encontrados resolvendo o seguinte sistema de equações

$$\begin{cases} N_1^* f(N_1^*) &= \frac{\delta}{a_2}, \\ N_2^* &= \frac{a_2}{\delta} N_1^* (1 + N_1^*), \end{cases} \quad (1.11)$$

onde definimos $a = a_2/a_1$ e

$$f(N_1^*) = \frac{1}{1 + \gamma_1 N_1^* + \gamma_2 \frac{a}{\delta} N_1^* (1 + N_1^*)} \quad (1.12)$$

Mas não há necessidade de resolver o sistema da equação (1.11). Veja que a função $N_1^* f(N_1^*)$ deve se comportar como a reta N_1^* no limite de $N_1^* \rightarrow 0$, enquanto para N_1^* grande, $N_1^* f(N_1^*)$ se comporta como $f(N_1^*)$. Assim, é mais fácil encontrar o valor máximo de $N_1^* f(N_1^*)$ e estabelecer a condição de existência de soluções para (1.11), comparando o valor máximo obtido a constante δ/a_2 , o que leva a

$$\frac{a_2}{\gamma_1 \delta + \gamma_2 a + 2\sqrt{\gamma_2 a \delta}} \geq 1. \quad (1.13)$$

Quando a inequação acima é satisfeita, temos dois pontos fixos possíveis para N_1 que levam a dois pontos fixos de N_2 . Caso a igualdade seja satisfeita, temos exatamente uma solução. Novamente temos um caso de biestabilidade, uma vez que $(0, 0)$ é estável nesse sistema, e, dado um conjunto de parâmetros tal que os outros pontos fixos existam, então um será instável e outro será estável.

Apresentamos de maneira rápida os principais modelos da dinâmica de populações sem estrutura espacial. Neste trabalho, buscamos estudar estes mesmos modelos, com exceção do modelo predador-presa, com estrutura espacial explícita em *habitats* finitos, o que será discutido com maior detalhamento no próximo capítulo.

1.2 Biestabilidade

O conceito de biestabilidade, tópico que será recorrente neste trabalho, será explorado brevemente nessa seção.

A biestabilidade, como mencionado anteriormente, é um conceito de sistemas dinâmicos bastante simples, porém importante. Trata-se da existência de dois pontos fixos estáveis para um mesmo conjunto de parâmetros. Já vimos que em modelos bastante simples de dinâmica populacional a biestabilidade se manifesta, mas existem muitos outros sistemas que apresentam essa propriedade.

Na formação de desertos, por exemplo, o modelo determinístico prevê a existência de pontos fixos de vegetação abundante e escassa para uma mesma densidade pluviométrica [Sherratt, 2005]. Há ainda estudos que se concentram em detectar transições de fases por meio do estudo das séries temporais de espécies vegetais em regiões propensas a desertificação [Scheffer and Carpenter, 2003, Dakos et al., 2012].

Já no contexto de ecologia espacial, uma questão importante é a da degradação do ambiente, geralmente causada por desastres ambientais ou atividades humanas. Dentre estas estão o desmatamento e exploração de outros recursos naturais ou até mesmo devido a construção de cidades, levando à fragmentação e redução do *habitat* de muitas espécies [Ashton, 1988, Tucker et al., 2018]. Neste aspecto, os modelos matemáticos, principalmente por meio de equações de reação e difusão, se apresentam como uma ferramenta adequada para o estudo desses sistemas do ponto de vista teórico, uma vez que levam em conta como variações do *habitat* afetam as relações entre as espécies.

O conceito de biestabilidade, portanto, mostra-se relevante para ecologia espacial, pois pode revelar informações sobre a existência de estados alternativos para um mesmo tamanho de *habitat* além de valores críticos para os quais podem ocorrer transições abruptas para estados nos quais há o risco de extinção local de algumas espécies, podendo provocar mudanças drásticas no ecossistema ao qual elas estão inseridas. Este último fenômeno receberá a maior parte da atenção neste trabalho.

Capítulo 2

Modelos Espacialmente Explícitos e Métodos de Análise

Neste capítulo apresentaremos os métodos de estudo de equações de reação e difusão que foram utilizados neste trabalho.

Em especial, estamos interessados na análise de equações da forma

$$\begin{cases} \frac{\partial u_i}{\partial t} &= D_i \frac{\partial^2 u_i}{\partial x^2} + f_i(\mathbf{u}) \\ u_i(0, t) &= u_i(L, t) = 0 \\ u_i(x, 0) &= u_0^{(i)}(x), \end{cases} \quad (2.1)$$

Em que \mathbf{u} é o vetor das densidades $u_i \equiv u_i(x, t)$ de cada espécie $i = 1, \dots, N$. A função $f(\mathbf{u})$ descreve os fenômenos biológicos relevantes para este sistema, tais como reprodução, mortalidade e interações intra e interespecíficas. As constantes de difusão D_i retratam como as populações se movimentam no habitat, ou *patch*, que aqui é unidimensional e dado pelo intervalo $[0, L]$. As condições de contorno de Dirichlet em $x = 0$ e $x = L$, neste contexto, retratam fronteiras hostis as espécies, isto é, que servem como sorvedouros da população.

É importante ressaltar que as condições de Dirichlet não são as únicas utilizadas em modelos via equações de reação e difusão, temos também as condições de Neumann, dadas por $\partial_x u_i(0, t) = \partial_x u_i(L, t) = 0$, que indicam fronteiras reflexivas, isto é, a população nunca deixa o *patch*, tornando a vazão populacional pela borda nula. Outro conjunto de condições de fronteira bastante utilizado é o de Robin, comumente chamado de condições mistas, escritas como $\alpha_i u_i(x_0, t) = (1 - \alpha_i) \partial_x u_i(x_0, t)$, para $x_0 = 0, L$. Nestas, α_i pode ser interpretado como a preferência de indivíduos da espécie i em permanecer ou deixar o *patch*. Para uma discussão mais detalhada de como essas condições de fronteira, geralmente utilizadas na física, mudam em ecologia

espacial, veja, por exemplo, [Maciel and Lutscher, 2013]. Aqui, vamos focar nas condições de Dirichlet e no aparecimento de tamanhos de *patch* críticos para alguns modelos.

2.1 Linearização

As técnicas de linearização são comumente apresentadas na literatura para estudar equações de reação e difusão, o livro texto Cantrell and Cosner [2004], por exemplo, consiste, na sua grande parte, em apresentar essas técnicas. Geralmente procuramos algum regime particular para o qual os termos não lineares possam ser negligenciados. Para ilustrar, vamos ao problema mais simples, a equação de Fisher-Kolmogorov [Fisher, 1937, Kolmogorov et al., 1937] com condições de fronteira hostis, que é geralmente escrito

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru \left(1 - \frac{u}{K}\right) \\ u(0, t) &= u(L, t) = 0 \\ u(x, 0) &= u_0(x) . \end{cases} \quad (2.2)$$

A equação (2.2) trata-se da equação do calor somada a um termo de reação igual ao encontrado no modelo de Verhulst. Fisher e Kolmogorov desenvolveram estes modelos separadamente. Fisher estava interessado no fenômeno de propagação de genes vantajosos, enquanto Kolmogorov estudava o fenômeno de formação de substâncias por meio da interação de reagentes.

Veja que, escrevendo as variáveis adimensionais $w = u/K$, $\tau = rt$ e $y = x\sqrt{r/D}$ podemos rescrever a equação (2.2) como

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial \tau} &= \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} + w(1 - w) \\ w(0, \tau) &= w(L, \tau) = 0 \\ w(y, 0) &= w_0(y) , \end{cases} \quad (2.3)$$

e tomando o limite de $w \approx 0$, temos que $w(1 - w) \approx w$, e a equação (2.3) fica

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial \tau} &= \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} + w \\ w(0, \tau) &= w(l, \tau) = 0 \\ w(y, 0) &= w_0(y) . \end{cases} \quad (2.4)$$

Mas essa é uma equação diferencial parcial separável, isto é,

$$w(y, \tau) = A(\tau)g(y). \quad (2.5)$$

Logo,

$$\frac{1}{A} \frac{dA}{d\tau} = \frac{1}{g} \frac{d^2g}{dy^2} + 1 = \alpha. \quad (2.6)$$

A solução para $A(\tau)$ é

$$A(\tau) = A_0 \exp(\alpha\tau), \quad (2.7)$$

Veja que como estamos interessados em soluções reais e positivas, α deve ser real, assim, para $g(y)$, existem duas possibilidades $\alpha \geq 1$ ou $\alpha < 1$. Considerando a primeira, obtemos

$$g(y) = B \exp(x\sqrt{\alpha-1}) + C \exp(-x\sqrt{\alpha-1}), \quad (2.8)$$

mas, impondo as condições de fronteira $w(0, \tau) = w(l, \tau) = 0$, obtemos que

$$B = -C, \quad (2.9)$$

$$\exp(l\sqrt{\alpha-1}) = \exp(-l\sqrt{\alpha-1}). \quad (2.10)$$

E então, a última igualdade só pode ser satisfeita caso $\alpha = 1$, o que leva a $g(y) = 0$. Considerando agora $\alpha < 1$, temos

$$g(y) = B \sin(\sqrt{1-\alpha}y) + C \cos(\sqrt{1-\alpha}y) \quad (2.11)$$

Impondo a condição de fronteira $w(0, \tau) = 0$, temos que $C = 0$, já para condição $w(l, \tau) = 0$, obtemos que

$$\sqrt{1-\alpha}l = n\pi, \quad (2.12)$$

$$\alpha = 1 - n^2 \frac{\pi^2}{l^2}. \quad (2.13)$$

Agora podemos escrever a solução geral para o problema linearizado, isto é

$$w(y, \tau) = \sum_n A_0^{(n)} \exp \left[\left(1 - n^2 \frac{\pi^2}{l^2} \right) \tau \right] \sin \left(\frac{n\pi}{l} y \right). \quad (2.14)$$

Veja que cada termo da solução apresentada na equação (2.14) decai (ou cresce) exponencialmente no tempo com taxa $1 - n^2\pi^2/l^2$. Analisando o primeiro termo, isto é, $n = 1$, vemos que, para que a solução $w(\tau, y)$ não vá a 0 com o tempo, l deve ser tal que

$$1 - \frac{\pi^2}{l^2} > 0 \quad (2.15)$$

$$l > \pi \quad (2.16)$$

que, retomando as dimensões do problema, fica

$$L > L_C = \pi \sqrt{\frac{D}{r}}. \quad (2.17)$$

Isto é, existe um tamanho de *patch* crítico, L_C , para o qual a população cresce se $L > L_C$ ou decresce ($L < L_C$). Este valor depende diretamente de D e inversamente de r . Em palavras, há um balanço entre a taxa de saída do *habitat* e a taxa em que novos indivíduos nascem ali. Veja que se o tamanho do *patch* for exatamente L_C , então não haverá mudança na solução $w(\tau, y)$ devido ao primeiro termo de (2.14) (enquanto todos os outros termos vão a zero), isto é, neste tamanho a vazão pelas bordas é exatamente igual a taxa de nascimento de novos indivíduos, mantendo a população total constante no tempo. Para $L < L_C$, os indivíduos atingem as bordas com maior facilidade, deixando o *patch* mais rápido que a taxa de reprodução, fazendo com que a solução decaia. Já no caso de $L > L_C$ temos exatamente o oposto, em um *habitat* maior, os indivíduos demoram para chegar na borda, dando tempo suficiente para que a população se reproduza ali, levando a solução $w(\tau, y)$ a crescer.

Existem diversos trabalhos focados em obter o tamanho de *patch* crítico para diferentes modelos, para o modelo predador-presa, por exemplo, veja Maciel and Kraenkel [2014], e para populações sexualmente estruturadas, veja um recente trabalho em Maciel et al. [2018].

