

IFT

Instituto de Física Teórica
Universidade Estadual Paulista

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

IFT-D.006/08

Modelo de Competição de Lotka-Volterra com difusão aplicado a fragmentos de
florestas bidimensionais

Franciane Silva de Azevedo



Orientador

Roberto André Kraenkel

Julho de 2008

Agradecimentos

A Helinho por toda ajuda, amor e fiel companheirismo.

À minha família por todo o apoio.

Aos amigos de longa data: Neymar, Andrea, Eliene, Aldinêz, Camilla e Thiago.

Aos colegas do IFT: Ana, Caio, Manú e Aline.

Ao amigo Daniel Pamplona pela ajuda na elaboração dos programas e brincadeiras pra descontrair.

Aos professores amigos, Janilo Santos e Gilberto Corso, por terem contribuído de maneira singular para a minha formação.

Ao professor Alfredo Galeão pelas excelentes aulas de Mecânica Estatística, as quais foram muito úteis para a elaboração dessa dissertação.

Ao professor Roberto Kraenkel pela dedicação a este trabalho.

A Capes pelo apoio financeiro.

Resumo

Este trabalho estuda equações de reação de difusão em domínios finitos com vista a aplicações no estudo do efeito de fragmentação de florestas sobre a dinâmica de populações de espécies. Referimo-nos a habitats de tamanho finito como sendo habitats insulares. A imensa quantidade de dados observacionais relacionados às espécies biológicas presentes em ilhas ou fragmentos de florestas motiva este estudo. Mais especificamente, este trabalho tem como objetivo modelar a dinâmica de interação espacial entre espécies invasoras e espécies nativas de palmeiras, em fragmentos de floresta amazônica, mostrando que os menores fragmentos são mais suscetíveis a espécies invasoras que os fragmentos maiores. O modelo apresentado é um sistema de equações de competição de Lotka-Volterra, com difusão.

Palavras Chaves: Reação-Difusão, Biologia-Matemática;

Áreas do conhecimento: Fênomenos não-lineares, Biologia-Matemática;

Abstract

The present work studies reaction-diffusion equations in finite domains, in view of application to the modeling of the effects of fragmentation on the dynamics of biological species. We refer to finite habitats as being insular habitats. The great amount of observational data related to biological species in islands or forest fragments motivates this work. More specifically, this work has as its objective to model the dynamics of the spatial interaction between invader and native species of palm trees in fragments of the Amazon Forest, showing that the smaller fragments are more vulnerable to the invader species than larger fragments. The mathematical model is a system of Lotka-Volterra equations with diffusion.

Palavras Chaves: reaction-diffusion, mathematical biology

Sumário

1	Uma abordagem histórica da modelagem de populações	1
1.1	Alguns conceitos de biologia de populações	5
1.1.1	Fragmentos	5
1.1.2	Metapopulação	5
1.1.3	Biogeografia de ilhas	6
1.1.4	Ecologia de invasões	7
1.1.5	Fenomenologia de invasão	8
2	Descrição do modelo	9
2.1	Descrição do modelo de difusão	9
2.2	Descrição do modelo de competição de Lotka-Volterra	11
2.3	Descrição do modelo de competição de Lotka-Volterra com difusão . .	16
3	Populações em habitats limitados	18
3.1	Uma população não interagente	18
3.2	Populações interagentes	20
4	Palmeiras	23
4.1	Projeto PDBFF	23
4.2	Comunidade de palmeiras	24
4.3	Competição	26
4.4	Outros fatores	27
5	Comentários finais e perspectivas	28
A	Cálculo da velocidade da frente de onda viajante	30

B Solução da equação de difusão	32
Referências	34

Capítulo 1

Uma abordagem histórica da modelagem de populações

A história matemática da dinâmica de populações remonta às primeiras tentativas de modelagem da população humana. Desde os tempos antigos, os matemáticos têm buscado entender como a população muda ao longo do tempo, levando em consideração fatores como nascimentos, mortes e migrações.

$$\frac{dN}{dt} = bN - mN = N(b - m), \quad (1.1)$$

onde N é o tamanho da população, b é a taxa de natalidade e m é a taxa de mortalidade. Esta equação diferencial simples descreve o crescimento ou declínio da população dependendo do balanço entre nascimentos e mortes.

As primeiras abordagens matemáticas para a dinâmica de populações foram desenvolvidas por matemáticos como Thomas Malthus e Pierre-François Verhulst, que introduziram modelos que consideravam limitações de recursos e competição intraespecífica.

Além de Malthus, o modelo de Verhulst foi seguido por outros pesquisadores, como Alfred Russel Wallace e Carl Linnaeus, que exploraram a relação entre a população e o ambiente. O modelo de Verhulst, também conhecido como equação logística, introduziu o conceito de capacidade de suporte, representando o número máximo de indivíduos que o ambiente pode sustentar. Este modelo foi posteriormente refinado por outros matemáticos, levando ao desenvolvimento de modelos mais complexos que incorporam fatores como migração, estrutura etária e interações entre espécies.

$$\frac{dN}{dt} = bN(1 - N/K) - mN, \quad (1.2)$$

Capítulo 1

Uma abordagem histórica da modelagem de populações

A história moderna da biologia de populações, num quadro de modelagem matemática, se inicia com Thomas Malthus (1766-1834) cuja fama advém do seu famoso modelo que prediz o crescimento exponencial da população[1]:

$$\frac{dN}{dt} = aN - mN \Rightarrow N(t) = N_0 \exp^{(a-m)t}, \quad (1.1)$$

onde N é o número de indivíduos da população em apreço e a e m são constantes positivas que representam as taxas de nascimento e de morte, normalmente fundidas numa só constante, n .

As críticas àquele modelo derivam das hipóteses que lhe são subjacentes: de que não haveria limitações de nutrientes e de espaço, além de se considerar uma população isolada das outras.

Apesar de incompleto, o modelo de Malthus foi muito importante, pois a partir dele muitos outros cientistas puderam desenvolver modelos cada vez mais realistas. Proeminente entre estes está o modelo de Verhulst(1804-1849) que contém um fator limitante o qual depende de um parâmetro chamado capacidade de suporte cujo significado é o número máximo de indivíduos que um ambiente pode suportar. Esse fator faz com que a população cresça até um estado estacionário quando $t \rightarrow \infty$. Matematicamente, o modelo é expresso por:

$$\frac{dN}{dt} = nN(1 - N/K) \rightarrow N(t) = \frac{N_0 K \exp^{nt}}{K + N_0 \exp^{nt-1}} \rightarrow K, \quad (1.2)$$

Capítulo 1

Uma abordagem histórica da modelagem de populações

A história moderna da biologia de populações, num quadro de modelagem matemática, se inicia com Thomas Malthus (1766-1834) cuja fama advém do seu famoso modelo que prediz o crescimento exponencial da população[1]:

$$\frac{dN}{dt} = aN - mN \Rightarrow N(t) = N_0 \exp^{(a-m)t}, \quad (1.1)$$

onde N é o número de indivíduos da população em apreço e a e m são constantes positivas que representam as taxas de nascimento e de morte, normalmente fundidas numa só constante, n .

As críticas àquele modelo derivam das hipóteses que lhe são subjacentes: de que não haveria limitações de nutrientes e de espaço, além de se considerar uma população isolada das outras.

Apesar de incompleto, o modelo de Malthus foi muito importante, pois a partir dele muitos outros cientistas puderam desenvolver modelos cada vez mais realistas. Proeminente entre estes está o modelo de Verhulst(1804-1849) que contém um fator limitante o qual depende de um parâmetro chamado capacidade de suporte cujo significado é o número máximo de indivíduos que um ambiente pode suportar. Esse fator faz com que a população cresça até um estado estacionário quando $t \rightarrow \infty$. Matematicamente, o modelo é expresso por:

$$\frac{dN}{dt} = nN(1 - N/K) \rightarrow N(t) = \frac{N_0 K \exp^{nt}}{K + N_0 \exp^{nt-1}} \rightarrow K, \quad (1.2)$$

que também é conhecido por modelo logístico.

Se $N_0(0) < K$, então $N(t)$ aumenta monotonicamente, indo assintoticamente para K , e se $N(0) > K$, $N(t)$ diminuirá assintoticamente a K .

Após a primeira guerra mundial, Lotka(1925) e Volterra(1926) propuseram, independentemente, um par de equações diferenciais (não lineares) utilizadas para descrever a interação entre duas populações[2].

Uma das consequências mais importantes deste modelo é a predição da existência de oscilações periódicas do número de indivíduos de cada espécie.

