



Instituto de Física Teórica
Universidade Estadual Paulista

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

IFT-D.008/19

Dinâmica populacional de Predação Intraguilda dependente de espaço

Renato Antunes Costa de Andrade

Orientador

Roberto André Kraenkel

Co-orientador

Renato Mendes Coutinho

Julho de 2019

A553d Andrade, Renato Antunes Costa de
Dinâmica populacional de predação intraguildd dependente de espaço /
Renato Antunes Costa de Andrade. – São Paulo, 2019
41 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

Resumo

Muito é discutido dentro e fora do meio acadêmico a respeito do impacto que o desmatamento e a atividade humana de forma geral têm sobre a diversidade das paisagens naturais. Por se tratar de uma preocupação recente da perspectiva da escala de tempo da história da civilização, trata-se de um fenômeno cujos mecanismos ainda se encontram em pleno processo de esclarecimento, embora não haja dúvida de sua existência.

Nesse contexto, as ferramentas matemáticas e computacionais podem fornecer contribuições substanciais para a sistematização e a descrição precisa das causas e efeitos envolvidos nesse processo, muitas vezes por meio de resultados importantes e pouco intuitivos. Por exemplo, podem-se criar modelos matemáticos que avaliem os efeitos da restrição de habitat nos chamados *módulos de comunidade*, fornecendo previsões relevantes para casos limite de sistemas biológicos reais. Apesar disso, ainda existem muitas lacunas teóricas na literatura subjacente.

O seguinte trabalho procurou então contribuir para o caso particular do módulo de comunidade conhecido como Predação Intraguildd utilizando Equações Diferenciais Parciais do tipo Reação-Difusão. Após uma breve revisão bibliográfica de alguns modelos de Dinâmica de Populações, o estudo dessas equações se deu por métodos de aproximação das soluções. Além de integrações numéricas, utilizamos um método de aproximação baseado em princípios variacionais capaz de reproduzir os principais aspectos esperados das soluções das equações. A aproximação foi capaz de fornecer estimativas para tamanhos críticos de habitat para a coexistência das espécies envolvidas no modelo proposto de Predação Intraguildd. Adicionalmente, ela também capturou com eficiência a dependência do comportamento oscilatório do modelo em relação ao tamanho do habitat e fornece possíveis direções para eventuais trabalhos futuros.

Palavras-chave: Dinâmica de Populações, Predação Intraguildd, Métodos Variacionais, Tamanho crítico de *patch*

Áreas do conhecimento: Biologia Matemática, Ecologia Teórica

Abstract

Much is discussed within and outside the academic world about the impact that deforestation and human activity in general have on the diversity of natural landscapes. Because it is a recent concern from the perspective of the time scale of the history of civilization, it is a phenomenon whose mechanisms are still in the process of clarification, although there is no doubt of its existence.

In this context, mathematical and computational tools can provide substantial contributions to the systematization and precise description of the causes and effects involved in this process, often through important and unintuitive results. For example, it is possible to create mathematical models that evaluate the effects of habitat restriction on the so-called *community modules*, providing relevant predictions for limit cases of real biological systems. Despite this, there are still many theoretical gaps in the underlying literature.

The following work then sought to contribute to this in the particular case of the community module known as Intraguild Predation using Reaction-Diffusion Partial Differential Equations. After a brief bibliographical review of some models of Population Dynamics, the study of these equations was given by methods of approximation of the solutions. In addition to numerical integrations, we used a method of approximation based on variational principles capable of reproducing the main expected aspects of the solutions. The approximation was able to provide estimates for critical habitat sizes for the coexistence of the species involved in the proposed Intraguild Predation model. In addition, it also efficiently captured the dependence of the model's oscillatory behavior on habitat size and gives guidelines for possible future studies.

Keywords: Population Dynamics, Intraguild Predation, Variational Methods, Critical *patch* size

Related fields: Mathematical Biology, Theoretical Ecology

Agradecimentos

Agradeço à FAPESP, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo, pelo suporte financeiro concedido em convênio - Processo 2017/11903-2, 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.)

Ao Roberto Kraenkel, pela orientação atenciosa e por fornecer um ambiente de discussão sempre aberto a novas ideias e interesses.

Ao Renato Coutinho pela co-orientação e pelas discussões sempre motivadoras. Ao Gabriel Maciel e ao Silas Poloni por todas as dicas valiosas.

Aos meus colegas do IFT, pelo apoio e pelas conversas descontraídas. A todos os funcionários do IFT que tornam o instituto um ambiente amigável para a produção científica.