Agora, vejamos a aplicabilidade da técnica para sistemas biestáveis. Para exemplificar, considere a equação de Nagumo [Nagumo et al., 1962]:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial \tau} &= \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} + w(1-w)(w-a) \\ w(0, \tau) &= w(l, \tau) = 0 \\ w(y, 0) &= w_0(y). \end{cases} \quad (2.18)$$

Veja que linearizando em torno de $w \approx 0$, obtemos a equação diferencial parcial

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial \tau} &= \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} - aw \\ w(0, \tau) &= w(l, \tau) = 0 \\ w(y, 0) &= w_0(y), \end{cases} \quad (2.19)$$

que também é separável, cuja solução é

$$w(y, \tau) = \sum_n A_0^{(n)} \exp \left[- \left(a + n^2 \frac{\pi^2}{l^2} \right) \tau \right] \sin \left(\frac{n\pi}{l} y \right). \quad (2.20)$$

Mas essa solução sempre vai para zero, independente de que valor de l se tome. Para explorar o comportamento das soluções no regime de bifurcação, isto é, quando estados alternativos não nulos tornam-se possíveis, precisaríamos linearizar a equação em torno de soluções estacionárias conhecidas nesse limite. Por exemplo, suponha que $w_1(y)$ seja uma solução estacionária de (2.18), escrevendo $f(w) = w(1-w)(w-a)$ em torno de $w = w_1(y) + \epsilon(y, \tau)$, ficamos com

$$f(w) = f(w_1) + \partial_w f(w_1)(\epsilon - w_1) + O(\epsilon^2). \quad (2.21)$$

E então

$$\frac{\partial(w_1 + \epsilon)}{\partial \tau} \approx \frac{\partial^2(w_1 + \epsilon)}{\partial y^2} + f(w_1) + \partial_w f(w_1)(\epsilon - w_1) \quad (2.22)$$

$$\frac{\partial \epsilon}{\partial \tau} \approx \frac{\partial^2 w_1}{\partial y^2} + f(w_1) + \frac{\partial^2 \epsilon}{\partial y^2} + \partial_w f(w_1)(\epsilon - w_1) \quad (2.23)$$

$$\frac{\partial \epsilon}{\partial \tau} \approx \frac{\partial^2 \epsilon}{\partial y^2} + \partial_w f(w_1)(\epsilon - w_1). \quad (2.24)$$

Que é uma equação linearizada derivada da equação (2.18), na qual o coeficiente do termo linear, $\partial_w f(w_1)$, é uma função que depende só de y . Mas encontrar o perfil da solução estacionária para este problema envolve resolver uma equação diferencial ordinária de segunda ordem não linear, nominalmente,

$$\frac{d^2 w_1}{dy^2} = -f(w_1), \quad (2.25)$$

cujas soluções, na maior parte dos casos, não são obtidas em termos de expressões matemáticas conhecidas, dada a não linearidade de f . Alternativas possíveis para se estudar sistemas biestáveis são via métodos de aproximação ou obtendo o comportamento geral das soluções estacionárias em relação a algum parâmetro de interesse, que aqui é o tamanho do *patch*. Apresentamos ambas as alternativas nas próximas seções.

2.2 Soluções estacionárias

A pequena demonstração a seguir pode ser encontrada em [Kot, 2001] e [Cantrell and Cosner, 2004]. A fazemos aqui apenas para facilitar a compreensão dos resultados que serão apresentados no próximo capítulo.

Para uma única espécie, consideramos a equação escalar associada a (2.1), e, então, uma solução estacionária da equação (2.1), isto é, que não muda no tempo, pode ser obtida resolvendo

$$0 = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u) \quad (2.26)$$

$$0 = \frac{d}{dx} \left[\frac{1}{2} \left(\frac{du}{dx} \right)^2 + F(u) \right] \quad (2.27)$$

$$cte = \frac{1}{2} \left(\frac{du}{dx} \right)^2 + F(u), \quad (2.28)$$

em que incorporamos a constante D nas dimensões de x e $F(u)$ é dada por.

$$F(u) = \int_0^u f(u') du'. \quad (2.29)$$

Mas, uma solução não nula da equação (2.26), tal que $u(0) = u(L) = 0$, deve crescer e decrescer no intervalo $0 < x < L$, e portanto existe ao menos um ponto \bar{x} tal que $u'(\bar{x}) = 0$, e então $cte = F(u(\bar{x})) = F(\|u\|)$. Pois, considerando uma solução positiva com um ponto crítico, $u(x) > 0 \forall x$, podemos tomar $u(\bar{x})$ como o máximo de u , que também corresponde a norma de u em $C((0, L))$. Assim,

$$\frac{du}{dx} = \begin{cases} \sqrt{2} \sqrt{(F(\|u\|) - F(u))} & 0 < x < \bar{x} \\ -\sqrt{2} \sqrt{(F(\|u\|) - F(u))} & \bar{x} < x < L \end{cases} \quad (2.30)$$

Agora, resolvendo a equação (2.30) em $0 < x < \bar{x}$ obtemos

$$\int_{u(0)}^{\|u\|} \frac{du'}{\sqrt{F(\|u\|) - F(u')}} = \sqrt{2} \int_0^{\bar{x}} dx' \quad (2.31)$$

$$\int_0^{\|u\|} \frac{du'}{\sqrt{F(\|u\|) - F(u')}} = \sqrt{2} \bar{x}. \quad (2.32)$$

Enquanto, para $\bar{x} < x < L$

$$\int_{\|u\|}^{u(L)} \frac{du'}{\sqrt{F(\|u\|) - F(u')}} = -\sqrt{2} \int_{\bar{x}}^L dx', \quad (2.33)$$

$$\int_{\|u\|}^0 \frac{du'}{\sqrt{F(\|u\|) - F(u')}} = -\sqrt{2}(L - \bar{x}), \quad (2.34)$$

$$\int_0^{\|u\|} \frac{du'}{\sqrt{F(\|u\|) - F(u')}} = \sqrt{2}(L - \bar{x}). \quad (2.35)$$

Juntando as equações (2.32) e (2.35), temos

$$\sqrt{2}(L - \bar{x}) = \sqrt{2}\bar{x} \implies \bar{x} = L/2, \quad (2.36)$$

chegando finalmente a

$$\sqrt{2} \int_0^{\|u\|} \frac{du'}{\sqrt{F(\|u\|) - F(u')}} = L, \quad (2.37)$$

que estabelece uma relação implícita entre a norma $\|u\|$, isto é, o máximo da solução estacionária, e o tamanho do habitat L . O desenvolvimento até aqui é bastante útil para comparar com soluções numéricas ou métodos de aproximação para uma única população.

Todavia, acessar a solução estacionária para um sistema de mais de uma população, ou espécie, por meio de um desenvolvimento semelhante ao apresentado aqui tem algumas complicações. Veja que, em notação vetorial, estamos interessados em resolver

$$\mathbf{u}'' + \boldsymbol{\phi}(\mathbf{u}) = 0 \quad (2.38)$$

então, fazendo o produto escalar da equação por \mathbf{u}' , temos

$$\frac{d}{dx} \left[\frac{1}{2} \mathbf{u}' \cdot \mathbf{u}' \right] + \mathbf{u}' \cdot \boldsymbol{\phi}(\mathbf{u}) = 0 \quad (2.39)$$

então, escrevendo uma F , tal que

$$\frac{d}{dx}[F] = \mathbf{u}' \cdot \boldsymbol{\phi}(\mathbf{u}), \quad (2.40)$$

obtemos

$$F = \Phi(\mathbf{u}). \quad (2.41)$$

Mas

$$\frac{d}{dx}[\Phi(\mathbf{u})] = \sum \frac{\partial \Phi}{\partial u_i} \frac{du_i}{dx} \quad (2.42)$$

O que significa que Φ é tal que

$$\frac{\partial \Phi}{\partial u_i} = \phi_i \quad (2.43)$$

mas isso não é sempre satisfeito em nossos modelos, veja que, por exemplo, para duas espécies mutualistas (u_1 e u_2), teríamos

$$\phi_1 = u_1 u_2 - u_1, \quad (2.44)$$

$$\phi_2 = u_1 u_2 - \delta u_2. \quad (2.45)$$

E então

$$\Phi = \int \phi_1 du_1 = \frac{1}{2}(u_1^2 u_2 - u_1^2) + f(u_2), \quad (2.46)$$

$$\Phi = \int \phi_2 du_2 = \frac{1}{2}(u_2^2 u_1 - \delta u_2^2) + g(u_1),$$

implicando em

$$\phi_1 = \frac{u_2^2}{2} + \frac{\partial g(u_1)}{\partial u_1}, \quad (2.47)$$

$$\phi_2 = \frac{u_1^2}{2} + \frac{\partial f(u_2)}{\partial u_2}. \quad (2.48)$$

Segue das equações (2.46- 2.48) que não existem funções f e g para as quais seja possível definir Φ , isto é, Φ deve ser o potencial que gera o campo ϕ , isto é

$$\phi = \text{grad}(\Phi), \quad (2.49)$$

$$\text{rot}(\phi) = 0. \quad (2.50)$$

Assim, para analisar modelos espacialmente explícitos precisamos recorrer a técnicas de linearização, métodos numéricos ou métodos de aproximação, dos quais ilustramos um possível na próxima seção, o método de aproximação variacional.

2.3 Aproximação Variacional

Diversos métodos de aproximação foram desenvolvidos para analisar, de forma mais rápida e simples, modelos de reação e difusão e encontrar soluções e expressões analíticas aproximadas. Os principais exemplos de métodos de aproximação são o Tempo de Ocupação Média, do inglês, *Mean Occupancy Time* (MOT), veja por exemplo [Cobbold and Lutscher, 2014] no qual é feito um estudo de populações transitando entre diferentes *patches*. Há também o método de Galerkin, que em [Méndez et al., 2011] é aplicado para analisar diferentes tipos de efeito Allee em problemas de *patch* crítico. Além disso, em [Belmonte-Beitia et al., 2014] uma aplicação do método da Lagrangeana efetiva é realizada para encontrar soluções do tipo frente de onda para a equação de Fisher [Fisher, 1937].

Comumente utilizadas na física, aproximações variacionais (AV) são excelentes formas de se obter soluções aproximadas para diversos problemas [Finlayson, 2013]. Entretanto, em biologia de populações este método de aproximação é raramente utilizado, parte porque equações de reação e difusão não decorrem de uma formulação Lagrangeana, todavia, é possível lançar mão da aproximação para fenômenos dissipativos por meio da formulação de D'Alembert [Kaup and Malomed, 1995]. Da equação 2.1, definimos o operador

$$E_i(\mathbf{u}) = \frac{\partial u_i}{\partial t} - D_i \frac{\partial^2 u_i}{\partial x^2} - f_i(\mathbf{u}) , \quad (2.51)$$

A solução \mathbf{u} da equação (2.1) requer que

$$\int_0^L E_i(\mathbf{u}) \delta u_i dx = 0 . \quad (2.52)$$

Outras funções que não são necessariamente soluções de (2.1) também podem ser soluções da formulação variacional do problema. Agora suponha o seguinte *ansatz*

$$u_i(t, x) = A_i(t) g_i(\{\alpha_i^{(j)}(t)\}, x) , \quad (2.53)$$

no qual, para cada i , os parâmetros variacionais são dados pelo conjunto de M_i funções $\{\alpha_i^{(j)}\}$, $j = 1, \dots, M_i$ e $A_i(t)$. Aqui, mantivemos a possibilidade da parte espacial do *anzats* depender também do tempo como, por exemplo, a variância e a média em um *anzats* gaussiano. Seguindo, calculamos então

$$\delta u_i = \frac{\partial u_i}{\partial A_i} \delta A_i + \sum_j \frac{\partial u_i}{\partial \alpha_i^{(j)}} \delta \alpha_i^{(j)} \quad (2.54)$$

$$\delta u_i = g_i \delta A_i + A_i \sum_j \frac{\partial g_i}{\partial \alpha_i^{(j)}} \delta \alpha_i^{(j)}. \quad (2.55)$$

Enquanto, definindo $\mathbf{A} = (A_1, \dots, A_N)$ e $\boldsymbol{\alpha}^{(j)} = (\{\alpha_1^{(j)}\}, \dots, \{\alpha_N^{(j)}\})$, obtemos para E_i

$$E_i(\mathbf{u}) = E_i(\mathbf{A}, \boldsymbol{\alpha}^{(j)}), \quad (2.56)$$

$$= \frac{\partial A_i}{\partial t} g_i + A_i \sum_j \frac{\partial g_i}{\partial \alpha_i^{(j)}} \frac{d\alpha_i^{(j)}}{dt} - D_i A_i \frac{\partial^2 g_i}{\partial x^2} - f_i(\mathbf{A}, \boldsymbol{\alpha}^{(j)}). \quad (2.57)$$

E juntando as equações (2.55) e (2.57) na equação (2.52), chegamos em

$$0 = \int_0^L dx E_i(\mathbf{A}, \boldsymbol{\alpha}^{(j)}) \left(g_i \delta A_i + A_i \sum_j \frac{\partial g_i}{\partial \alpha_i^{(j)}} \delta \alpha_i^{(j)} \right). \quad (2.58)$$

Mas como os parâmetros variacionais são independentes, ficamos com

$$0 = \int_0^L dx E_i(\mathbf{A}, \boldsymbol{\alpha}^{(j)}) g_i \delta A_i \quad (2.59)$$

$$0 = \int_0^L dx E_i(\mathbf{A}, \boldsymbol{\alpha}^{(j)}) A_i \frac{\partial g_i}{\partial \alpha_i^{(j)}} \delta \alpha_i^{(j)}, \quad (2.60)$$

onde a última das equações acima deve ser satisfeita para cada j .