O modelo inicial de Lotka-Volterra é o que hoje chamamos de modelo predador-presa. De fato, é possível categorizar as interações entre duas espécies em três tipos, cada qual modelável por um modelo que Lotka-Volterra generalizado. Assim pode-se ter:

a) predação ou parasitismo - ocorre quando uma espécie, o predador ou o parasita, se beneficia da presença de outra espécie, a presa ou o hospedeiro, e esta é prejudicada pela presença do predador:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(a - bN_2) \quad (1.3)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(cN_1 - e) \quad (1.4)$$

O termo aN_1 representa a dinâmica da presa na ausência de predador. Nesse caso a população de presa crescerá exponencialmente, obedecendo ao modelo de Malthus. O efeito da predação, $-bN_1N_2$, reduz a taxa de crescimento da população de presas. Por outro lado, na ausência de presas, $-eN_2$, a população de predadores decrescerá exponencialmente e a presença de presa, cN_1N_2 , faz a população de predadores aumentar.

b) simbiose ou mutualismo - ocorre quando as espécies envolvidas se beneficiam entre si:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(a + bN_2) \quad (1.5)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(cN_1 + e) \quad (1.6)$$

Nesse modelo, a espécie N_1 se beneficia da presença de N_2 e vice-versa.

c) competição - ocorre quando as espécies envolvidas disputam algo entre si:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(1 - N_1 - a_{12}N_2) \quad (1.7)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = \rho N_2(1 - N_2 - a_{21}N_1) \quad (1.8)$$

Nesse caso, as espécies N_1 e N_2 são prejudicadas, uma pela presença da outra.

Esses tipos de interações entre espécies vem sendo modeladas, nas últimas décadas, para as mais diversas espécies de animais e plantas. Com o intuito de torná-los mais realista podemos introduzir termos de saturação ou respostas funcionais mais elaboradas.

Para se levar em conta como uma população se distribui no espaço devemos inicialmente considerar a variável que a descreve como sendo uma densidade populacional, $u(x, t)$, e não a população total. Esta densidade evolui no tempo e no espaço. A forma mais simples é supor uma lei de difusão fickiana adicionada a termos de crescimento de saturação. Para uma única população, teremos então:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\nabla^2 u + F(u) \quad (1.9)$$

Nos casos mais simples, $F(u) = u(1 - u)$. Com este termo a equação acima é chamada de equação de Fisher-Kolmogorov.

Fisher e Kolmogorov propuseram, independentemente, uma equação que descreve o crescimento de uma dada população com um termo logístico, semelhante ao modelo de Verhulst, mais um termo de difusão. A equação de Fisher-Kolmogorov descreve um fenômeno muito interessante que aparece em muitos sistemas físicos chamado de onda viajante[19]:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = u(1 - u) + D\nabla^2 u \quad (1.10)$$

Esta equação é uma excelente ferramenta para se investigar e analisar a propagação de ondas viajantes e devido a esse fato, ela é muito importante para o estudo de dinâmica de populações.

Charles Elton(1900-1991) foi um dos primeiros a considerar biologia de invasores como um dos principais motores da mudança dos ecossistemas em seu livro *The Ecology of Invasion by Animals and Plants*, de 1958[3]. Neste livro, ele explica os efeitos devastadores que espécies invasoras podem ter sobre os ecossistemas locais, o que constitui uma das mais importantes crises ambientais do nosso tempo. Sua obra influenciou gerações de ecólogos e zoólogos, e suas publicações permanecem em foco para a literatura moderna em biologia.

Mais simples que o caso acima é o modelo linear de Skellam[21]:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D\nabla^2 + au \quad (1.11)$$

A importância deste modelo está em que se permite mostrar a existência de um tamanho mínimo para o habitat de uma espécie.

No caso mais simples, em uma dimensão espacial, tal resultado expressa-se pelo fato da população decair a zero se integrarmos a equação (1.11) num intervalo de tamanho L , com $L < \pi\sqrt{D/a}$, com condições de Dirichlet nas bordas.

Neste trabalho será estudado equações de reação de difusão em domínios finitos em vista de aplicações ao estudo do efeito de fragmentação de florestas sobre a dinâmica de populações de espécies. Referimo-nos a habitats de tamanho finito como sendo habitats insulares. A imensa quantidade de dados observacionais relacionados às espécies biológicas presentes em ilhas ou fragmentos de florestas, motiva este estudo. Mais especificamente, esse trabalho tem como objetivo modelar a dinâmica de interação espacial entre espécies invasoras e espécies nativas, em fragmentos de floresta, mostrando que a dinâmica invasora/nativa pode depender do tamanho do fragmento. O modelo apresentado é um sistema de equações de competição de Lotka-Volterra, com difusão.

No segundo capítulo será feita uma introdução a conceitos que nos leva ao modelo de difusão, em seguida será abordado o Modelo de Competição de Lotka-Volterra analisando suas singularidades e fazendo uma análise linear. Por último juntar-se-á esses dois modelos para que seja feita uma análise do sistema estimando a velocidade da frente de onda viajante, nesse caso será tomado o espaço como sendo infinito.

No terceiro capítulo serão mostrados e discutidos os resultados obtidos a partir da análise numérica do sistema de equações de Lotka-Volterra com difusão em domínio finito.

No quarto capítulo compararemos os resultados obtidos na análise numérica com os resultados observacionais discutindo as consequências da fragmentação da floresta.

No último capítulo faremos uma perspectiva do nosso trabalho abordando, principalmente, aspectos de como estender o modelo de competição de Lotka-Volterra para ser aplicado a fragmentos.

1.1 Alguns conceitos de biologia de populações

1.1.1 Fragmentos

A fragmentação florestal ocorre quando florestas grandes e contínuas são divididas em pequenos blocos por estradas, agricultura, urbanização, etc[4]. Estes processos reduzem a função da floresta, como um habitat, para muitas plantas e espécies de animais. Reduz também a eficácia da floresta em realizar outras funções, tais como a purificação da água e do ar. A fragmentação não afeta apenas a estrutura espacial da floresta, ela também afeta aspectos biofísicos tais como temperatura, umidade e quantidade de luz que chega até seu solo. Assim, grandes mudanças ambientais podem estar envolvidas na perturbação dos ecossistemas, em especial quando as florestas são fragmentadas.

Nas décadas mais recentes, algumas das mais graves fragmentações foram causadas pelas expansões de origem humana. A expansão urbana necessita de abertura de espaços cada vez maiores, como consequência de populações estarem em crescimento nas grandes e pequenas cidades. Outro fato que não se pode esquecer é a produção de grãos e a criação de gado, e para esse fim grandes áreas de florestas nativas são derrubadas[5].

A fragmentação e a redução contínua da área dos habitats naturais é um impulsionador essencial para a extinção de espécies terrestres em níveis local, regional e global[6]. Quanto menor o fragmento, são menores o tamanho das populações e a diversidade de espécies nele contido. Além disso, com a formação de fragmentos, os habitats ficam separados uns dos outros e entre eles pode existir um terreno relativamente inóspito[5].

1.1.2 Metapopulação

Muitas populações ocupam fragmentos separados geograficamente os quais são interconectados por movimentos ocasionais de indivíduos, constituindo uma metapop-

ulação[17]. O primeiro a construir um modelo de metapopulação foi Richard Levins em 1969[7]. Para entender o conceito de metapopulação, imagine que se tenha uma coleção de populações, cada uma existindo em fragmentos com habitat adequado. Cada fragmento é separado do outro por terreno inóspito. Embora estas populações separadas tenham suas dinâmicas próprias independentes, tão logo uma se decomponha até um nível baixo, ou desapareça, aquele fragmento provavelmente oferecerá espaço para indivíduos de um dos fragmentos próximos e será colonizado[18]. Então, dentro de uma metapopulação, as populações membro podem mudar em tamanho de modo independente, mas suas probabilidades de existir, num dado tempo, não são independentes uma da outra sendo ligadas por recolonização mútua seguindo períodos de extinção, em escalas de tempo da ordem de 10-100 gerações.

Um grande número de teorias para se estudar a dinâmica de populações tem se desenvolvido nos últimos anos[8]. Grande parte dessas teorias fazem a hipótese que o espaço é homogêneo, e o principal objectivo dessas novas investigações foi desenvolver processos da dinâmica populacional que possam levar em conta a heterogeneidade espacial na dinâmica da densidade populacional.

1.1.3 Biogeografia de ilhas

O estudo das populações que residem nas ilhas têm influenciado a ecologia e contribuído em grande parte para a teoria evolutiva desde que Darwin visitou as ilhas Galápagos. A teoria de biogeografia de ilhas proposta por Wilson e MacArthur[9] estimulou muita pesquisa e alguma controvérsia e foi aplicada para delineamento de conservação de fragmentos.

A ilha é, certamente, um objeto de estudo intrinsecamente apelativo. É mais simples que um continente ou um oceano, um objeto visivelmente discreto que pode ser rotulado com um nome e suas populações residentes identificadas. Biólogos puderam visualizar um simples microcosmo, de aparente infinita complexidade da biogeografia dos continentes e oceanos, através do estudo desses habitats insulares[10]. Ilhas oferecem uma vantagem suplementar pelo fato de serem mais numerosas do que continentes e oceanos. Pela sua própria multiplicidade, variação na forma, tamanho,

grau de isolamento, é bem mais simples fazer qualquer tipo de observação em ilhas. Muitos dos resultados obtidos a partir de experimentos feitos nas remotas ilhas Galápagos e em outros arquipélagos podem ser muitas vezes aplicados em todos os habitats naturais[11].