À minha família, pelo apoio incondicional em todas as etapas da minha vida.

Sumário

1	Introdução	5
2	Modelos Simples de Dinâmica Populacional	8
2.1	Uma Espécie	8
2.2	Lokta-Volterra	10
2.3	Competição por exploração - A regra do R^*	13
3	Dinâmica populacional no espaço	15
3.1	Crescimento exponencial	16
3.2	Crescimento logístico	17
3.3	Outros modelos	18
4	Predação Intraguilda (IGP)	19
5	A Aproximação Variacional	23
6	Predação Intraguilda dependente de espaço	25
6.1	Utilizando a Aproximação Variacional	26
6.2	Comparação com soluções numéricas das EDPs	30
6.2.1	Produtividade x Tamanho do Domínio	30
6.2.2	Oscilações	33
7	Conclusão	36

1. Introdução

Uma das consequências mais imediatas da ocupação humana nas paisagens naturais é a fragmentação de habitat. Por exemplo, o desmatamento para expansão da fronteira agropecuária pode transformar um ambiente florestal contíguo, habitat de diversas espécies de animais, num conjunto de regiões florestais menores e desconectadas com área total menor que a original.

Entender os efeitos precisos desse processo no ambiente é portanto um ponto central da pesquisa em ecologia [Fahrig, 2007] e é o substrato de muitos estudos científicos frequentemente divergentes em suas conclusões [Fletcher Jr et al., 2018, Fahrig et al., 2019]. No entanto, é consenso entre estudos teóricos e experimentais de que existe influência não-nula por parte da fragmentação e da heterogeneidade espacial na diversidade dos ambientes naturais. Assim, sabendo que a diversidade tem um papel fundamental no fornecimento de recursos para a existência da vida na Terra [Levin et al., 2009], humana ou não, o entendimento dos mecanismos pelos quais a fragmentação influencia a riqueza dos ambientes naturais é essencial.

Contudo, a realização de experimentos que avaliem esses efeitos de maneira controlada pode ser muito custosa (em tempo e dinheiro) ou até inviável. Uma forma muito utilizada de se obter conhecimento de interações entre populações de diferentes espécies capaz de evitar essa dificuldade é o uso de Modelos Matemáticos - descrições simplificadas de sistemas reais capazes de fornecer previsões relevantes a seu respeito. Dentre eles, destacamos os modelos de Dinâmica de Populações, que muitas vezes resultam em problemas matematicamente interessantes por si só, constituindo uma área altamente interdisciplinar que se encontra em estágio de pleno desenvolvimento, apesar de já possuir considerável literatura [Kot, 2001, Murray, 2003].

Como a fragmentação de habitat é, por definição, um efeito onde há heterogeneidade no espaço em que ocorre a dinâmica das populações, precisamos de modelos que considerem algum tipo de estrutura espacial. Muitas vezes isso acrescenta complexidade irrelevante para o estudo desejado, de forma que modelos com homogeneidade espacial (como os revisados no capítulo 2) são suficientes [Skellam, 1951]. Todavia, no caso em que o ambiente considerado não é homogêneo (como esperado nos casos que motivam esse trabalho) ou em que a distribuição inicial é heterogênea (como nos problemas de invasões biológicas), sua aplicabilidade é limitada. Aqui, estudamos um modelo com estrutura espacial baseado em *equações de Reação-Difusão*. Trata-se do formalismo mais fundamental ao incluir o espaço em modelos de dinâmica de populações por considerar o espaço explicitamente [Cantrell and Cosner, 2004], ao contrário de abordagens baseadas

em metapopulações ou fragmentos interconectados [Ovaskainen and Hanski, 2004].

Contudo, esse formalismo apresenta dificuldades técnicas por ser baseado em *equações diferenciais parciais* (ver capítulo 3), que são, mesmo nos modelos mais simples, difíceis de serem tratadas analiticamente. Dessa forma, o estudo desses modelos depende de métodos de aproximação das soluções, como as integrações numéricas, os Métodos Variacionais [Vujanovic and Jones, 1989] e o MOT [Cobbold and Lutscher, 2014]. Nesse trabalho, além das integrações numéricas utilizamos um método de aproximação baseado no Princípio de D'Alembert discutido no capítulo 5.