Isso leva a um sistema de equações diferenciais ordinárias (EDOs) acopladas para \mathbf{A} e para cada função $\alpha_i^{(j)}$. As soluções desse sistema de EDOs fornecem uma solução aproximada para o problema espacialmente explícito, que pode ser comparada à solução exata para problemas de uma única espécie, ou à solução numérica para problemas de mais espécies. O método de aproximação variacional funciona tão melhor quanto for o *ansatz* e portanto a necessidade de validar a aproximação via comparação a soluções numéricas. O principal método numérico utilizado aqui foi o método de otimização de Newton-Krylov, uma vez que estamos principalmente interessados em soluções estacionárias dos modelos para diferentes tamanhos de *patch*, para uma explicação e detalhamento do método, veja, por exemplo, o livro texto Kelley [2003].

Capítulo 3

Resultados

Agora, aplicamos a aproximação variacional aos modelos de crescimento logístico, efeito Allee, competição do tipo Lotka-Volterra e de duas espécies mutualistas.

O estudo dos dois primeiros modelos são importantes pois recuperam resultados já estabelecidos, confirmando a validade do método de aproximação. Para o modelo de competição, novas informações são obtidas, tal como expressões aproximadas para os tamanhos de *habitat* crítico das duas espécies, enquanto o comportamento qualitativo do modelo é preservado. O último mostra resultados ainda pouco explorados para a relação mutualista em um *habitat* finito.

Os resultados apresentados neste capítulo deverão ser publicados em breve. Na redação da publicação participaram também Roberto Kraenkel e Renato Mendes Coutinho.

3.1 Crescimento Logístico

Aqui aplicamos a aproximação variacional a equação de Fisher [Fisher, 1937] com condições de fronteira hostis:

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru \left(1 - \frac{u}{K}\right) \\ u(0, t) &= u(L, t) = 0 \\ u(x, 0) &= u_0(x). \end{cases} \quad (3.1)$$

Na equação (3.1), r é a taxa de crescimento intrínseca, K é a capacidade suporte, D o coeficiente de difusão e L o tamanho do *patch*. Podemos introduzir as variáveis $y = \sqrt{r/D}x$, $\tau = rt$ e $w = u/K$, tornando a equação (3.1) em:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial \tau} &= \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} + w(1-w) \\ w(0, \tau) &= w(l, \tau) = 0 \\ w(y, 0) &= w_0(y), \end{cases} \quad (3.2)$$

onde $l = \sqrt{r/DL}$.

Para prosseguir com a aproximação variacional, utilizamos o seguinte *ansatz*:

$$w(y, \tau) = A(\tau) \sin\left(\frac{\pi y}{l}\right), \quad (3.3)$$

Onde $A(\tau)$ é o nosso parâmetro variacional. Assim

$$\delta w = \sin\left(\frac{\pi y}{l}\right) \delta A. \quad (3.4)$$

Enquanto, usando (2.57) e (3.4), obtemos

$$E(u) = E(A) = \left(\dot{A} + \frac{\pi^2 - l^2}{l^2} A \right) \sin\left(\frac{\pi y}{l}\right) + A^2 \sin^2\left(\frac{\pi y}{l}\right). \quad (3.5)$$

Onde \dot{A} é a derivada de A com relação a τ . Prosseguindo com a integração obtemos

$$0 = \int_0^l \delta A \left\{ \left(\dot{A} + \frac{\pi^2 - l^2}{l^2} A \right) \sin^2\left(\frac{\pi y}{l}\right) - A^2 \sin^3\left(\frac{\pi y}{l}\right) \right\} dy \quad (3.6)$$

$$0 = \dot{A} + \frac{\pi^2 - l^2}{l^2} A + \frac{8}{3\pi} A^2 \quad (3.7)$$

$$\dot{A} = \frac{l^2 - \pi^2}{l^2} A - \frac{8}{3\pi} A^2. \quad (3.8)$$

A equação (3.8) tem a mesma forma matemática do modelo de crescimento logístico sem espaço. Temos então dois pontos fixos, $A^* = 0$ e

$$A^* = \frac{3\pi}{8} \left(\frac{l^2 - \pi^2}{l^2} \right), \quad (3.9)$$

que só é positivo se $l > \pi$, portanto, temos que tamanho crítico de *patch*, L_C é dado por

$$l_C = \pi \implies L_C = \pi \sqrt{\frac{D}{r}}. \quad (3.10)$$

Note que a aproximação variacional fornece a mesma expressão obtida por meio da linearização da equação (3.1) [Skellam, 1951]. Além disso, $A^* = 0$ só é estável se $l < \pi$, caso contrário, qualquer pequena densidade populacional é suficiente para o crescimento.

A densidade máxima $\|w\|$ obtida pela aproximação é

$$\max_{0 \leq y \leq l} \left\{ \lim_{\tau \rightarrow \infty} w(y, \tau) \right\} = A^* = \frac{3\pi}{8} \left(\frac{l^2 - l_c^2}{l^2} \right). \quad (3.11)$$

A figura 3.1 mostra uma comparação entre a solução exata deste problema (veja, por exemplo, Cantrell and Cosner [2004] e Kenkre and Kuperman [2003]) com a obtida aqui.

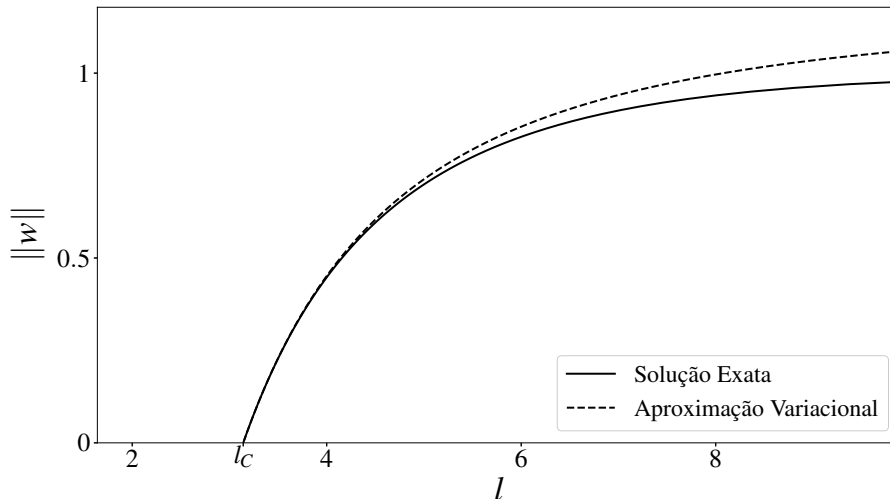


Figura 3.1: Densidade máxima da solução exata (calculada por meio da relação implícita em (2.37)) vs aproximada (via AV) da equação de Fisher–Kolmogorov (linhas sólidas e tracejadas, respectivamente). O ponto destacado no eixo l é o tamanho de *patch* crítico, l_C , que tem o mesmo valor para ambas as soluções.

A aproximação variacional funciona bem para $l \approx l_C$, entretanto, conforme $l \rightarrow \infty$, $A^* \rightarrow 3\pi/8$, enquanto a solução exata tende a 1. A razão disso está no *ansatz* escolhido. Este se baseia na solução da equação (3.2) linearizada em $w \approx 0$, mas usa apenas o primeiro harmônico da solução completa, associado ao autovalor principal. Nesse limite, w seria dado, na verdade, por

$$w(\tau, y) = \sum_{n=1}^{\infty} A_{2n-1}(\tau) \sin\left(\frac{(2n-1)\pi y}{l}\right), \quad (3.12)$$

onde os índices pares foram removidos devido a paridade em torno de $l/2$. Prosseguindo com o método de aproximação, chegamos no seguinte sistema de equações diferenciais:

$$\begin{cases} \dot{A}_1 &= \left(\frac{l^2 - (1)^2 l_C^2}{l^2}\right) A_1 + F_1(\mathbf{A}) \\ \dot{A}_3 &= \left(\frac{l^2 - (3)^2 l_C^2}{l^2}\right) A_3 + F_3(\mathbf{A}) \\ &\vdots \\ \dot{A}_{2k-1} &= \left(\frac{l^2 - (2k-1)^2 l_C^2}{l^2}\right) A_{2k-1} + F_{2k-1}(\mathbf{A}), \\ &\vdots \end{cases} \quad (3.13)$$

no qual as funções F_i vem da integração do termo logístico na equação (3.2) e dependem de termos quadráticos de elementos de \mathbf{A} (por exemplo A_1^2 e $A_1 A_3$). Note que se cada elemento de \mathbf{A} é pequeno em $\tau = 0$, então a $(2k-1)$ -ésima equação só gera resultados não nulos se

$$l > (2k-1)l_C. \quad (3.14)$$

Portanto, para grandes valores de l , mais termos em (3.12) devem ser considerados no *ansatz*. A figura 3.2 ilustra a solução variacional, obtida resolvendo numericamente o sistema de EDOs gerado considerando os dois primeiros termos da série (3.12), isto é, $A_1 \sin(\pi y/l)$ e $A_3 \sin(3\pi y/l)$ e também considerando os três primeiros, isto é, adicionando o termo $A_5 \sin(5\pi y/l)$.

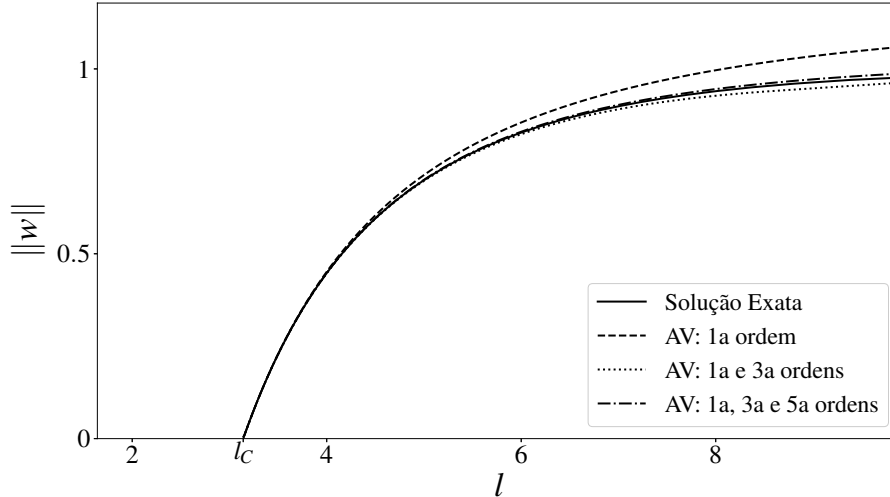


Figura 3.2: Densidade máxima da solução exata (linha sólida) *vs* soluções aproximadas, via AV, (diferentes linhas tracejadas) da equação de Fisher–Kolmogorov. O ponto destacado em l é o tamanho de *patch* crítico e coincide em ambas as soluções. O *ansatz* variacional com os três primeiros termos da série na equação (3.12) tem uma melhor aproximação para grandes valores de l .

Utilizando apenas o primeiro termo, recuperamos o resultado da figura 3.1. Enquanto, ao adicionar mais termos da serie são adicionados ao *ansatz*, temos que a aproximação no limite $l \rightarrow \infty$ fica mais próxima da solução exata.

Nesta seção lidamos com um exemplo bastante simples e explorado, e recuperamos resultados conhecidos além de ilustrar o comportamento das soluções obtidas via aproximação variacional em diferentes limites de l .

3.2 Efeito Allee

Agora exploramos um modelo de uma única espécie com efeito Allee [Allee, 1927]. Uma forma comum de se escrever um modelo para este fenômeno, considerando a estrutura espacial, é por meio da equação (3.15), conhecida como equação de Nagumo [Nagumo et al., 1962].

$$\begin{cases} \frac{\partial u}{\partial t} &= D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru \left(1 - \frac{u}{K}\right) \left(\frac{u}{a} - 1\right), \\ u(0, t) &= u(L, t) = 0, \\ u(x, 0) &= u_0(x), \end{cases} \quad (3.15)$$

onde r é a taxa de crescimento intrínseca, K é a capacidade suporte e a é a densidade populacional mínima para que a população se mantenha, D é a difusividade e L o tamanho do patch.