O problema fundamental da teoria de biogeografia de ilhas é determinar como o tamanho e a geometria dos habitats insulares afetam a dinâmica de populações e a sua estrutura de comunidade[12].

A biogeografia de ilhas é um assunto até então pouco tocado pela teoria quantitativa. A principal razão é que os processos fundamentais, como por exemplo, dispersão, invasão, competição, adaptação e extinção, estão entre os mais difíceis processos em biologia para se estudar e compreender[11].

1.1.4 Ecologia de invasões

De reconhecimento acadêmico e público, os problemas associados a invasões cresceram exponencialmente durante as últimas décadas. Invasão é um fenômeno que ocorre quando espécies que não são nativas de uma determinada região conseguem penetrá-las, perturbando a dinâmica desse habitat.

Existem três razões para este crescimento. Primeiramente, os efeitos negativos que algumas espécies não-nativas causam ao ambiente invadido são muito grandes para serem ignorados[3]. Um número crescente de cientistas vem estudando espécies não-nativas com o objetivo de minimizar os efeitos biológicos das invasões sobre as espécies nativas e sobre a economia humana. Em segundo lugar, o número de espécies sendo deslocadas para fora de seus habitats de origem também vem crescendo de forma alarmante. Portanto, não são apenas os problemas causados pelas espécies não-nativas que ostensivamente tornam-se óbvios, mas também o número global de problemas parece estar crescendo. Finalmente, com tantas espécies invasoras, é muito difícil no campo da ecologia pesquisar sem encontrá-las e eventualmente incluí-las nas investigações.

1.1.5 Fenomenologia de invasão

Espécies não-nativas devem passar por pelo menos três fases antes de serem capazes de causar danos ecológicos e econômicos. Todas as espécies não-nativas inicialmente foram retiradas de seu espaço nativo, transportados para uma nova área e libertadas no meio selvagem[3]. Estes indivíduos deverão, em seguida, criar sua auto-sustentação dentro de seu novo habitat, ou então, a população se extinguirá. Populações de espécies não-nativas podem então crescer em abundância e expandir o seu alcance geográfico, ou então, elas permanecerão em pequeno número e na distribuição local. Normalmente, é somente quando a população não-nativa se espalha que ela causará algum tipo de dano ecológico ou econômico e, conseqüentemente, receberá o nome invasora.

Capítulo 2

Descrição do modelo

2.1 Descrição do modelo de difusão

Será introduzido o conceito de probabilidade a partir do problema do caminho aleatório em uma dimensão para tratar o fenômeno de difusão. Consideraremos uma partícula que se move sobre uma reta, a partir da origem, dando passos de comprimento Δl para a direita, com probabilidade p , ou para a esquerda com probabilidade $q = 1 - p$. O problema consiste em encontrar a probabilidade $p(m, n)$ de que uma partícula se encontre na posição $x = m\Delta l$ depois de ter dado n passos. Após n passos, a será o número de passos para a direita e b será o número de passos para a esquerda[14]. Para simplificar, consideraremos que $p = q = \frac{1}{2}$.

Das definições acima:

$$m = a - b, \quad a + b = n \Rightarrow a = \frac{n + m}{2}, \quad b = n - a, \quad p + q = 1. \quad (2.1)$$

A probabilidade que a partícula dê uma sequência de passos n , com a passos para a direita e b passos para a esquerda será[14]:

$$(p \dots p)(q \dots q) = p^a q^b \quad (2.2)$$

Mas existe muitas diferentes maneiras de escolher n passos tal que a deles são para a direita e b são para a esquerda. O número das distintas possibilidades é dado por:

$$\frac{n!}{a!b!} \quad (2.3)$$

Após a partícula ter dado n passos, a probabilidade de dar a passos para a direita e b passos para a esquerda será dada pela distribuição binomial já normalizada a 1.

$$W_n(a) = \frac{n!}{a!b!} p^a q^b. \quad (2.4)$$

É importante ressaltar que $0 \leq W_n(a) \leq 1$ e $0 \leq a \leq n$, ou seja, a probabilidade é sempre positiva e varia entre 0 e 1. Então, a probabilidade de que a partícula se encontre na posição m depois de ter dado n passos é[1]:

$$p(m, n) = \frac{1}{2^n} \frac{n!}{a!(n-a)!}. \quad (2.5)$$

A discussão do problema do movimento aleatório possibilitou a introdução do conceito de probabilidade, com as aproximações usadas: movimento em apenas uma dimensão, independência do tempo e passos de mesmo comprimento, causaram sérias limitações. Mas podemos deixar o problema mais interessante se sugerirmos algumas modificações:

1. pode-se considerar que o comprimento dos passos não são iguais;
2. o movimento randômico pode ocorrer em mais de uma dimensão e
3. o sistema possui dependência temporal.

Adicionaremos ao problema, as duas últimas modificações sugeridas acima, ou seja, faremos o problema bidimensional e dependente do tempo.

$$p(x, y, t) = \alpha p(x - \Delta x, y - \Delta y, t - \Delta t) + \beta p(x + \Delta x, y + \Delta y, t - \Delta t) \quad (2.6)$$

As constantes α e β são fatores de normalização e por simplicidade tomaremos $\alpha = \beta = 1/2$.

Essa probabilidade é proporcional à magnitude de Δx , Δy e Δt que são intervalos pequenos, entretanto ela pode ser escrita da forma $p(x, y, t)\Delta x\Delta y\Delta t$ e $p(x, y, t)$ é independente de Δx , Δy e Δt . A quantidade $p(x, y, t)$ é chamada de densidade de probabilidade. A probabilidade pode ser expressa em série de Taylor em termos de Δx , Δy e Δt quando $\Delta x \rightarrow 0$, $\Delta y \rightarrow 0$ e $\Delta t \rightarrow 0$:

$$\begin{aligned}
p(x, y, t) = & \frac{1}{2} [p(x, y, t) - \Delta x \frac{\partial p}{\partial x} + \frac{(\Delta x)^2}{2!} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \dots - \Delta y \frac{\partial p}{\partial y} + \frac{(\Delta y)^2}{2!} \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} + \dots] \\
& - \Delta t \frac{\partial p}{\partial t} + \dots + \Delta y \Delta x \frac{\partial^2 p}{\partial y \partial x} + \Delta t \Delta x \frac{\partial^2 p}{\partial t \partial x} + \Delta t \Delta y \frac{\partial^2 p}{\partial t \partial y} + \dots] \\
+ & \frac{1}{2} [p(x, y, t) + \Delta x \frac{\partial p}{\partial x} + \frac{(\Delta x)^2}{2!} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \dots + \Delta y \frac{\partial p}{\partial y} + \frac{(\Delta y)^2}{2!} \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} + \dots - \\
& - \Delta t \frac{\partial p}{\partial t} + \dots - \Delta t \Delta x \frac{\partial^2 p}{\partial t \partial x} - \Delta y \Delta x \frac{\partial^2 p}{\partial y \partial x} - \Delta y \Delta t \frac{\partial^2 p}{\partial y \partial t} + \dots]
\end{aligned} \quad (2.7)$$

Alguns termos serão cancelados e ficaremos com a seguinte equação:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \frac{(\Delta x)^2}{2\Delta t} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{(\Delta y)^2}{2\Delta t} \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} \quad (2.8)$$

Tomando o limite quando Δx , Δy e Δt tendem a zero:

$$\lim_{\Delta x \rightarrow 0, \Delta t \rightarrow 0} \frac{(\Delta x)^2}{2\Delta t} = D, \quad (2.9)$$

$$\lim_{\Delta y \rightarrow 0, \Delta t \rightarrow 0} \frac{(\Delta y)^2}{2\Delta t} = D, \quad (2.10)$$

D é a constante de difusividade das partículas.

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \left[\frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 p}{\partial y^2} \right]. \quad (2.11)$$

Essa é a equação de difusão[1], muito usada para modelar sistemas onde ocorrem fenômenos de transporte e sua solução [vide apêndice B para ver as condições de contorno] é:

$$c(x, y, t) = \frac{Q}{2(\pi Dt)} \exp \frac{-(x^2 + y^2)}{4Dt}, \quad (2.12)$$

$c(x, y, 0) = Qp(x, y, t)$ é a concentração de partículas.