Em posse dessas ferramentas, muitos dos estudos se concentraram nos efeitos da limitação do habitat nas interações entre duas espécies [Briggs and Hoopes, 2004]. Argumenta-se, por exemplo, na capacidade da heterogeneidade espacial de estabilizar ciclos de predador-presa, servindo como uma possível solução para o chamado *paradoxo do enriquecimento* [Rosenzweig, 1971] (discutido brevemente no capítulo 2). Entretanto, a quantidade de trabalhos que avaliam tais efeitos na dinâmica entre três ou mais espécies envolvidas em alguma estrutura de interação, os chamados *módulos de comunidade*, exemplificados na figura 1.1, ainda é escassa. Eles podem ser entendidos como uma escala de complexidade intermediária entre as interações de duas espécies e a complexa rede de interações que compõe uma comunidade ecológica.

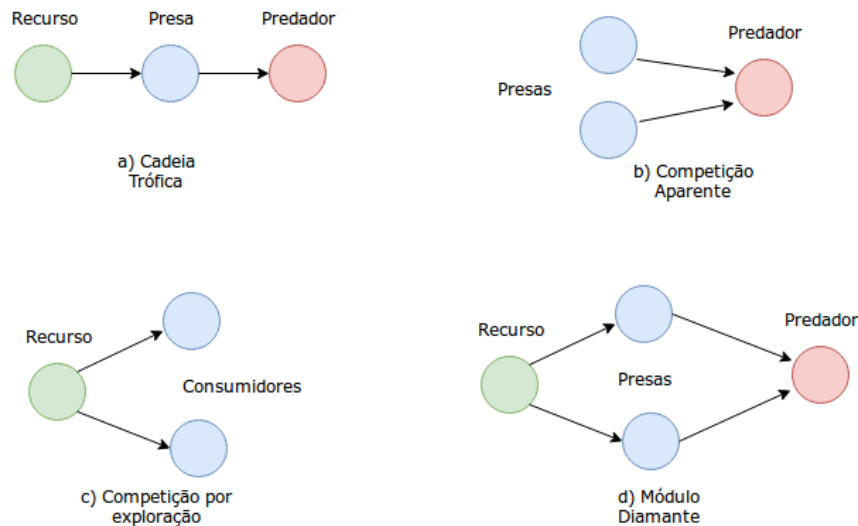


Figura 1.1: Quatro módulos de comunidade. (a) é uma Cadeia Trófica, (b) representa a Competição Aparente, (c) a Competição por Recursos ou por Exploração e (d) Predação sobre Presas Competidoras - também chamado de Módulo Diamante. As setas representam interação e estão sempre apontadas para o consumidor.

Entre os módulos de comunidade, destacamos o chamado *Predação Intraguilda*. A definição de *Guilda* de [Levin et al., 2009] é “um conjunto de espécies que utilizam um mesmo recurso de maneira similar e potencialmente competem entre si”. A Predação Intraguilda surge, então, quando existe predação entre as espécies de uma guilda. Um esquema de um sistema desse tipo é exibido na figura 1.2. A coexistência das três espécies depende de um sutil balanço entre a intensidade da predação e da competição pelo recurso. Apesar

disso, muitos módulos de interação como esse são observados na natureza [Polis et al., 1989], gerando um profícuo ambiente para estudos científicos que procuram formalizar os mecanismos que permitem sua existência de maneira estável.

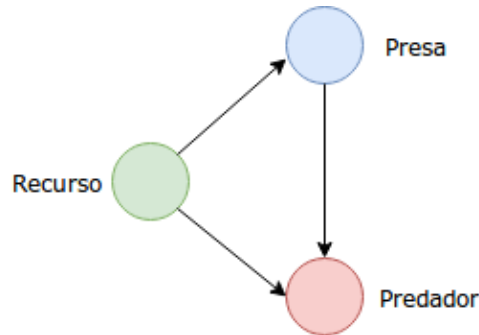


Figura 1.2: Diagrama da Predação Intraguilda. As setas representam interação e estão sempre apontadas para o consumidor.

Assim como os demais módulos de comunidade, o modelo de predação intraguilda ainda foi pouco estudado de maneira sistemática em relação a como a heterogeneidade espacial influencia a coexistência das espécies envolvidas. Esse trabalho teve como uma das principais motivações o preenchimento dessa lacuna. O estudo se deu por meio de equações de Reação-Difusão (ver capítulo 6), fazendo referência ao modelo no espaço homogêneo brevemente revisado no capítulo 4 e em como a estrutura espacial pode enriquecer as previsões levantadas por [Holt and Polis, 1997].

No intuito de contextualizar o trabalho na literatura existente, iniciamos com uma breve revisão de resultados clássicos de dinâmica de populações independentes de espaço no capítulo 2, e dependentes de espaço no capítulo 3. No capítulo 4 damos especial atenção ao sistema de Predação Intraguilda no espaço homogêneo para levantar alguns pontos a que também nos referiremos mais à frente. Em seguida, no capítulo 5, explicamos a aproximação variacional, a ser devidamente utilizada no capítulo 6, que exhibe e discute os resultados originais obtidos para o sistema proposto de Predação Intraguilda no espaço heterogêneo.