Definindo $\phi = a/K$, $l = \sqrt{r/D}L$ e as variáveis adimensionais: $\tau = (r/\phi)t$, $y = \sqrt{r/D}x$ e $w = u/K$. A equação (3.15) pode ser reescrita como

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial \tau} &= \phi \frac{\partial^2 w}{\partial y^2} + w(1-w)(w-\phi) \\ w(0, \tau) &= w(l, \tau) = 0 \\ w(y, 0) &= w_0(y), \end{cases} \quad (3.16)$$

O *ansatz* aqui é, novamente, dado por

$$w(\tau, y) = A(\tau) \sin\left(\frac{\pi y}{l}\right), \quad (3.17)$$

Aplicando o método de aproximação como antes, temos

$$0 = \int_0^l E(w) \delta w dy \quad (3.18)$$

$$0 = \int_0^l E\left(A(\tau) \sin\left[\frac{\pi y}{l}\right]\right) \sin\left[\frac{\pi y}{l}\right] \delta A dy \quad (3.19)$$

$$0 = \left[\dot{A} + \phi\left(\frac{\pi^2}{l^2} + 1\right)A\right] \int_0^l \sin^2\left(\frac{\pi y}{l}\right) \delta A dy + \quad (3.20)$$

$$(1 + \phi)A^2 \int_0^l \sin^3\left(\frac{\pi y}{l}\right) \delta A dy +$$

$$A^3 \int_0^l \sin^4\left(\frac{\pi y}{l}\right) \delta A dy,$$

que dá a seguinte equação diferencial

$$\dot{A} = -\phi\left(\frac{\pi^2}{l^2} + 1\right)A + \gamma(1 + \phi)A^2 - \frac{3}{4}A^3, \quad (3.21)$$

onde $\gamma = 8/3\pi$. A equação (3.21) tem os pontos fixos $A^* = 0$ e

$$A_{\pm}^* = \frac{2\gamma}{3}(1 + \phi) \pm \frac{2}{3}\sqrt{\gamma^2(1 + \phi)^2 - 3\phi\left(\frac{\pi^2}{l^2} + 1\right)}. \quad (3.22)$$

Os pontos fixos apresentados na equação (3.22) são positivos e viáveis se $l > l_C$, l_C o tamanho de *patch* crítico, sendo

$$l_C = \pi \sqrt{\frac{3\phi}{\gamma^2(1+\phi)^2 - 3\phi}}. \quad (3.23)$$

A estabilidade desses pontos fixos pode ser estudada por meio de

$$A(\tau) = A^* + \epsilon(\tau), \quad (3.24)$$

Onde $\epsilon(\tau)$ é uma pequena perturbação em torno de A^* . Mantendo apenas termo lineares em $\epsilon(\tau)$ na equação (3.21) encontramos que $A^* = 0$ é sempre estável, enquanto para $A^* = A_+^*$ temos

$$\dot{\epsilon} = -A_+^*(A_+^* - A_-^*)\epsilon, \quad (3.25)$$

$$\epsilon(\tau) = \exp(-A_+^*(A_+^* - A_-^*)\tau). \quad (3.26)$$

E, portanto, A_+^* é estável. De maneira análoga, obtemos que A_-^* é instável.

A relação entre $\|w\|$ e l é apresentada na figura 3.3 para as soluções exata e aproximadas via AV, na qual tomamos $\phi = 0.2$. A expressão aproximada para o tamanho de *patch* crítico é bastante precisa.

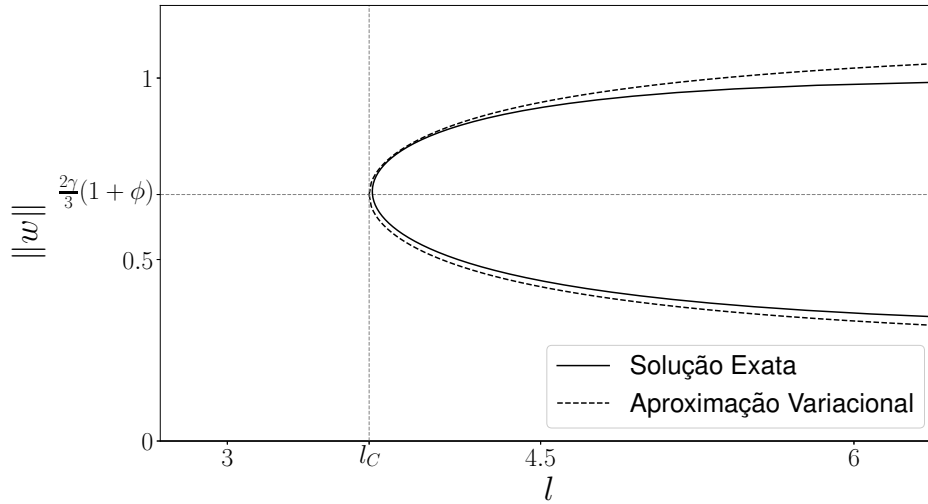


Figura 3.3: Comparando as soluções exata (linha sólida) e da AV (linha tracejada) para $\phi = 0.2$. Os pontos destacados nos eixos $\|w\|$ e l marcam onde a bifurcação entre A_+^* e A_-^* começa.

O resultado da figura 3.3 também é encontrado em Méndez et al. [2011], por meio do Método de Galerkin, neste exemplo e no de crescimento logístico é importante notar que as equações diferenciais ordinárias encontradas via ambos os métodos de aproximações coincidem. Enquanto o resultado exato disposto na figura 3.3 é apresentado e discutido em maior detalhe em Cantrell and Cosner [2004].

É possível também estabelecer uma relação entre o tamanho do *patch* e a constante ϕ . Resolvendo a equação (3.22) para l leva a

$$l = 2\pi \sqrt{\frac{\phi}{3A_+^* \gamma (1 + \phi) - 3(A_+^*)^2 - 4\phi}}. \quad (3.27)$$

O resultado obtido na equação (3.27) pode ser comparado a solução exata para diferentes valores de A_+^* e, conseqüentemente, $\|w\|$. A figura 3.4 mostra o resultado obtido.

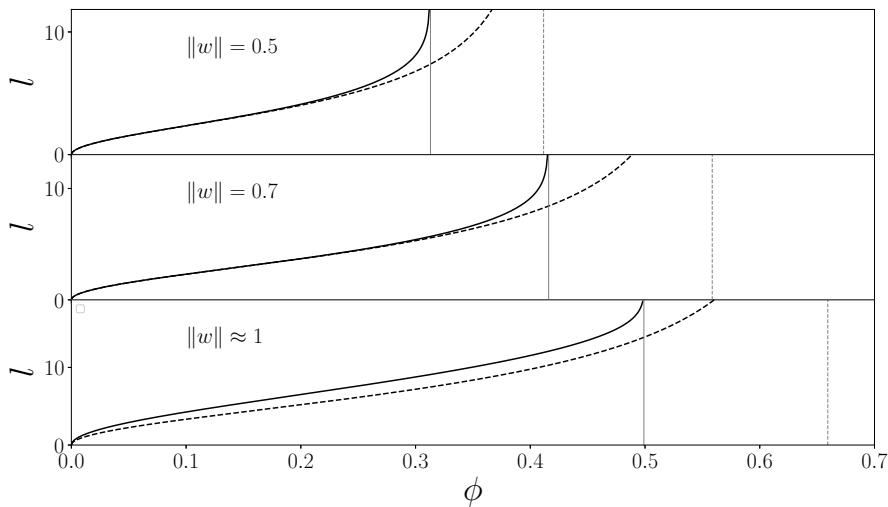


Figura 3.4: Um gráfico de l vs ϕ para diferentes valores de A_+^* e $\|w\|$. As curvas sólidas e tracejadas são obtidas da solução exata e da solução aproximada pela AV, respectivamente. O valor de $\|w\|$ (e A_+^*) aumenta de 0.5, no gráfico superior, até 1, no inferior. Em todos os três gráficos existe um valor crítico de ϕ para o qual $l \rightarrow \infty$, marcado com uma linha vertical sólida e tracejada para solução exata e aproximada, respectivamente.

Uma interpretação mais biológica do resultado na figura 3.4 é que para que uma população, sobre o efeito Allee com intensidade ϕ , cresça a ter um máximo $\|w\|$, existe um tamanho de *patch*, l , necessário. Quanto maior a

intensidade do efeito Allee, maior o *habitat* necessário, sendo que existe um valor de ϕ crítico para o qual nenhum tamanho l é suficiente, isto é, $l \rightarrow \infty$. A aproximação variacional prediz a existência desses valores, entretanto, este difere do exato e o erro cresce com $\|w\|$ pelos motivos ilustrados no exemplo de crescimento logístico.

3.3 Competição

Agora aplicamos o método de aproximação variacional a um modelo de competição entre duas espécies. Este modelo foi estudado em detalhe em [Cantrell and Cosner, 1993, 2004] e uma análise por meio de métodos numéricos pode ser encontrada em [Azevedo et al., 2012]. Escrevendo

$$\begin{cases} \frac{\partial u_1}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 u_1}{\partial x^2} + r_1 u_1 \left(1 - \left[\frac{u_1 + \beta_{12} u_2}{K_1} \right] \right) \\ \frac{\partial u_2}{\partial t} &= D_2 \frac{\partial^2 u_2}{\partial x^2} + r_2 u_2 \left(1 - \left[\frac{u_2 + \beta_{21} u_1}{K_2} \right] \right) \\ u_i(0, t) &= u_i(L, t) = 0 \\ u_i(x, 0) &= u_i^{(0)}(x) \end{cases} \quad (3.28)$$

Onde r_i , K_i são as taxas de crescimento intrínsecas e as capacidades suportes da espécie i , respectivamente, enquanto β_{ij} são constantes positivas que medem o efeito da competição da espécie j na espécie i . Definindo as variáveis adimensionais $\tau = r_1 t$, $w_i = u_i/K_i$ e $y = \sqrt{r_1/D_1}x$, o modelo pode ser escrito como

$$\begin{cases} \frac{\partial w_1}{\partial \tau} &= \frac{\partial^2 w_1}{\partial y^2} + w_1(1 - w_1 - a_{12}w_2) \\ \frac{\partial w_2}{\partial \tau} &= D \frac{\partial^2 w_2}{\partial y^2} + r w_2(1 - w_2 - a_{21}w_1) \\ w_i(0, t) &= w_i(l, t) = 0 \\ w_i(x, 0) &= w_i^{(0)}(x) \end{cases} \quad (3.29)$$

Onde $l = \sqrt{r_1/D_1}L$, $D = D_2/D_1$, $r = r_2/r_1$ e $a_{ij} = \beta_{ij}K_j/K_i$. Agora, definindo

$$E_1(w_1, w_2) = \frac{\partial w_1}{\partial \tau} - \frac{\partial^2 w_1}{\partial y^2} - w_1(1 - w_1 - a_{12}w_2), \quad (3.30)$$

$$E_2(w_1, w_2) = \frac{\partial w_2}{\partial \tau} - D \frac{\partial^2 w_2}{\partial y^2} - rw_2(1 - w_2 - a_{21}w_1), \quad (3.31)$$

aplicamos o método de aproximação

$$\int_0^l E_1(w_1, w_2) \delta w_1 dy = 0, \quad (3.32)$$

$$\int_0^l E_2(w_1, w_2) \delta w_2 dy = 0. \quad (3.33)$$

Linearizando $(w_1, w_2) \approx (0, 0)$ leva a um par de equações lineares desacopladas, cujas soluções espaciais são senos. Por esse motivo, nosso par de *ansätze* é

$$w_i(\tau, y) = A_i(\tau) \sin\left(\frac{\pi y}{l}\right), \quad (3.34)$$

A integração dessas equações é bastante semelhante a do modelo logístico, e leva ao sistema de EDOs da equação (3.35), abaixo

$$\begin{cases} \dot{A}_1 = A_1 \left(1 - \frac{\pi^2}{l^2} - \frac{8}{3\pi}(A_1 + a_{12}A_2)\right), \\ \dot{A}_2 = rA_2 \left(1 - \frac{D\pi^2}{rl^2} - \frac{8}{3\pi}(A_2 + a_{21}A_1)\right) \end{cases} \quad (3.35)$$

Esse sistema pode ser simplificado ainda mais. Definindo $l_1 = \pi$ e $l_2 = \pi\sqrt{D/r}$ e tomando

$$\widetilde{A}_i = \frac{8}{3\pi} \frac{l^2}{l^2 - l_i^2} A_i, \quad (3.36)$$

ficamos com

$$\begin{cases} \dot{A}_1 = \left(\frac{l^2 - l_1^2}{l^2}\right) A_1 (1 - A_1 - a_{12}\lambda(l)A_2), \\ \dot{A}_2 = r \left(\frac{l^2 - l_2^2}{l^2}\right) A_2 \left(1 - A_2 - \frac{a_{21}}{\lambda(l)}A_1\right). \end{cases} \quad (3.37)$$

Onde não mantivemos os \widetilde{A}_i na notação afim de não sobrecarregá-la. Além disso, definimos

$$\lambda(l) = \frac{l^2 - l_2^2}{l^2 - l_1^2}. \quad (3.38)$$

As equações obtidas são as mesmas de um modelo de competição do tipo Lotka-Volterra sem estrutura espacial, sendo os coeficientes de competição funções de l , isto é, o espaço aparece como modulador da interação entre as duas espécies.