2.2 Descrição do modelo de competição de Lotka-Volterra

A competição ocorre quando duas ou mais espécies disputam algum recurso vital limitado, de tal modo que a presença de uma das espécies inibe o crescimento da

outra. Esses recursos limitados são, mais comumente, território e alimento[1]. O modelo de competição de Lotka-Volterra para duas espécies é dado pelas equações:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right] \quad (2.13)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right] \quad (2.14)$$

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. Renomearemos as novas constantes da seguinte forma:

$$u_1 = \frac{N_1}{K_1}, u_2 = \frac{N_2}{K_2}, \tau = r_1 t, \rho = \frac{r_2}{r_1}, a_{12} = b_{12} \frac{K_2}{K_1}, a_{21} = b_{21} \frac{K_1}{K_2} \quad (2.15)$$

E as equações (2.9) e (2.10) terão a seguinte forma:

$$\frac{du_1}{d\tau} = u_1[1 - u_1 - a_{12}u_2] = f_1(u_1, u_2) \quad (2.16)$$

$$\frac{du_2}{d\tau} = \rho u_2[1 - u_2 - a_{21}u_1] = f_2(u_1, u_2) \quad (2.17)$$

Essas equações não apresentam soluções analíticas, mas pode-se fazer uma análise no sistema encontrando os seus estados estacionários e calculando seus autovalores a partir da matriz jacobiana[20]. Essas singularidades no espaço de fase são soluções de $f_1(u_1, u_2)$ e $f_2(u_1, u_2)$ e serão chamadas de u_1^* e u_2^* [15]. Os estados estacionários para o sistema de Lotka-Volterra são:

$$u_1^* = 0, u_2^* = 0; \quad (2.18)$$

$$u_1^* = 1, u_2^* = 0; \quad (2.19)$$

$$u_1^* = 0, u_2^* = 1; \quad (2.20)$$

$$u_1^* = \frac{1 - a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}, u_2^* = \frac{1 - a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}}. \quad (2.21)$$

A matriz jacobiana que representa esse sistema será dada por:

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial u_1} & \frac{\partial f_1}{\partial u_2} \\ \frac{\partial f_2}{\partial u_1} & \frac{\partial f_2}{\partial u_2} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 - 2u_1 - a_{12}u_2 & -a_{12}u_1 \\ -\rho a_{21}u_2 & \rho(1 - 2u_2 - a_{21}u_1) \end{pmatrix}.$$

Os estados estacionários mostrados acima serão substituídos na matriz jacobiana e para cada caso serão encontrados os respectivos autovalores. Começaremos calculando os autovalores da matriz para o primeiro estado estacionário que é dado por $u_1^* = 0, u_2^* = 0$.

$$\begin{pmatrix} 1 - \lambda & 0 \\ 0 & \rho - \lambda \end{pmatrix} = 0 \Rightarrow \lambda_1 = 1, \lambda_2 = \rho.$$

Portanto, este ponto fixo é sempre estável. Para o segundo estado estacionário ($u_1^* = 1, u_2^* = 0$) teremos a seguinte matriz:

$$\begin{pmatrix} -1 - \lambda & -a_{12} \\ 0 & \rho(1 - a_{21}) - \lambda \end{pmatrix} = 0 \Rightarrow \lambda_1 = -1, \lambda_2 = \rho(1 - a_{21}).$$

Esse estado estacionário será estável se $a_{21} > 1$ e instável se $a_{21} < 1$.

Similarmente, para o terceiro estado estacionário ($u_1^* = 0, u_2^* = 1$) teremos a seguinte matriz:

$$\begin{pmatrix} 1 - a_{12} - \lambda & 0 \\ -\rho a_{21} & -\rho - \lambda \end{pmatrix} = 0 \Rightarrow \lambda_1 = -\rho, \lambda_2 = (1 - a_{12}).$$

Esse estado estacionário será estável se $a_{12} > 1$ e instável se $a_{12} < 1$.

Finalmente para o último estado estacionário $u_1^* = \frac{1-a_{12}}{1-a_{12}a_{21}}, u_2^* = \frac{1-a_{21}}{1-a_{12}a_{21}}$ teremos a seguinte matriz:

$$(1 - a_{12}a_{21})^{-1} \begin{pmatrix} a_{12} - 1 & a_{12}(a_{12} - 1) \\ \rho a_{21}(a_{21} - 1) & \rho(a_{21} - 1) \end{pmatrix}.$$

$$\Rightarrow \lambda_1, \lambda_2 = [2(1 - a_{12}a_{21})]^{-1} [(a_{12} - 1) + \rho(a_{21} - 1) \pm \quad (2.22)$$

$$[(a_{12} - 1) + \rho(a_{21} - 1)]^2 - 4\rho(1 - a_{12}a_{21})(a_{12} - 1)(a_{21} - 1)^{1/2}]$$

Neste caso, o sinal de λ e a estabilidade do estado estacionário dependerá do tamanho de ρ , a_{12} e a_{21} . Esse estado só será relevante se $u_1^* \geq 0$ e $u_2^* \geq 0$ e para $a_{12}a_{21} \neq 1$, já que são apenas aceitáveis densidades de populações positivas.

As figuras abaixo foram feitas fazendo $f_1 = 0$ e $f_2 = 0$. Essas figuras representam as seguintes situações:

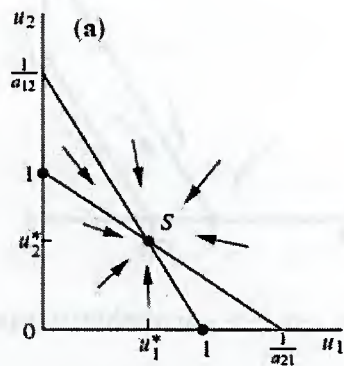


Figura 2.1: Taxas de competitividade $a_{12} < 1, a_{21} < 1$ em estado estacionário.

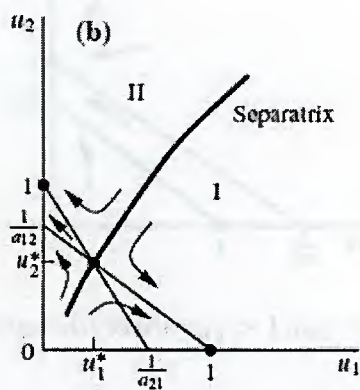


Figura 2.2: Taxas de competitividade $a_{12} > 1, a_{21} > 1$ em estado estacionário.

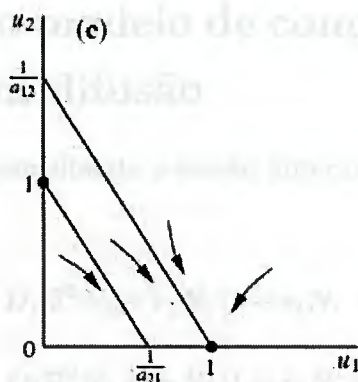


Figura 2.3: Taxas de competitividade $a_{12} < 1, a_{21} > 1$ em estado estacionário.

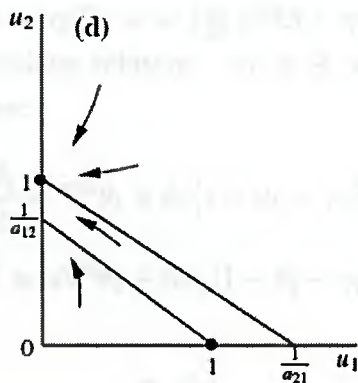


Figura 2.4: Taxas de competitividade $a_{12} > 1, a_{21} < 1$ em estado estacionário.

A interpretação biológica destes resultados pode ser feita da seguinte maneira: a_{12} e a_{21} , de alguma forma, é a força competitiva das espécies. Se ambos, $a_{12} < 1$ e $a_{21} < 1$, a competição é fraca e podemos ter coexistência. Já se $a_{12} > 1$ e $a_{21} < 1$ ou ainda $a_{12} < 1$ e $a_{21} > 1$, a espécie mais apta elimina a menos apta. Por fim, se ambos $a_{12} > 1$ e $a_{21} > 1$, sempre uma espécie eliminará a outra, com o resultado sendo dependente da condição inicial.

2.3 Descrição do modelo de competição de Lotka-Volterra com difusão

Faremos aqui, uma análise semelhante a sessão anterior, mas agora, adicionaremos o termo de difusão.

$$\frac{\partial N_1}{\partial T} = D_1 \nabla^2 N_1 + r_1 N_1 [1 - c_1 N_1 - b_{12} N_2] \quad (2.23)$$

$$\frac{\partial N_2}{\partial T} = D_2 \nabla^2 N_2 + r_2 N_2 [1 - c_2 N_2 - b_{21} N_1] \quad (2.24)$$

onde r_1 e r_2 são as taxas de nascimento, $\frac{1}{c_1}$ e $\frac{1}{c_2}$ são as capacidades de suporte, b_{12} e b_{21} são as taxas de competitividade das espécies, $c_2 > b_{12}$ e $b_{21} > c_1$.