2. Modelos Simples de Dinâmica Populacional

Neste capítulo selecionamos alguns modelos de dinâmica de populações (já que eles consistem em extensa literatura), que podem ser combinados e/ou modificados para modelar sistemas biológicos independentes de espaço mais complexos.

2.1 Uma Espécie

A primeira tentativa de modelagem da dinâmica de uma população é atribuída a Malthus (1798). Nela, considera-se que o número de indivíduos da população é uma função que varia continuamente no tempo: $N(t)$. Assume-se que a *taxa de variação* do número de indivíduos é um simples balanço entre taxa de natalidade e a taxa de mortalidade da população. Matematicamente, isso pode ser traduzido em termos da *equação diferencial ordinária* a ser satisfeita pela função $N(t)$:

$$\frac{dN}{dt} = bN - mN$$

onde b e m são as taxas de natalidade e mortalidade *per capita* da população, respectivamente, supostas constantes. Definindo $r = b - m$, essa equação pode ser reescrita como

$$\frac{dN}{dt} = rN \tag{2.1}$$

Dada uma *condição inicial* $N_0 \geq 0$, que denota o número de indivíduos no instante $t = 0$, a solução dessa equação é única e dada por

$$N(t) = N_0 e^{rt}$$

Fixado N_0 , o comportamento dessa função é completamente determinado pelo sinal de r , chamada de *taxa de crescimento per capita* da população. Se $r > 0$ ($b > m$), a população cresce indefinidamente. Se $r < 0$ ($m > b$), $N(t)$ decresce monotonicamente, tendendo a 0 quando $t \rightarrow \infty$. Se $r = 0$, a taxa de natalidade se iguala à de mortalidade e a população se mantém constante.

O modelo de Malthus (1798) pode representar a evolução temporal de uma população isolada que dispõe de recursos em abundância (como o estágio inicial de crescimento de uma população de bactérias numa placa de Petri). Apesar de sua grande limitação de

aplicação a populações reais, é uma peça fundamental na construção da teoria de Dinâmica de Populações, podendo ser entendido como um caso limite.

Uma forma de contornar o problema da população crescer indefinidamente é através do modelo de *crescimento logístico*. Nele, considera-se que a população dispõe de recursos (alimento, espaço, etc.) finitos para reprodução, de forma que deve haver competição entre os indivíduos. Assume-se que taxa de crescimento da população decresce linearmente com sua densidade em relação a um número máximo de indivíduos sustentado (no regime estacionário) pelo ambiente, chamado de *capacidade de suporte*, normalmente denotado por K . Dessa forma, a taxa de crescimento pode ser escrita como

$$r\left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

com $r > 0$ e a equação logística (também chamada de equação de Pearl-Verhulst) fica

$$\frac{dN}{dt} = r\left(1 - \frac{N}{K}\right)N \quad (2.2)$$

Essa equação também possui solução analítica (obtida, por exemplo, ao tratá-la como uma equação de variáveis separáveis):

$$N(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{N_0} - 1\right)e^{-rt}}$$

dada condição inicial $N_0 \geq 0$.

Contudo, as principais propriedades dessa solução podem ser obtidas facilmente de (2.2). Os pontos fixos são $N^* = 0$ (instável) e $N^* = K$ (estável). Se $0 < N_0 < K$, N cresce e tende à capacidade de suporte K em $t \rightarrow \infty$. Se $N_0 > K$, N decresce atingindo assintoticamente K . Esse resultado é exibido na figura 2.1.

Apesar de mais biologicamente preciso que o modelo de Malthus, o modelo de crescimento logístico apresenta uma grande dificuldade empírica: a estimativa da capacidade de suporte K , que encapsula um possivelmente complexo mecanismo de competição. Em geral, só seria possível estimar K realizando o experimento de competição sob condições específicas, não necessariamente condizentes com o sistema biológico real que se deseja estudar, do qual muitas vezes não se tem conhecimento completo dos mecanismos de competição e interação.

Alternativamente, pode-se deliberadamente produzir um sistema biológico artificial no qual os mecanismos responsáveis pela evolução temporal da população são explicitamente modelados e descritos por parâmetros facilmente controlados. Isso acontece no caso do chamado *modelo de crescimento quimiostático* [Turchin, 2003]. Um Quimiostato é um aparato experimental no qual uma solução contendo meio de crescimento estéril é adicionado a uma câmara a uma taxa e a uma concentração controladas. A câmara contendo a população de interesse (tipicamente, micro-organismos) mantém seu volume constante devido à retirada do excesso de meio, contendo micro-organismos.