Considerando a região $l_1, l_2 < l$, encontramos os pontos fixos usuais

$$A_1^* = 0 \quad \text{e} \quad A_2^* = 0 \quad (3.39)$$

$$A_1^* = 1 \quad \text{e} \quad A_2^* = 0 \quad (3.40)$$

$$A_1^* = 0 \quad \text{e} \quad A_2^* = 1 \quad (3.41)$$

$$A_1^* = \frac{1 - a_{12}\lambda(l)}{1 - a_{12}a_{21}} \quad \text{e} \quad A_2^* = \frac{1 - \frac{a_{21}}{\lambda(l)}}{1 - a_{12}a_{21}}. \quad (3.42)$$

É importante notar que podemos encontrar casos de inversão competitiva, isto é, casos em que a população dominante no modelo sem estrutura espacial passa a ser competitivamente mais fraca devido a efeitos espaciais que, aqui, estão incorporadas no fato de $\lambda(l)$ estar presente no ponto fixo de coexistência e nos coeficientes de competição. Um exemplo seria que, para o conjunto de parâmetros $a_{12} > 1$ e $a_{21} < 1$, que indicaria a exclusão da espécie 1 no caso sem espaço, pode tornar-se um de coexistência para determinadas regiões de l .

Faremos a análise para o caso $l_1 < l_2$, se $l_2 < l_1$ os tópicos que serão discutidos abaixo precisam apenas ser invertidos ($1 \leftrightarrow 2$). Claramente, para $l_1 < l < l_2$, apenas a espécie 1 sobrevive, dado que neste intervalo de l , a espécie 2 não é capaz de se estabelecer mesmo na ausência da espécie 1. Explorando valores de l , tal que $l > l_2$, podemos encontrar, analisando a estabilidade dos pontos fixos em (3.39-3.42), quatro configurações possíveis:

1. Coexistência estável

$$a_{12}\lambda(l) < 1 \quad (3.43)$$

$$\frac{a_{21}}{\lambda(l)} < 1. \quad (3.44)$$

2. Espécie 1 elimina espécie 2

$$a_{12}\lambda(l) < 1 \quad (3.45)$$

$$\frac{a_{21}}{\lambda(l)} > 1. \quad (3.46)$$

3. Espécie 2 elimina espécie 1

$$a_{12}\lambda(l) > 1 \quad (3.47)$$

$$\frac{a_{21}}{\lambda(l)} < 1. \quad (3.48)$$

4. Biestabilidade

$$a_{12}\lambda(l) > 1 \quad (3.49)$$

$$\frac{a_{21}}{\lambda(l)} > 1. \quad (3.50)$$

Agora analisamos o caso $a_{12}, a_{21} < 1$. Neste, a coexistência entre as duas espécies só é possível se $a_{21} < \lambda(l) < (a_{12})^{-1}$. Uma vez que $\lambda(l) < 1 < (a_{12})^{-1} \forall l$, precisamos apenas resolver $\lambda(l_{C2}) = a_{21}$, obtendo

$$l_{C2} = \sqrt{\frac{l_2^2 - a_{21}l_1^2}{1 - a_{21}}}, \quad (3.51)$$

para definir l_{C2} como o tamanho de *patch* crítico da espécie 2 na presença da espécie 1, já que abaixo desse valor de l , a espécie 1 sempre elimina a espécie 2. A terceira e quarta configurações não podem ser satisfeitas para nenhum valor de l , veja que $\lambda(l) < (a_{12})^{-1}$ para $l > l_1$. Uma visão esquemática de quais configurações são possíveis neste caso é apresentada na figura 3.5, onde plotamos $\lambda(l)$, $(a_{12})^{-1}$ e a_{21}

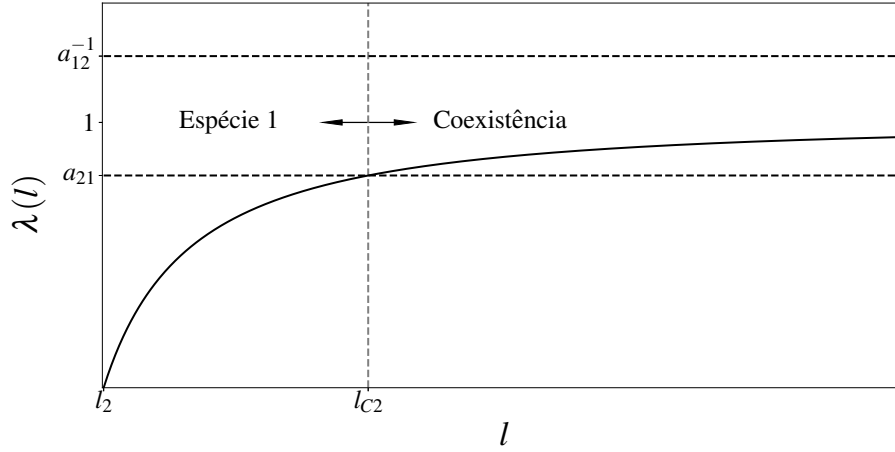


Figura 3.5: Gráfico esquemático das possíveis configurações para o caso $a_{12}, a_{21} < 1$ com $l_1 < l_2$. Para $l > l_{C2}$ tem-se coexistência, enquanto para $l < l_{C2}$ apenas a espécie 1 sobrevive no *patch*.

Encontrando a solução estacionária numericamente, computando as densidades máximas obtidas para cada l e comparando com a solução obtida por meio da aproximação variacional, obtemos o gráfico da figura 3.6, na qual é possível observar a precisão da aproximação para encontrar os valores de *patch* crítico, além fornecer o comportamento qualitativo do modelo original. Para a figura, utilizamos o conjunto de parâmetros $a_{12} = a_{21} = 0.5$, $D = 0.8$ e $r = 1.2$.

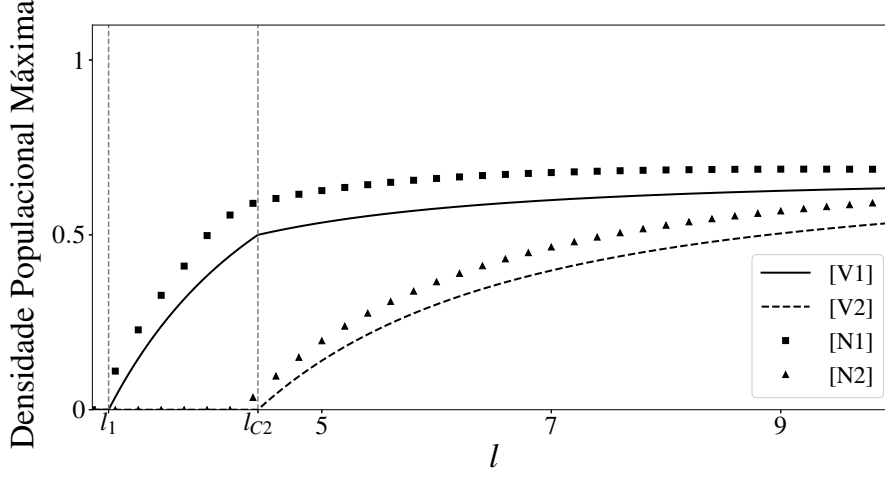


Figura 3.6: Soluções numéricas e por meio da AV para $a_{12} = a_{21} = 0.5$, $D = 0.8$, $r = 1.2$ e $l_1 < l_2$. Quadrados e triângulos pretos são as soluções numéricas para as espécies 1 e 2 respectivamente, enquanto as linhas sólida e tracejada são as soluções variacionais para espécie 1 e 2, respectivamente. Os tamanhos de *patch* críticos l_1 e l_{C2} estão destacados no eixo l

Consideramos o caso $a_{21} < 1 < a_{12}$. Agora existem duas possibilidades: $a_{12}a_{21} < 1$ ou $a_{12}a_{21} > 1$, trataremos a primeira por enquanto. Analisando as quatro configurações possíveis e os pontos em que a_{12}^{-1} se cruza com $\lambda(l)$ e $\lambda(l)$ com a_{21} na figura 3.7, vemos que em $l_1 < l < l_{C2}$ apenas a espécie 1 sobrevive, pois $\lambda(l) < \min\{a_{21}, a_{12}^{-1}\}$ nessa região, enquanto para $l_{C2} < l < l_{E1}$ ambas espécies coexistem, pois $a_{21} < \lambda(l) < a_{12}^{-1}$, onde

$$l_{E1} = \sqrt{\frac{a_{12}l_2^2 - l_1^2}{a_{12} - 1}} \quad (3.52)$$

é o tamanho de *patch* para qual a população 1 vai a extinção, e portanto a espécie 2 elimina a espécie 1 em $l > l_{E1}$, uma vez que $\lambda(l) > \max\{a_{21}, a_{12}^{-1}\}$.

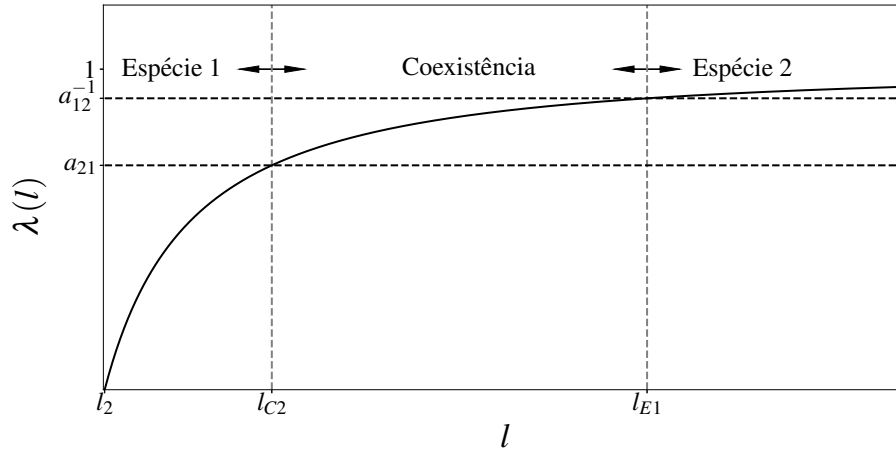


Figura 3.7: Gráfico esquemático das possíveis configurações devido ao espaço, l , para $a_{21} < 1 < a_{12}$, $a_{12}a_{21} < 1$ e $l_1 < l_2$. Na região $l_1 < l < l_{C_2}$ apenas espécie 1 está presente no ambiente, para $l_{C_2} < l < l_{E_1}$ temos coexistência, enquanto em $l_{E_1} < l$, a espécie 2 elimina 1.

Uma comparação entre o resultado numérico e o variacional é apresentada na figura 3.8, obtida utilizando o conjunto de parâmetros $a_{12} = 1.1$, $a_{21} = 0.5$, $D = 0.8$ e $r = 1.2$. O resultado presente em Cantrell and Cosner [1993, 2004] prevê, via linearização, que para $l > l_{C_2}$ ambas as espécies coexistem. Todavia, essa técnica não é capaz de acessar o regime não linear do modelo.