Adimensionalizando as equações através das definições:

$i = 1, 2$, $\theta_i = c_i N_i$, $t = r_1 T$, $x = (\frac{r_1}{D_1})^{1/2} X$, $\gamma_1 = \frac{b_{12}}{c_2}$, $\gamma_2 = \frac{b_{21}}{c_1}$, $\kappa = \frac{D_2}{D_1}$, κ será a taxa de competitividade relativa, $\alpha = \frac{r_2}{r_1}$, α será a taxa de crescimento relativa, com $i = 1, 2$ teremos:

$$\frac{\partial \theta_1}{\partial t} = \nabla^2 \theta_1 + \theta_1 [1 - \theta_1 - \gamma_1 \theta_2], \quad (2.25)$$

$$\frac{\partial \theta_2}{\partial t} = \kappa \nabla^2 \theta_2 + \alpha \theta_2 [1 - \theta_2 - \gamma_2 \theta_1], \quad (2.26)$$

Vamos agora supor que

$$\gamma_1 < 1, \quad (2.27)$$

$$\gamma_2 > 1, \quad (2.28)$$

ou seja, a espécie 1 é competitivamente superior à espécie 2. Vamos procurar soluções deste sistema de equações na forma de ondas viajantes. Para este fim usaremos as equações (2.25) e (2.26), que serão reescritas em termos de uma nova variável z que representa a equação da onda viajante, $z = x + y - ct$ para $c > 0$. Para isso faremos as seguintes considerações:

$$\theta_i = \theta_i(z), \quad i = 1, 2,$$

$$c \frac{d\theta_1}{dz} + 2 \frac{d^2 \theta_1}{dz^2} + \theta_1 [1 - \theta_1 - \gamma_1 \theta_2] = 0, \quad (2.29)$$

$$c \frac{d\theta_2}{dz} + 2\kappa \frac{d^2 \theta_2}{dz^2} + \alpha \theta_2 [1 - \theta_2 - \gamma_2 \theta_1] = 0, \quad (2.30)$$

sujeita às condições de contorno: $\theta_1 = 1, \theta_2 = 0$ em $z \rightarrow -\infty$ e $\theta_1 = 0, \theta_2 = 1$, em $z \rightarrow \infty$. Isto é, assintoticamente a espécie θ_1 , que é uma competidora mais forte, expulsa a espécie θ_2 de seu território. Essa expulsão se dá como uma onda que se propaga com velocidade c a qual vamos determinar.

As equações (2.25) e (2.26) não podem ser resolvidas analiticamente. Há, porém, um caso em que elas podem ser reduzidas à equação de Fisher-Kolmogorov, e que ilustra claramente a situação mais geral. Tomaremos $\kappa = \alpha = 1$, $\theta_1 + \theta_2 = \theta = 1$ e $\gamma_1 + \gamma_2 = 2$. A equação (2.29) ficará então da seguinte forma:

$$c \frac{d\theta_1}{dz} + 2 \frac{d^2\theta_1}{dz^2} + (1 - \gamma_1)\theta_1(1 - \theta_1) = 0. \quad (2.31)$$

Que é a equação de Fisher-Kolmogorov para a espécie θ_1 . A partir dela podemos calcular a velocidade da frente de onda viajante resolvendo novamente uma matriz jacobiana e determinando seus autovalores que representam a velocidade da onda viajante [Apêndice A].

$$\begin{vmatrix} \frac{c}{2} - \lambda & \frac{1}{2}(1 - \gamma_1) \\ 1 & -\lambda \end{vmatrix} = 0.$$

A velocidade da frente de onda viajante será:

$$c = [8(1 - \gamma_1)]^{1/2}, \quad (2.32)$$

com $\gamma_1 < 1$.

Esta velocidade representa a velocidade com que a espécie competitivamente superior invade o território da espécie inferior.

A situação aqui apresentada ilustra um problema muito comum para equações do tipo reação-difusão em domínios limitados que é a existência de frentes ligando estados estacionários da equação. Em geral, um estado de menor energia “invade” o de maior energia, gerando frentes de propagação.

Capítulo 3

Populações em habitats limitados

3.1 Uma população não interagente

Um fato conhecido em biogeografia insular, é que uma certa espécie pode habitar um dado fragmento (de floresta, ou uma ilha, por exemplo) se esse fragmento tiver um tamanho mínimo [21]. Abaixo deste tamanho mínimo, a população da espécie em consideração irá assintoticamente a zero. Acima, crescerá até o limite imposto pela saturação.

É possível entender esse tamanho mínimo estudando a equação de Fisher-Kolmogorov em um domínio finito[23]:

$$\frac{du}{dt} = au(1 - u) + D\nabla^2 u, \quad (3.1)$$

$$(x, y) \in \Omega \subset \mathbb{R}^2 \text{ e } u(x, y)|_{\partial\Omega} = 0.$$

Em uma dimensão espacial é possível resolver esta equação, com condições de Dirichlet, em termos de funções elípticas de Jacobi. Em duas dimensões espaciais não se conhece solução analítica, mas é possível obter resultados numéricos baseados na teoria das equações diferenciais parabólicas. Em suma, o resultado que se obtém duas dimensões é que há uma área crítica que viabiliza a vida no fragmento, a qual é dada por:

$$A_c = \pi^2 \frac{D}{a} \quad (3.2)$$

Na figura (3.1) mostramos a solução da equação de Fisher-Kolmogorov em um domínio quadrado no qual a população é viável. O gráfico foi obtido por integração

numérica da equação (3.1) usando códigos padrão do software Matlab. Já na figura (3.2) fizemos o gráfico do máximo da solução da equação de Fisher-Kolmogorov na situação em termos da área do fragmento. Observa-se, claramnete, um comportamento crítico. Por fim, na figura (3.3), fizemos um gráfico equivalente ao (3.1) para uma geometria circular do fragmento. Em todas as integrações numéricas fizemos $D = a = 1$.

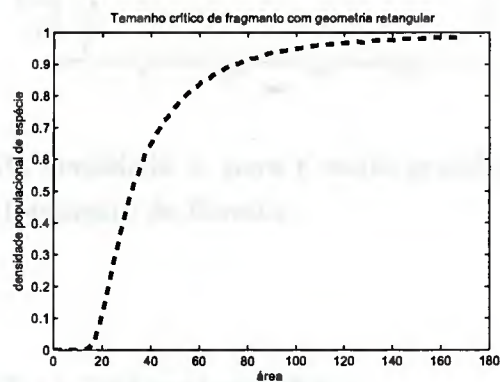


Figura 3.1: Máxima densidade u , para t muito grande, em termos da área de geometria quadrada do fragmento.

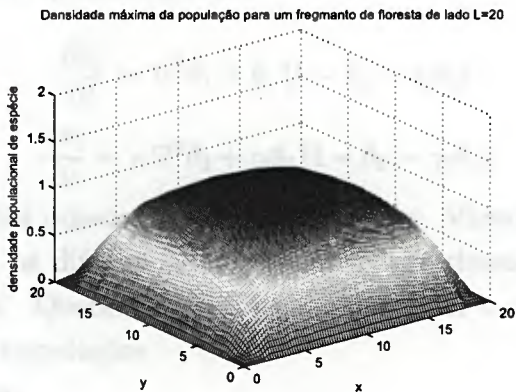


Figura 3.2: Solução da equação de Fisher-Kolmogorov.

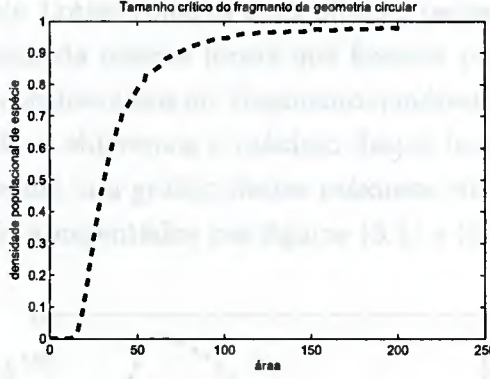


Figura 3.3: Máximo da densidade u , para t muito grande, em termos da área de geometria circular do fragmento de floresta.

3.2 Populações interagentes

Estamos interessados, nesta dissertação, em estudar espécies interagentes e como a restrição do tamanho do habitat disponível afeta a dinâmica destas populações. Isto nos leva, naturalmente, a considerar novamente as equações de Lotka-Volterra para duas populações que competem entre si:

$$\frac{\partial \theta_1}{\partial t} = \nabla^2 \theta_1 + \theta_1 [1 - \theta_1 - \gamma_1 \theta_2] \quad (3.3)$$

$$\frac{\partial \theta_2}{\partial t} = \kappa \nabla^2 \theta_2 + \alpha \theta_2 [1 - \theta_2 - \gamma_2 \theta_1] \quad (3.4)$$

Estas duas equações possuem quatro parâmetros. Vamos fazer a hipótese que $\kappa = \alpha = 1$, ou seja, as difusividades e taxas de crescimento intrínsecas das duas populações são iguais. Queremos, portanto, saber qual é o efeito da competição sobre a dinâmica das populações.

Ademais, tomamos:

$$\gamma_1 < 1 \quad (3.5)$$

$$\gamma_2 > 1 \quad (3.6)$$

Ou seja, θ_1 tem vantagem competitiva sobre θ_2 .

Para as equações de Lotka-Volterra com difusão (equações 3.3 e 3.4), fizemos uma integração numérica da mesma forma que fizemos para a equação de Fisher-Kolmogorov. Ou seja, consideramos um fragmento quadrado e integramos as equações diferenciais para θ_1 e θ_2 e obtivemos o máximo destas funções para tempos muito grandes. Fizemos, a seguir, um gráfico destes máximos em termos da área do fragmento. O resultado são apresentados nas figuras (3.4) e (3.5).

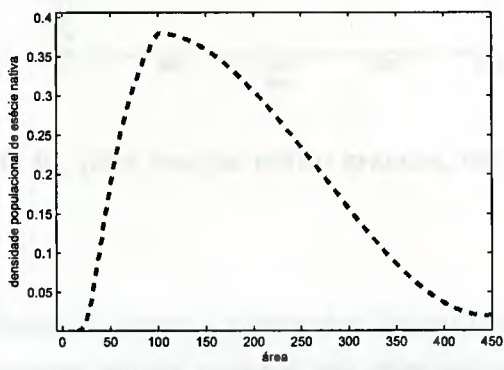


Figura 3.4: Máximo de θ_2 , para tempos muito grandes, em função da área do fragmento quadrado.

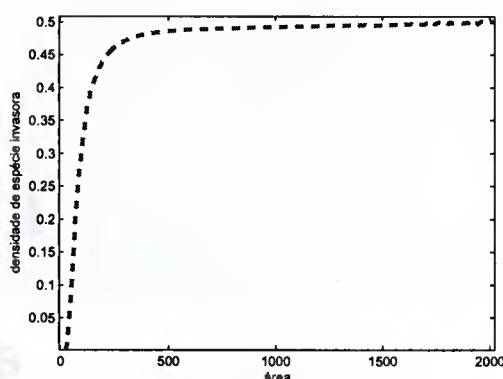


Figura 3.5: Máximo de θ_1 , para tempos muito grandes, em função da área do fragmento quadrado.

Que informação podemos obter a partir das figura(3.4) e (3.5)? Inicialmente, para áreas muito pequenas ambas espécies são eliminadas, como é de se esperar pelos resultados da secção anterior. No limite oposto, de áreas muito grandes, a espécie com vantagem competitiva elimina a espécie desfavorecida, o que era de se esperar também.

O caso mais interessante é para fragmentos de tamanhos intermediários. Vemos claramente que θ_1 e θ_2 podem coexistir para áreas de tamanho médio. De fato, vemos que a dependência do máximo assintótico de θ_1 com a área do fragmento é muito parecido com o comportamento predito pela equação de Fisher-Kolmogorov, para uma única espécie. Já para a espécie descrita por θ_2 , temos um comportamento diverso. A espécie que seria eliminada por competição se o fragmento fosse infinito, agora pode coexistir com θ_2 .

Chegamos, portanto, ao resultado que poderemos testar com dados de campo: em fragmentos limitados, espécies que seriam eliminadas por competição, podem subsistir e coexistir com o seu competidor. Chamaremos este fenômeno de coexistência mediada por escassez de espaço.

Capítulo 4

Palmeiras

4.1 Projeto PDBFF

O Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) é uma experiência levada a cabo pelo INPA da Amazônia e pelo Smithsonian Institution visando estudar os efeitos da fragmentação do habitat sobre a abundância e diversidade de espécies. Ele é desenvolvido numa região de 1000km^2 localizada a 80km de Manaus, e sua implantação data de 1979. Trata-se do mais longo e maior estudo experimental sobre fragmentos de floresta [24]. À guisa de ilustração, mostraremos abaixo algumas áreas de estudo.



Figura 4.1: Foto de satélite da fazenda Dimona.

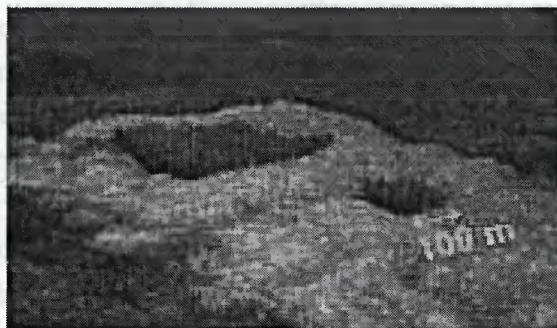


Figura 4.2: Fragmento de floresta objeto de estudos de PDBFF[27].

Os dados obtidos pelo PDBFF permite comparar adundância de espécies entre os diversos fragmentos e a floresta contínua. Estes dados podem, ademais, ser comparados com as abundâncias antes da fragmentação, medidas na época da implantação do projeto. Estes dados estão disponíveis para árvores, pássaros de sub-bosque, mamíferos, anfíbios e vários grupos de invertebrados.

Dada a existência de fragmentos florestais de diversas áreas é possível determinar o efeito do tamanho do habitat sobre abundância de espécies. Ademais, há fragmentos mais e outros menos isolados, o que permite também produzir correlações entre abundância e isolamento.

4.2 Comunidade de palmeiras

Vamos nos fixar em alguns resultados oriundos do PDBFF, publicados em [13] e [25], a respeito de comunidades de palmeiras. Referimo-nos aqui a um estudo sobre abundância de diferentes tipos de palmeiras (mais rigorosamente, diferentes *taxa* de palmeiras) que dominam o sub-bosque da floresta no local da observação.

Os trabalhos a que nos referimos acima tratam de recenciamento de palmeiras, ou seja, contam o número de palmeiras existentes em diversos fragmentos. No total foram investigados 11 fragmentos, sendo suas áreas de 1ha, 10ha, 100ha e floresta* contínua.

*Florestas tropicais podem ser divididas, *grosso modo*, em um dossel constituído pelas copas das árvores, uma região abaixo do dossel indo até o chamada de sub-bosque e por fim a região do chão propriamente. Ademais, pode-se incluir na descrição as árvores emergentes e o solo.

A floresta contínua serve de controle. A partir dos dados referentes a ela podemos fazer uma separação das palmeiras em *dois* grupos: as comuns e as raras. Não entraremos aqui nos detalhes de como fazer qualitativamente esta separação, mas essencialmente os grupos são definidos por terem maior (comum) ou menor (raras) densidades.

Já nos fragmentos podemos dividir as palmeiras em *três* grupos: além das comuns e das raras, como na floresta contínua, aparecem *taxa* que não existem nesta última. Chamá-lo-emos de invasoras.

Na observação relatada[13] e [25] há 36 *taxa*: 21 comuns, 10 raras e 5 invasoras. Reproduzimos de [13] três figuras que sumarizam os resultados.

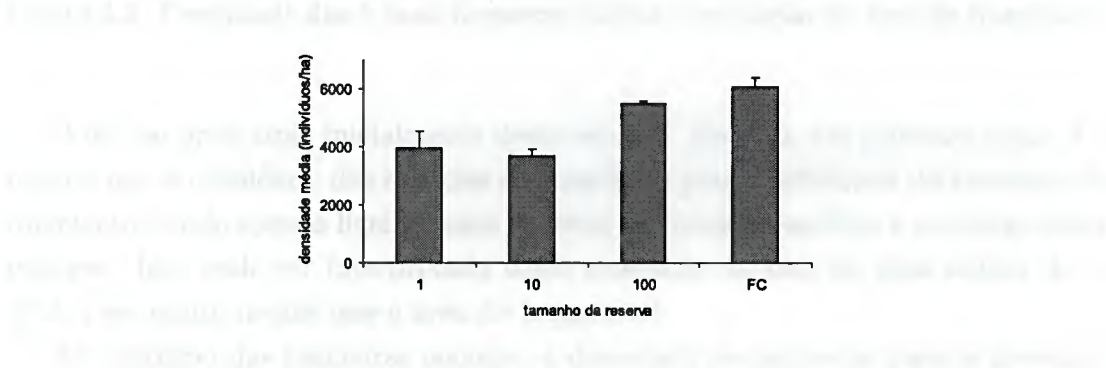


Figura 4.3: Densidade das 21 *taxa* comum juntas, em função da área do fragmento.