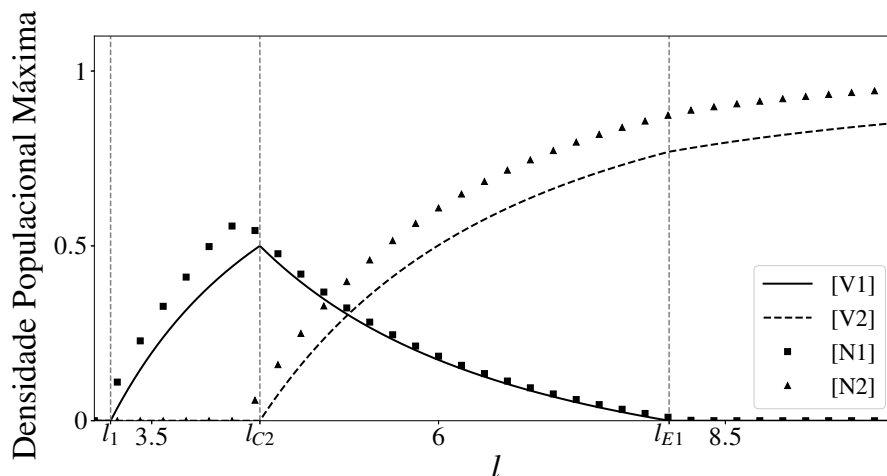


Figura 3.8: Soluções numéricas e obtidas via AV para $a_{12} = 1.1$, $a_{21} = 0.5$, $D = 0.8$, $r = 1.2$ e $l_1 < l_2$. Quadrados e triângulos negros são para soluções numéricas da espécie 1 e 2, respectivamente, enquanto as linhas sólidas e tracejadas são as soluções variacionais para espécie 1 e 2 respectivamente.

É importante notar na figura 3.8 a inversão competitiva entre as espécies. No limite de $l \rightarrow \infty$ a espécie 2 tem vantagem competitiva sobre 1, entretanto, como a espécie 2 explora o espaço com menos eficiência, isto é, $l_2 > l_1$, em uma certa região de valores de l observamos a dominância da espécie 1 sobre a espécie 2. Outros resultados para este modelo estão presentes em Cantrell et al. [1998] e Azevedo et al. [2012]. No primeiro destes estudos, encontra-se que a espécie 1 é capaz de invadir o território na presença da espécie 2 mesmo para $l \rightarrow \infty$, levando então a conclusão que há coexistência entre as espécies nesse limite. Já em Azevedo et al. [2012], uma análise via soluções numéricas mostra que a densidade máxima da espécie 1 decai rapidamente conforme a área do *patch* aumenta, deixando essa espécie em risco. Aqui, a solução aproximada prevê a extinção da espécie 1, pode-se argumentar que níveis de densidade populacionais muito baixos podem significar extinção em termos práticos e então o resultado obtido é de grande valia, pois fornece expressões analíticas tanto para o ponto fixo de coexistência quanto para o valor de l no qual a espécie 1 é extinta (ou entra em risco de extinção), l_{E1} .

O caso $a_{21} < 1 < a_{12}$ com $a_{21}a_{12} > 1$ é tratado agora. Neste, a região de coexistência nas figuras 3.7 e 3.8 torna-se uma região de biestabilidade. Esta região se inicia em l_{Bi} e termina em l_{Bf} sendo:

$$l_{Bi} = \sqrt{\frac{a_{12}l_2^2 - l_1^2}{a_{12} - 1}} \text{ e } l_{Bf} = \sqrt{\frac{l_2^2 - a_{21}l_1^2}{1 - a_{21}}}. \quad (3.53)$$

Essa mudança ocorre pois $a_{12}a_{21} > 1 \implies a_{12}^{-1} < a_{21}$, e então a condição $a_{12}^{-1} < \lambda(l) < a_{21}$ é satisfeita na região $l_{Bi} < l < l_{Bf}$, como ilustrado na figura 3.9.

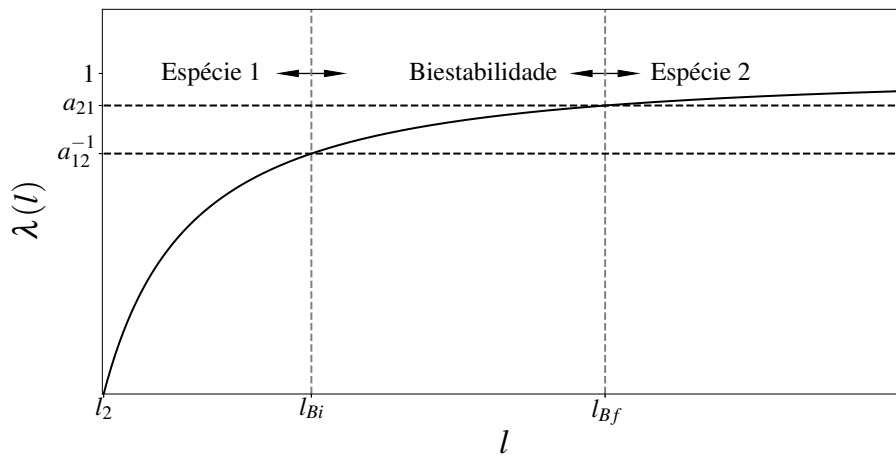


Figura 3.9: Um gráfico esquemático das possíveis configurações devido ao espaço, l , com $a_{21} < 1 < a_{12}$, $a_{12}a_{21} > 1$ e $l_1 < l_2$. Apenas a espécie 1 sobrevive em $l < l_{Bi}$, para $l_{Bi} < l < l_{Bf}$ biestabilidade é encontrada, enquanto em $l_{Bf} < l$ a espécie 2 elimina 1

A figura 3.10 traz a comparação entre o resultado numérico e o obtido via AV, sendo os parâmetros utilizados para a solução numérica $a_{12} = 1.333$, $a_{21} = 0.9$, $D = 0.8$ e $r = 1.2$. Este resultado mostra que não é possível que uma espécie invada o habitat na presença da outra, portanto não há possibilidade de coexistência nessa região de parâmetros de l .

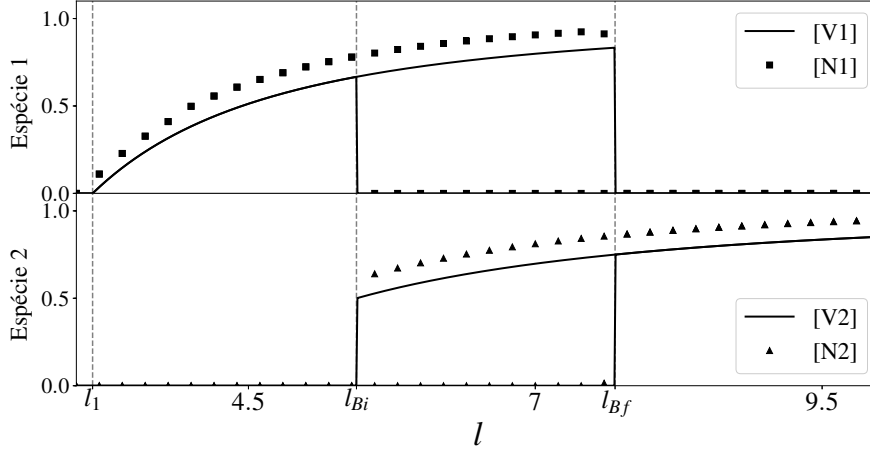


Figura 3.10: Soluções numéricas e variacionais com $a_{12} = 1.333$, $a_{21} = 0.9$, $D = 0.8$, $r = 1.2$ e $l_1 < l_2$. O gráfico superior apresenta a densidade máxima da espécie 1, enquanto o inferior da espécie 2, quadrados e triângulos negros representam a solução numérica enquanto a linha sólida traz o resultado variacional. Em destaque no eixo l estão l_{Bi} e l_{Bf} , delimitantes da região de biestabilidade.

O último caso que exploraremos aqui é $a_{12}, a_{21} > 1$. Observando a figura 3.11 concluímos que a espécie 1 elimina a 2 em $l < l_{Bi}$, uma vez que $\lambda(l) < \min\{a_{21}, a_{12}^{-1}\}$ nessa região, enquanto em $l > l_{Bi}$ encontramos biestabilidade, já que $a_{12}^{-1} < \lambda(l) < a_{21}$.

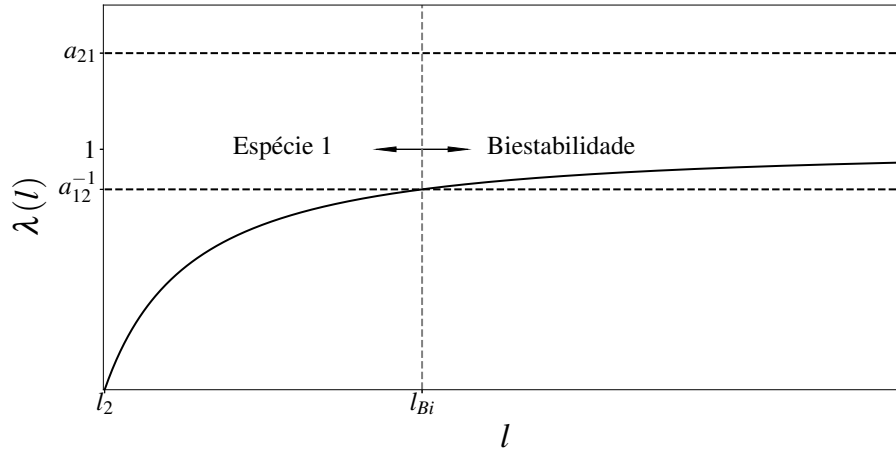


Figura 3.11: Um gráfico esquemático das possíveis configurações devido ao espaço, l , quando $a_{21} < 1 < a_{12}$, $a_{12}a_{21} > 1$ e $l_1 < l_2$. O ponto l_{Bi} demarca o início da região de biestabilidade

Os resultados deste último caso são mostrados na figura 3.12, no qual o conjunto de parâmetros utilizado foi $a_{12} = 1.2$, $a_{21} = 1.4$, $D = 0.8$ e $r = 1.2$. Nesta figura (3.12) e na última (3.10), fomos capazes de estabelecer regiões de biestabilidade e determinar os limites dessas regiões em termos de parâmetros do modelo. Estes são resultados novos, proporcionados pelo método de aproximação utilizado. As expressões obtidas para os limites do regime biestável aproximam-se muito aos pontos obtidos numericamente.

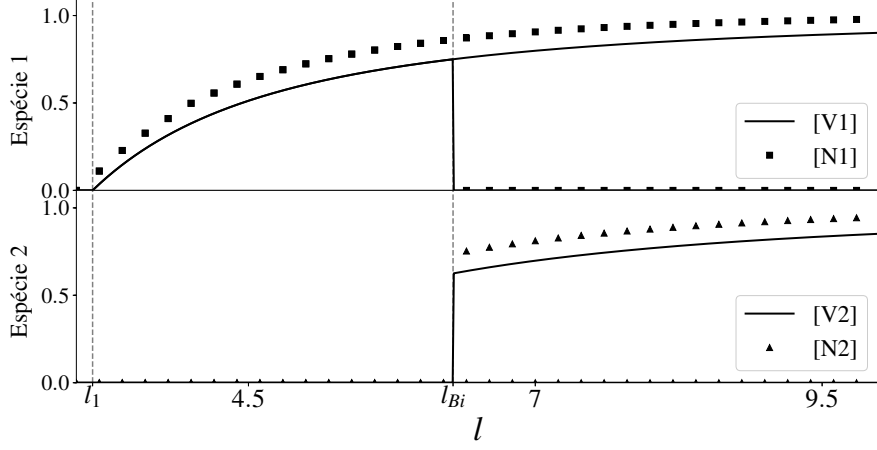


Figura 3.12: Soluções numéricas (quadrados e triângulos pretos) e por meio da AV (linhas sólidas) para $a_{12} = 1.2$, $a_{21} = 1.4$, $D = 0.8$, $r = 1.2$, e $l_1 < l_2$. O gráfico superior traz os resultados para a espécie 1 enquanto o inferior para espécie 2. Em $l > l_{Bi}$ encontramos a região de biestabilidade devido a l .

Ainda há o caso $a_{12} < 1$ e $a_{21} > 1$, mas este é bastante trivial: Somente a espécie 1 sobrevive nestas condições, uma vez que esta, além de ser melhor em explorar o espaço, também tem vantagem competitiva sobre a espécie 2.