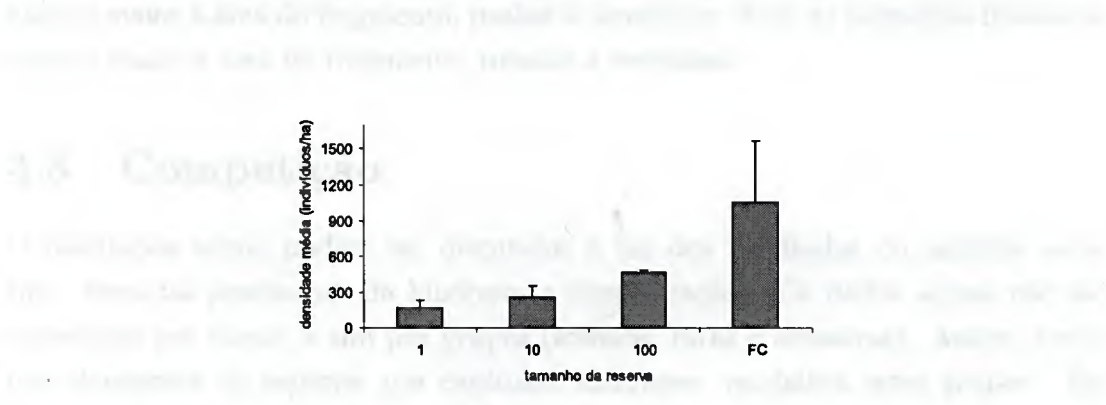


Figura 4.4: Densidade das 10 *taxa* raras juntas, em função da área do fragmento.

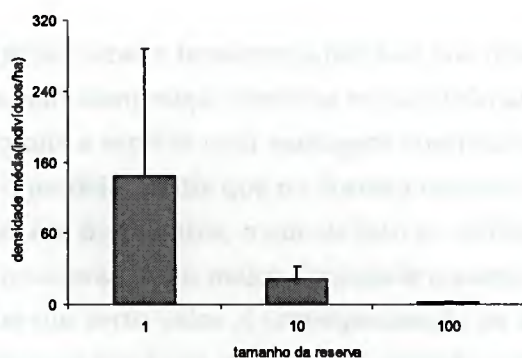


Figura 4.5: Densidade das 5 *taxa* invasoras juntas, em função da área do fragmento.

O que se pode tirar inicialmente deste estudo? Notório, em primeiro lugar, é o fato de que a densidade das espécies comuns sofre pouca influência do tamanho do fragmento, sendo apenas ligeiramente superior na floresta contínua e nos fragmentos maiores. Isto pode ser interpretado como resultado do fato da área crítica $A_c = \pi^2 D/a$ ser muito menor que a área do fragmento[†].

Ao contrário das palmeiras comuns, a densidade de palmeiras raras e invasoras se correlaciona fortemente com o tamanho dos fragmentos. Para as palmeiras raras, quanto maior a área do fragmento, **maior** a densidade. Para as palmeiras invasoras, quanto maior a área do fragmento, **menor** a densidade.

4.3 Competição

O resultados acima podem ser discutidos à luz dos resultados do capítulo anterior. Para tal precisamos de hipóteses e simplificações. Os dados acima não são específicos por *taxon*, e sim por grupos (comuns, raras e invasoras). Assim, aquilo que chamamos de espécies nos capítulos anteriores, modelará estes grupos. Em princípio, teríamos então um modelo de três espécies: palmeiras comuns, raras e invasoras. No entanto, como vimos, a densidade de palmeiras comuns é próxima de uma constante. Assim sendo, esta espécie não tem comportamento dinâmico relevante e pode ser considerada como substrato, um habitat no qual as outras duas

[†]Lembremos que a área crítica é específica de cada *taxon*.

espécies evoluem.

A dinâmica das espécies raras e invasoras ajusta-se aos resultados de um modelo do tipo Lotka-Volterra com competição descrito no capítulo anterior, se supusermos serem as palmeiras comuns a espécie com vantagem competitiva sobre as palmeiras invasoras. Neste caso, o modelo prediz que na floresta contínua não haverá invasoras e estas estarão presentes em fragmentos, o que de fato se verifica. Ademais, o modelo prediz que as espécies invasoras terão maior densidade quanto menor o fragmento se a sua área for maior que um certo valor A correspondendo ao máximo da figura[3.4]. Os resultados observacionais mostram isto. O que os dados não podem nos mostrar é que para áreas muito menores, a densidade de invasores decai a zero.

Os dados de recenseamento utilizam estatísticas com um número finito, e muitas vezes reduzido, de indivíduos. Ademais, as áreas existentes são fixas e não se pode, por exemplo, investigar o que acontece abaixo de, no caso em apreço, 1ha. Assim, a presumida queda da população de invasoras para pequenas áreas, não pode ser aqui observada.

4.4 Outros fatores

A discussão da seção anterior mostra que os dados sobre a comunidade de palmeiras do PDBFF são compatíveis com um modelo de competição do tipo Lotka-Volterra com difusão, que prediz a possibilidade de uma coexistência de espécie mediada por escassez de espaço. É importante lembrar que o único fator gerador desta coexistência é a não homogeneidade do habitat. Neste ponto, é necessário que os fatores bióticos e abióticos que influenciam um fragmento podem ser diferentes daqueles da floresta contínua. Há efeitos como o fato da luz incidente ser maior nas bordas, por exemplo, não são levadas em conta no modelo matemático. O fato também é que nenhum fragmento é completamente isolado e que migrações entre fragmentos podem ser importantes. Outros efeitos da fragmentação sobre a estrutura de uma comunidade podem ser também considerados[25]. O que no entanto ressaltamos aqui é que a escassez de espaço é por si só um fator que favorece a coexistência de duas espécies.

Capítulo 5

Comentários finais e perspectivas

Nesta dissertação estudamos a dinâmica espacial de populações que podem crescer, apresentar saturação, difundir-se e interagir com outras. Tratam-se de elementos básicos que articulam a dinâmica de um ecossistema. Nessa dinâmica participam fatores, e o trabalho de modelagem passa por fazer hipóteses sobre a importância relativa de diversos elementos e reter aquela que captura o que é essencial aos processos.

Muitas vezes utiliza-se a nomenclatura de “dinâmica espacial” ou “efeitos espaciais” para descrever como uma população se distribui no espaço. Vimos aqui alguns fenômenos espaciais. Em especial, a nossa atenção se voltou para o caso em que o espaço disponível é finito. Ou seja, nossos modelos matemáticos são resolvidos em um domínio limitado.

Quando o espaço é limitado, uma população de uma única espécie que seja descrita pela equação de Fisher-Kolmogorov (comportando crescimento, saturação e difusão) só é viável se a área do domínio for maior que um certo tamanho crítico $A_c = \pi^2 D/a$. A viabilidade aqui é entendida como a densidade indo a um valor diferente de zero para $t \rightarrow \infty$.

Na parte final desta dissertação ocupamo-nos de populações de espécies que competem entre si. Quando o espaço disponível é ilimitado, e a competição é forte, de tal modo que uma das espécies tem vantagem sobre a outra, vale o princípio de *exclusão competitiva*, ou seja, a espécie com vantagens competitivas elimina a espécie em desvantagem. Já se o espaço disponível for limitado, o princípio deixa de valer. Para tamanhos de habitat nem demasiadamente pequenos (nos quais as

espécies seriam inviáveis) e nem demasiadamente grandes (que seriam modeladas como sendo ilimitados) é possível a coexistência entre as espécies. A este resultado, chamamos de coexistência madiada por escassez de espaço.

Finalmente, pudemos constatar que o modelo de espécies em competição em um habitat restrito se aplica à dinâmica de populações de palmeiras em sub-bosque em fragmentos de floresta amazônica, onde a competição se dá entre palmeiras raras e palmeiras invasoras.

Diversas perspectivas se delineiam a partir dos resultados obtidos. Atemo-nos a alguns:

- Mudanças de condições de fronteiras. No caso que estudamos, impusemos que a densidade das populações é zero fora do fragmento. São ditas “condições duras”, as quais nem sempre são realistas. Permitir a existência de populações fora do fragmento é uma melhora nos modelos a ser implementado.
- Correlato ao item anterior, é possível que populações de fragmentos distantes se comuniquem, ou então que haja um fluxo migratório [26] entre floresta contínua e o fragmento em estudo.
- Quanto ao estudo de comunidades de palmeiras, fizemos uso de um modelo matemático que todo um tipo de *taxa* é unificado com uma população. De fato, tratamos de diversas *taxa*, cada qual com sua dinâmica. Um exame mais fino de dinâmica de duas populações pode ser muito interessante.