3.4 Mutualismo

Agora consideramos um modelo entre duas espécies mutualistas. Este exemplo foi estudado em [Holland et al., 2002] sem estrutura espacial e em [Morozov et al., 2008] uma análise sobre a formação de padrões é apresentada. Aqui estamos interessados no caso de habitat finito, que é pouco estudado na literatura atual. Considere a equação (3.54) abaixo

$$\begin{cases} \frac{\partial u_1}{\partial t} &= D_1 \frac{\partial^2 u_1}{\partial x^2} + \frac{a_1 u_1 u_2}{1 + \gamma_1 u_1 + \gamma_2 u_2} - \delta_1 u_1 - \frac{u_1^2}{K} \\ \frac{\partial u_2}{\partial t} &= D_2 \frac{\partial^2 u_2}{\partial x^2} + \frac{a_2 u_1 u_2}{1 + \gamma_1 u_1 + \gamma_2 u_2} - \delta_2 u_2 \\ u_i(0, t) &= u_i(L, t) = 0 \\ u_i(x, 0) &= u_i^{(0)}(x) \end{cases} \quad (3.54)$$

A resposta funcional considerada na equação (3.54) satura com ambas as espécies, como em [Weisbuch and Duchateau, 1993]. As constantes a_i são as taxas de conversão da interação benéfica entre ambas as espécies em novos indivíduos, γ_i tem dimensões u_i^{-1} e determina como a resposta funcional mutualística satura com a espécie i , $i = 1, 2$. As taxa de mortalidade são δ_i . É importante ressaltar que \bar{K} , a constante no termo quadrático de competição intraespecífica, tem a dimensão de $u_1 t$ e, portanto, as variáveis adimensionais escolhidas são $u_i = w_i/\delta_1 \bar{K}$, $y = x\sqrt{\delta_1/D_1}$ e $\tau = \delta_1 t$. Assim, temos

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial w_1}{\partial \tau} = \frac{\partial^2 w_1}{\partial y^2} + \frac{r_1 w_1 w_2}{1 + \phi_1 w_1 + \phi_2 w_2} - w_1 - w_1^2 \\ \frac{\partial w_2}{\partial \tau} = D \frac{\partial^2 w_2}{\partial y^2} + \frac{r_2 w_1 w_2}{1 + \phi_1 w_1 + \phi_2 w_2} - \delta w_2 \\ w_i(0, \tau) = w_i(l, \tau) = 0 \\ w_i(y, 0) = w_i^{(0)}(y) \end{array} \right. \quad (3.55)$$

Onde $D = D_2/D_1$, $r_i = a_i \bar{K}$, $\phi_i = \gamma_i \delta_1 \bar{K}$ e $\delta = \delta_2/\delta_1$. E o tamanho do habitat em y é $l = L\sqrt{\delta_1/D_1}$.

Aplicar o método de aproximação variacional, com exceção do termo mutualista, é bastante semelhante ao realizado no exemplo de crescimento logístico. Nosso *ansatz* é

$$w_i(\tau, y) = A_i(\tau) \sin\left(\frac{\pi y}{l}\right), \quad (3.56)$$

e leva ao seguinte sistema de EDOs

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{A}_1 = r_1 A_1 A_2 f(\phi_1 A_1 + \phi_2 A_2) - \mu_1 A_1 - \frac{8}{3\pi} A_1^2, \\ \dot{A}_2 = r_2 A_1 A_2 f(\phi_1 A_1 + \phi_2 A_2) - \delta \mu_2 A_2. \end{array} \right. \quad (3.57)$$

Onde f é dado por

$$f(\omega) = \int_0^l \frac{\sin^3\left(\frac{\pi y}{l}\right)}{1 + \omega \sin\left(\frac{\pi y}{l}\right)} dy, \quad (3.58)$$

e realizando a integração obtemos

$$f(\omega) = \begin{cases} \frac{1}{\omega} - \frac{4}{\pi\omega^2} + \frac{2}{\omega^3} - \frac{2}{\omega^3\sqrt{1-\omega^2}} + \frac{4}{\pi\omega^3\sqrt{1-\omega^2}} \arctan\left(\frac{\omega}{\sqrt{1-\omega^2}}\right) & \omega < 1 \\ \frac{1}{\omega} - \frac{4}{\pi\omega^2} + \frac{2}{\omega^3} - \frac{2}{\pi\omega^3\sqrt{\omega^2-1}} \ln\left(\frac{\omega+\sqrt{\omega^2-1}}{\omega-\sqrt{\omega^2-1}}\right) & \omega \geq 1. \end{cases} \quad (3.59)$$

As constantes μ_i na equação (3.57) são:

$$\mu_1 = 1 + \frac{\pi^2}{l^2}, \quad (3.60)$$

$$\mu_2 = 1 + \frac{D\pi^2}{\delta l^2} \quad (3.61)$$

Então, encontrar os pontos fixos não nulos da equação (3.57) consiste em resolver o seguinte sistema de equações

$$\frac{\delta\mu_2}{r_2} = A_1^* f(\alpha(l)A_1^* + \beta(l)A_1^{*2}), \quad (3.62)$$

$$A_2^* = \frac{\alpha(l) - \phi_1}{\phi_2} A_1^* + \frac{\beta(l)}{\phi_2} A_1^{*2}, \quad (3.63)$$

onde a primeira é uma equação transcendental e definimos

$$\alpha(l) = \phi_1 + \phi_2 \frac{r\mu_1}{\delta\mu_2}, \quad (3.64)$$

$$\beta(l) = \phi_2 \frac{8}{3\pi} \frac{r}{\delta\mu_2}, \quad (3.65)$$

e $r = r_2/r_1$. Agora, analisando as equações (3.62) e (3.63) encontramos que no limite de $l \rightarrow 0$ não existem pontos fixos não nulos, pois

$$\lim_{l \rightarrow 0} \mu_2 = \infty, \quad (3.66)$$

enquanto

$$\lim_{l \rightarrow 0} \alpha(l) = \phi_1 + \phi_2 \frac{r}{D}, \quad (3.67)$$

$$\lim_{l \rightarrow 0} \beta(l) = 0. \quad (3.68)$$

Portanto, como $A_1 f(\alpha(0)A_1)$ é bem comportada e contínua para todos os valores de A_1 , isto é, $A_1 f(\alpha(0)A_1) < \infty \forall A_1$ e sua derivada existe e é também contínua para todo valor de A_1 , então nenhum ponto fixo que não o $(0, 0)$ existe para $l \rightarrow 0$. Este é o quão longe chegamos analiticamente nesse problema, uma vez que encontrar o valor de l para o qual existe exatamente uma solução para a equação (3.62), isto é, achar o tamanho crítico de *patch*, envolve encontrar o máximo de $A_1 f(\alpha(l)A_1 + \beta(l)A_1^2)$ com respeito a A_1 , o que leva a outra equação transcendental.

Devido a essa dificuldade em encontrar resultados analíticos para o tamanho de *patch* crítico l_c , e as densidades máximas A_1^* e A_2^* , seguimos para uma análise gráfica. Definindo $\Omega = \alpha(l)A_1^* + \beta(l)A_1^{*2}$, $l \neq 0$, então a equação (3.62) fica:

$$\frac{\delta\mu_2}{r_2} = \left(\sqrt{\frac{\alpha(l)}{\beta(l)} + \frac{\Omega^2}{4\beta(l)}} - \frac{\Omega}{2\beta(l)} \right) f(\Omega) = F(\Omega). \quad (3.69)$$

A figura 3.13 contém uma representação gráfica das soluções para a equação (3.69) para diferentes valores de l . Para $l < l_c$, não existem soluções que não $A_1^* = A_2^* = 0$, para $l = l_c$ existe apenas um ponto em que $F(\Omega)$ e $\delta\mu_2/r_2$ se interceptam, portanto, existe exatamente uma solução não nula, enquanto para $l > l_c$ a reta $\delta\mu_2/r_2$ intercepta $F(\Omega)$ em dois pontos distintos e temos duas soluções não nulas possíveis.

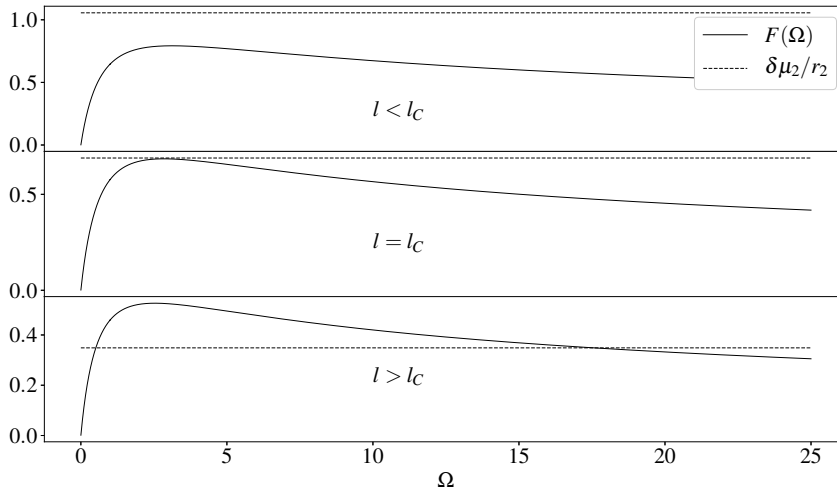


Figura 3.13: Soluções gráficas da equação 3.69. Para $l < l_c$ encontramos apenas a solução nula. Para $l = l_c$ existe uma única solução, enquanto em $l > l_c$ duas soluções são encontradas.

Agora podemos analisar quão bem a aproximação variacional se compara a solução numérica do problema, resultado mostrado na figura 3.14, construído utilizando os parâmetros $r_1 = 1$, $r_2 = 4$, $\phi_1 = 0.5$ e $\phi_2 = 1$, $\delta = 2$ e $D = 2$.

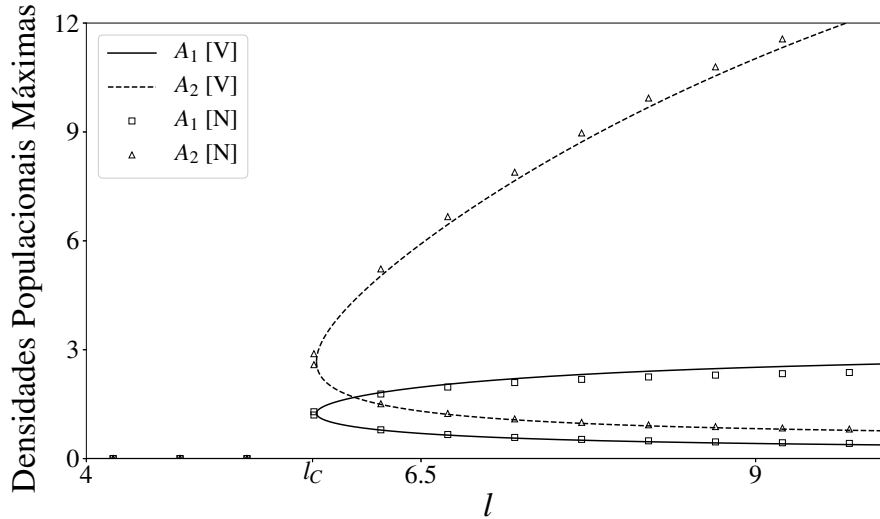


Figura 3.14: Linhas sólidas e tracejadas são as soluções da aproximação variacional para a espécie 1 e 2, respectivamente. Quadrados e triângulos brancos são as soluções numéricas para a espécie 1 e 2, respectivamente. Os parâmetros usados são $r_1 = 1$, $r_2 = 4$, $\phi_1 = 0.5$ e $\phi_2 = 1$, $\delta = 2$ e $D = 2$

Na figura 3.14 vemos a formação de uma região de biestabilidade a partir de l_C , é importante notar que como as espécies são mutualistas obrigatória ambas tem o mesmo valor de l_C . Nesta região de biestabilidade, a linha inferior traz os pontos fixos instáveis e separa o ponto fixo nulo do ponto fixo estável representado pela linha superior, de acordo com a aproximação variacional. Para essa análise de estabilidade, resolvemos o sistema de EDOs da equação (3.57) numericamente colocando as condições iniciais próximas a esses pontos fixos e verificando se a solução do sistema convergia ou divergia desses pontos.