Apêndice A

Cálculo da velocidade da frente de onda viajante

Adotando o procedimento usado acima podemos calcular a velocidade da frente de onda viajante. Para isso usaremos a equação de Fisher-Kolmogorov em uma dimensão:

$$\frac{du(x, t)}{dt} = u(1 - u) + D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} \quad (\text{A.1})$$

A equação acima será reescrita em função de uma nova variável z . Essa nova variável representa a equação da frente de onda viajante:

$$z = x - ct \quad (\text{A.2})$$

Então $u(x, t) = U(z)$ e a equação de Fisher-Kolmogorov ficará da seguinte forma

$$U'' + cU' + U(1 - U) = 0 \quad (\text{A.3})$$

A solução dessa equação ligará seus pontos fixos quando $z \rightarrow \infty$, então essa solução será da seguinte forma:

$$\lim_{z \rightarrow \infty} U(z) = 0 \quad (\text{A.4})$$

$$\lim_{z \rightarrow -\infty} U(z) = 1 \quad (\text{A.5})$$

Podemos escrever a equação (A.11), de segunda ordem, por duas equações de primeira ordem para podermos analisar o plano de fase:

$$\frac{dU}{dt} = U' = V \quad (\text{A.6})$$

$$\frac{dV}{dt} = V' = U'' \quad (\text{A.7})$$

$$U'' = -cU' - U(1 - U) = -cV - U(1 - U) \quad (\text{A.8})$$

$$V' = -cV - U(1 - U) \quad (\text{A.9})$$

Este plano de fase apresenta dois pontos fixos para (U, V) , eles serão $(0, 0)$, ponto fixo estável e $(1, 0)$, ponto fixo instável. Dividindo a equação (A.7) pela equação (A.6), tem-se:

$$\frac{dV}{dU} = \frac{-cV - U(1 - U)}{V} \quad (\text{A.10})$$

Agora podemos escrever a matriz:

$$\begin{vmatrix} -c - \lambda & -U(1 - U) \\ 1 & -\lambda \end{vmatrix} = 0$$

Os autovalores para cada ponto fixo $(0, 0)$ serão:

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2}[-c \pm (c^2 - 4)^{1/2}] \quad (\text{A.11})$$

Nesse caso teremos, na origem um nó estável se $c^2 > 4$ e uma espiral estável se $c^2 < 4$.

Para o estado estacionário $(1, 0)$ tem-se os seguintes autovalores:

$$\lambda_{\pm} = \frac{1}{2}[-c \pm (c^2 + 4)^{1/2}] \quad (\text{A.12})$$

Nesse caso teremos um ponto de sela.

A solução que representa a frente de onda viajante é dada pela trajetória que sai do ponto $(1, 0)$ e vai assintoticamente ao ponto $(0, 0)$ [1].

Apêndice B

Solução da equação de difusão

A equação de difusão (B.1) pode ser resolvida usando o método da transformada de Laplace:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad (\text{B.1})$$

Após a aplicação da transformada de Laplace na equação (B.1) em relação ao tempo tem-se:

$$L_t \left[\frac{\partial u}{\partial t} \right] = D L_t \left[\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \right] \quad (\text{B.2})$$

A solução da equação (B.2) é:

$$s u(x, s) - u(x, 0) = D \frac{d^2 u(x, s)}{dx^2} \quad (\text{B.3})$$

A aplicação da transformada de Laplace em relação a x na equação (B.3):

$$s L_x [u(x, s)] - L_x [u(x, 0)] = D L_x \left[\frac{d^2 u(x, s)}{dx^2} \right] \quad (\text{B.4})$$

cuja solução é:

$$s u(w, s) - M = D [w^2 u(w, s) - w u(0, s) - u_x(0, s)] \quad (\text{B.5})$$

usando a seguinte condição inicial: $L_x [u(x, 0)] = L_x [M \delta(x)] = M$ e fazendo $u(0, s) = u_x(0, s) = 0$ tem-se:

$$s u(w, s) - M = D [w^2 u(w, s)] \quad (\text{B.6})$$

$$u(w, s) [s - D w^2] = M \quad (\text{B.7})$$

$$u(w, s) = \frac{-M}{D[w^2 - s/D]} \quad (\text{B.8})$$

As relações com as transformadas de Laplace para inúmeras funções são tabeladas, abaixo segue as relações que serão usadas para resolver a equação de difusão:

$$1. \quad L_w^{-1} \left[\frac{1}{w^2 - a^2} \right] = \frac{1}{a} \sinh(ax) \quad (\text{B.9})$$

$$2. \quad L_s^{-1} [F(s)] = f(t) \quad (\text{B.10})$$

$$3. \quad L_s^{-1} \left[\frac{1}{\sqrt{s}} \right] = \frac{1}{\sqrt{t\pi}} \quad (\text{B.11})$$

Então

$$u(x, s) = \frac{-M}{Da} \sinh(ax) \quad (\text{B.12})$$

onde $a = \left[\frac{s}{D} \right]^{1/2}$

$$u(x, s) = \frac{-M}{Da} [\exp(ax) - \exp(-ax)] \quad (\text{B.13})$$

quando $x \rightarrow \infty \Rightarrow \exp(ax) \rightarrow \infty$ e portanto esta parcela não contribuirá para a solução, a qual fica:

$$u(x, s) = \frac{M}{2\sqrt{Ds}} \exp(-s/D)^{1/2} x \quad (\text{B.14})$$

Fazendo as demais substituições, a solução da equação de difusão torna-se:

$$u(x, t) = \frac{M}{2\sqrt{D\pi t}} \exp(-x^2/4Dt) \quad (\text{B.15})$$

Referências Bibliográficas

- [1] J. D. Murray, *Mathematical Biology*, 3rd ed, Springer, 2002.
- [2] N. F. Britton, *Essential Mathematical Biology*, Springer, 2004.
- [3] J. L. Lockwood, M. F. Hoopes, M. P. Marchetti, *Invasion Ecology*, Blackwell Publishing, 2007.
- [4] 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*, Biological Conservation, 128, 182 (2006).
- [5] H. Rusak, *Forest Fragmentation*, www.ontarionature.org .
- [6] J. Bascompte, R. V. Sole, *Habitat Fragmentation and Extinction Thresholds in Spatially Explicit Models*, The Journal of Animal Ecology 65, 465 (1996).
- [7] R. J. Whitaker, J. M. Fernández-Palacios, *Island Biogeography*, Oxford 2007.
- [8] I. Hanski, O. Ovaskainen, *Metapopulation theory for fragmented landscapes*, Theoretical Population Biology 64, 119 (2003).
- [9] R. S. Cantrell, C. Cosner, V. Hutson, *Spatially Explicit Models for the Population Dynamics of a Species Colonizing an Island*, Mathematical Biosciences 136, 65 (1996).
- [10] E. O. Wilson, R. H. MacArthur, *The Theory of Island Biogeography*, Princeton 1967.
- [11] R. S. Cantrell, C. Cosner, *Insular Biogeographic Theory and Diffusion Models in Population Dynamics*, Theoretical Population Biology 45, 177 (1994).

- [12] C. S. Elton, *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*, Chicago 2000.
- [13] A. Scariot, *Consequências da fragmentação da floresta na comunidade de palmeiras na Amazônia central*, SÉRIE TÉCNICA IPEF, v. 12, n. 32, p. 71 (1998).
- [14] F. Reif, *Fundamentals of Statistical and Thermal Physics*, McGraw-Hill, 1985.
- [15] V. Hutson, Y. Lou, K. Mischaikow, *Convergence in competition models with small diffusion coefficients*, Journal of Differential Equation 211, 135 (2005).
- [16] S. R. A. Salinas, *Introdução à Física Estatística*, Edusp, 1997.
- [17] I. Hanski, *Metapopulation theory, its use and misuse*, Basic and Applied Ecology 5, 225 (2004).
- [18] O. Ovaskainen, I. Hanski, *How much does an individual fragment contribute to metapopulation dynamics and persistence?*, Theoretical Population Biology 64, 481 (2003).
- [19] Y. Kan-On, *Fisher wave fronts for the Lotka-Volterra competition model with diffusion*, Nonlinear Analysis, Theory, Methods Applications 28, 145 (1997).
- [20] S. Martínez, *The effect of diffusion for the multispecies Lotka-Volterra competition model*, Nonlinear Analysis: Real World Applications 4, 409 (2003).
- [21] J. G. Skellam, *Random Dispersal in Theoretical Populations*, Biometrika 38, 196 (1951).
- [22] P. G. S. de Carvalho, *Modelo de Fisher-Kolmogorov em Dinâmica Populacional com Capacidade de Suporte Espacialmente Dependente*, Tese de Doutorado, IFT-UNESP, São Paulo 2007.
- [23] V. M. Kenkre, M. N. Kuperman, *Applicability of the Fisher equation to bacterial population dynamics*, Physical Review E 67, 051921 (2003).
- [24] W. F. Laurance, T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurance and E. Sampaio, *Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-year investigation*, Conservation Biology 605, 16, (2002).

- [25] A. Scariot, *Forest fragmentation on palm diversity in central Amazonia*, Journal of Ecology 87, 66, (1999).
- [26] D. J. P. da Silva, *Dinâmica de um população em fragmentos unidimensionais*, Tese de Doutorado, IFT-UNESP, São Paulo 2008.
- [27] G. Ferraz, *et al*, *A Large-Scale Deforestation Experiment: Effects of Patch Area Isolation on Amazon Birds*, Science 315, 238, (2007).