Capítulo 4

Conclusões

Os resultados sugerem que o método variacional pode ser usado para estudos preliminares de modelos espacialmente estruturados, fornecendo precisão razoável e, em casos mais simples, expressões analíticas que permitem uma análise sobre a relevância dos parâmetros levados em consideração na formulação do modelo. O método tem a aplicação bastante simples, reduzindo o problema de solucionar uma equação diferencial parcial a diversas integrações e solução de equações diferenciais ordinárias.

Todavia, a complexidade das equações diferenciais ordinárias pode inviabilizar a obtenção de expressões analíticas, tal como no exemplo do mutualismo. A complexidade das EDOs obtidas depende das formas funcionais escolhidas para o modelo e do *ansatz* proposto.

Nos casos de efeito Allee e mutualismo o método variacional se torna uma alternativa interessante, permitindo estudar o regime não linear desses modelos. A linearização em torno da solução estacionária trivial, isto é, nula, sempre leva a estabilidade, uma vez que os sistemas são biestáveis.

A aproximação variacional fornece novos resultados para o modelo de competição. Fomos capazes de obter valores de tamanho *patch* para os quais a dinâmica do modelo muda de maneira expressiva, incluindo até mesmo a exploração de regiões de biestabilidade do modelo, que as técnicas de linearização não são capazes de acessar e também resgatamos o processo de inversão competitiva observada em Cantrell and Cosner [1993] e Azevedo et al. [2012].

É importante retomar, dos exemplos de efeito Allee e mutualismo, o conceito de biestabilidade. Em ambos os exemplos tem-se dois pontos fixos estáveis possíveis: O de extinção e o de permanência das populações. Suponha agora, que em algum desses exemplos, o tamanho do *habitat* seja reduzido a valores menores que L_C , levando as populações à extinção local. Para recuperar essas espécies, além de reestabelecer o *habitat* ao seu tamanho original é necessário reintroduzir um número de indivíduos maior do que o valor de-

terminado pelos pontos fixos instáveis, gerando assim uma dificuldade maior na recuperação dessas espécies. Além disso, muitas espécies mutualistas são fundamentais para manutenção de outras relações tróficas, por exemplo, a dispersão de sementes e pólen, que cooperam para que mais vegetação nasça, que por sua vez poderá servir de alimento para herbívoros que vivem no mesmo *habitat* [Lundberg and Moberg, 2003].

Os resultados aqui levam em conta a redução do *habitat* e tentamos estabelecer uma ponte com a degradação do ambiente, entretanto, na maior parte das vezes, a degradação se dá de maneira bastante distinta, podendo fragmentar *habitats* e não só os reduzindo. Isso também pode ser modelado em uma ou duas dimensões, e o método pode ser aplicado também nesses casos. A perspectiva é bastante otimista para casos simples, visto os resultados obtidos aqui, e planejamos expandir a aplicabilidade do método para outros exemplos mais complexos, como domínios bidimensionais de geometria arbitrária e/ou heterogêneos.

Dentro da perspectiva de explorar modelos em domínios bidimensionais, uma dificuldade é encontrar as autofunções do operador laplaciano para qualquer geometria. Pretendemos, entretanto, estudar a viabilidade de transformações conformes que levem o domínio de geometria arbitrária para um círculo, por exemplo, no qual sabemos as autofunções do operador laplaciano, que podem servir de *ansatz* para o método de aproximação.

Os problemas de domínios heterogêneos podem ser tratados de diferentes maneiras. Em Shigesada et al. [1986], por exemplo, o espaço em que uma espécie vive é formado por dois tipos distintos de *patches*, um mais favorável a reprodução e outro menos, dispostos alternadamente sobre a reta real, um exemplo dessa abordagem para o efeito Allee pode ser encontrado em Maciel and Lutscher [2015]. Outra alternativa é considerar que os parâmetros como capacidade suporte e difusividade são funções contínuas e bem comportadas das variáveis espaciais, que, para o método de aproximação proposto aqui, o maior desafio talvez seja determinar um *ansatz* apropriado, uma vez que pelo processo de integração essas funções devem se tornar novas constantes.

Além dos problemas causados por fragmentação e redução do *habitat* existem também problemas emergentes devido ao aumento do *habitat*, também causado por ações humanas. Em comunidades do Ártico, por exemplo, devido ao aquecimento global, diversos *habitats*, principalmente lagos, tornam-se maiores, seja porque a cobertura de gelo torna-se cada vez menor, seja porque a temperatura da água aumenta, fazendo com que espécies possam ocupar diferentes níveis de profundidade [Smol et al., 2005, Douglas et al., 1994]. Podemos fazer pequenas comparações deste processo com o exemplo de competição. Em um determinado intervalo de tamanhos de *patch*, l , para o caso $a_{21} < 1 < a_{12}$, existe coexistência entre as espécies. Essa coexistência

é mediada pelo espaço, pois, para valores pequenos de l , a espécie 1 é mais abundante do que a 2, pois $l_1 < l_2$, já para valores maiores de l o quadro se inverte, e a espécie 2 passa a ser a dominante, levando a espécie 1 para níveis populacionais muito baixos, chegando a l_{E1} , onde, na prática, temos a extinção dessa espécie. Tal como no mutualismo, muitas vezes, interações de competição entre diferentes espécies podem influenciar em diferentes cadeias tróficas, levando a alterações no ecossistema, veja, para um exemplo específico de competição e mudança de ecossistemas no ártico, Sahade et al. [2015].

Os modelos estudados aqui permitem uma visão qualitativa e geral de seus respectivos sistemas ecológicos. Claramente, para conclusões assertivas sobre sistemas reais é necessário um levantamento de dados e de todas as relações ecológicas inter e intraespecíficas de relevância. Aqui, a partir dos resultados buscamos pequenas conexões que ilustram a importância de estudos teóricos na área, e também destacamos a viabilidade de se obter, por meio do método de aproximação variacional, expressões analíticas para valores de l críticos, que, juntamente com o fato de permitir a análise do regime não linear dos modelos, é uma das grandes vantagens do método.

Bibliografia

- Warder Clyde Allee. Animal aggregations. *The Quarterly Review of Biology*, 2(3):367–398, 1927.
- PS Ashton. Soulé me (ed.) 1986. conservation biology. the science of scarcity and diversity. sinauer associates, inc., sunderland (mass.). 584 pages. isbn 0-87893-795-1. price:£ 23.00 (paperback). *Journal of Tropical Ecology*, 4 (1):91–92, 1988.
- F Azevedo, Roberto André Kraenkel, and DJ Pamplona da Silva. Competitive release and area effects. *Ecological complexity*, 11:154–159, 2012.
- Juan Belmonte-Beitia, Gabriel F Calvo, and Victor M Perez-Garcia. Effective particle methods for fisher–kolmogorov equations: theory and applications to brain tumor dynamics. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 19(9):3267–3283, 2014.
- Luděk Berc, Elena Angulo, and Franck Courchamp. Multiple allee effects and population management. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(4):185–191, 2007.
- Robert Stephen Cantrell and Chris Cosner. Should a park be an island? *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 53(1):219–252, 1993.
- Robert Stephen Cantrell and Chris Cosner. *Spatial ecology via reaction-diffusion equations*. John Wiley & Sons, 2004.
- Robert Stephen Cantrell, Chris Cosner, and William F Fagan. Competitive reversals inside ecological reserves: the role of external habitat degradation. *Journal of mathematical biology*, 37(6):491–533, 1998.
- Christina A Cobbold and Frithjof Lutscher. Mean occupancy time: linking mechanistic movement models, population dynamics and landscape ecology to population persistence. *Journal of mathematical biology*, 68(3): 549–579, 2014.

- Vasilis Dakos, Egbert H Van Nes, Paolo D’Odorico, and Marten Scheffer. Robustness of variance and autocorrelation as indicators of critical slowing down. *Ecology*, 93(2):264–271, 2012.
- Marianne SV Douglas, John P Smol, and Weston Blake. Marked post-18th century environmental change in high-arctic ecosystems. *Science*, 266(5184):416–419, 1994.
- Bruce A Finlayson. *The method of weighted residuals and variational principles*, volume 73. SIAM, 2013.
- Ronald Aylmer Fisher. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of eugenics*, 7(4):355–369, 1937.
- J Nathaniel Holland, Donald L DeAngelis, and Judith L Bronstein. Population dynamics and mutualism: functional responses of benefits and costs. *The American Naturalist*, 159(3):231–244, 2002.
- DJ Kaup and Boris A Malomed. The variational principle for nonlinear waves in dissipative systems. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 87(1-4):155–159, 1995.
- Carl T Kelley. *Solving nonlinear equations with Newton’s method*, volume 1. Siam, 2003.
- VM Kenkre and MN Kuperman. Applicability of the fisher equation to bacterial population dynamics. *Physical Review E*, 67(5):051921, 2003.
- A Kolmogorov, L Petrovsky, and N Piskunov. An investigation of the diffusion equation combined with an increase in mass and its application to a biological problem. *Bull Uni Moscow Ser Int A*, 1(6):1–26, 1937.
- Mark Kot. *Elements of mathematical ecology*. Cambridge University Press, 2001.
- Jakob Lundberg and Fredrik Moberg. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems*, 6(1):0087–0098, 2003.
- Gabriel Andreguetto Maciel and Roberto Andre Kraenkel. How population loss through habitat boundaries determines the dynamics of a predator–prey system. *Ecological complexity*, 20:33–42, 2014.

- Gabriel Andreguetto Maciel and Frithjof Lutscher. How individual movement response to habitat edges affects population persistence and spatial spread. *The American Naturalist*, 182(1):42–52, 2013.
- Gabriel Andreguetto Maciel and Frithjof Lutscher. Allee effects and population spread in patchy landscapes. *Journal of Biological Dynamics*, 9(1):109–123, 2015. doi: 10.1080/17513758.2015.1027309. PMID: 25893974.
- Gabriel Andreguetto Maciel, Renato Mendes Coutinho, and Roberto André Kraenkel. Critical patch-size for two-sex populations. *Mathematical biosciences*, 300:138–144, 2018.
- Vicenç Méndez, Cristina Sans, Isaac Llopis, and Daniel Campos. Extinction conditions for isolated populations with allee effect. *Mathematical biosciences*, 232(1):78–86, 2011.
- Andrew Morozov, Shigui Ruan, and Bai-Lian Li. Patterns of patchy spread in multi-species reaction–diffusion models. *ecological complexity*, 5(4):313–328, 2008.
- James D Murray. *Mathematical biology: I. an introduction*, 2007.
- Jinichi Nagumo, Suguru Arimoto, and Shuji Yoshizawa. An active pulse transmission line simulating nerve axon. *Proceedings of the IRE*, 50(10):2061–2070, 1962.
- Michael L Rosenzweig and Robert H MacArthur. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist*, 97(895):209–223, 1963.
- Ricardo Sahade, Cristian Lager, Luciana Torre, Fernando Momo, Patrick Monien, Irene Schloss, David KA Barnes, Natalia Servetto, Soledad Taranelli, Marcos Tatián, et al. Climate change and glacier retreat drive shifts in an antarctic benthic ecosystem. *Science Advances*, 1(10):e1500050, 2015.
- Marten Scheffer and Stephen R Carpenter. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in ecology & evolution*, 18(12):648–656, 2003.
- Jonathan A Sherratt. An analysis of vegetation stripe formation in semi-arid landscapes. *Journal of mathematical biology*, 51(2):183–197, 2005.
- Nanako Shigesada, Kohkichi Kawasaki, and Ei Teramoto. Traveling periodic waves in heterogeneous environments. *Theoretical Population Biology*, 30(1):143–160, 1986.

- J. G. Skellam. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38 (1-2):196–218, 1951. doi: 10.1093/biomet/38.1-2.196. URL <http://dx.doi.org/10.1093/biomet/38.1-2.196>.
- John P Smol, Alexander P Wolfe, H John B Birks, Marianne SV Douglas, Vivienne J Jones, Atte Korhola, Reinhard Pienitz, Kathleen Rühland, Sanna Sorvari, Dermot Antoniades, et al. Climate-driven regime shifts in the biological communities of arctic lakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(12):4397–4402, 2005.
- Marlee A Tucker, Katrin Böhning-Gaese, William F Fagan, John M Fryxell, Bram Van Moorter, Susan C Alberts, Abdullahi H Ali, Andrew M Allen, Nina Attias, Tal Avgar, et al. Moving in the anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science*, 359(6374):466–469, 2018.
- Gérard Weisbuch and Guillemette Duchateau. Emergence of mutualism: application of a differential model to endosymbiosis. *Bulletin of mathematical biology*, 55(6):1063–1090, 1993.