Espera-se, nessas condições, que o número de indivíduos da população se comporte de acordo com a seguinte equação

$$\frac{dN}{dt} = \mu - \phi N \quad (2.3)$$

onde μ está associada à concentração do meio na solução que adentra o quimiostato e ϕ à taxa com que o volume entra/deixa o quimiostato de forma a manter seu volume constante. Ou seja, são parâmetros que podem ser regulados experimentalmente. A solução de (2.3) é facilmente obtida como sendo

$$N(t) = \frac{1}{\phi} [C e^{-\phi t} + \mu]$$

onde C é uma constante determinada pela população inicial. Como poderia ser previsto de (2.3), a população de equilíbrio (i.e. para $t \rightarrow \infty$) é $\frac{\mu}{\phi}$ e independe da condição inicial.

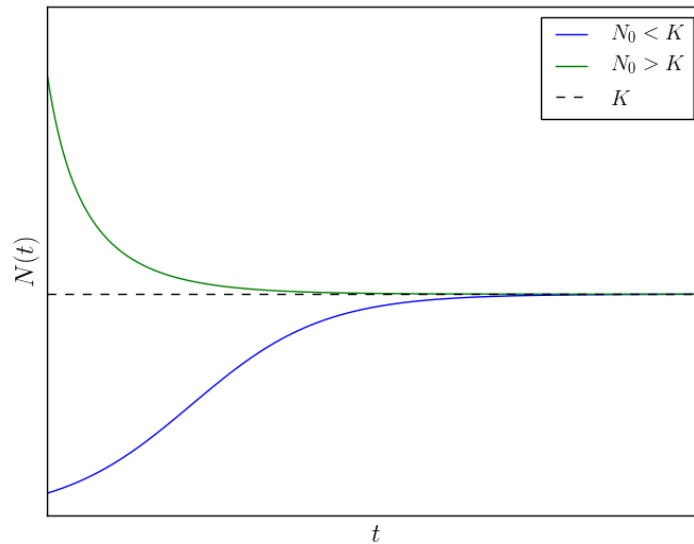


Figura 2.1: Crescimento logístico

2.2 Lokta-Volterra

Lokta (1925) e Volterra (1931) são conhecidos por seus trabalhos pioneiros na modelagem de dinâmica de populações de espécies em interações ecológicas. A cada espécie i é atribuída uma função $P_i(t)$ que determina a evolução temporal do número de indivíduos de sua população no tempo. Na forma mais geral do modelo de Lokta-Volterra, as equações que descrevem a dinâmica de n espécies são, então

$$\frac{dP_i}{dt} = \left(a_i + \sum_{j=1}^n b_{ij} P_j \right) P_i, \quad i = 1, \dots, n \quad (2.4)$$

onde os coeficientes $a_i, b_{ij} \forall i, j$ estão relacionados às interações entre as espécies envolvidas. Por exemplo, em um sistema em que as espécie i e j experienciem crescimento logístico e interajam competitivamente devemos ter $a_i, a_j > 0$, $b_{ii}, b_{jj} < 0$, $b_{ij} < 0$ e $b_{ji} < 0$.

Nessa classe de modelos, destacamos a descrição de um sistema de presa-predador ($n = 2$, portanto) em que a presa N * está sujeita a um regime de crescimento exponencial na ausência do predador P . Além disso, a população de predador decresce exponencialmente na ausência da presa. Esse sistema pode ser descrito por meio das equações

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN - cNP \\ \frac{dP}{dt} &= -mP + bNP \end{aligned} \quad (2.5)$$

onde r, c, m, b são constantes positivas.

Para o estudo desse modelo, é conveniente a *adimensionalização*

$$x = \frac{b}{m} N \quad y = \frac{c}{r} P$$

de forma que a descrição do problema se dá em termos das novas variáveis x, y (proporcionais, respectivamente, a N, P) e (2.5) agora fica

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= rx - rxy = rx(1 - y) \\ \frac{dy}{dt} &= -my + mxy = my(x - 1) \end{aligned} \quad (2.6)$$

Dessas expressões, pode-se ver que o primeiro quadrante do espaço de fase (x, y) (onde $x > 0$ e $y > 0$) fica dividido em quatro regiões, com as seguintes características:

$x < 1, y < 1$	x cresce e y decresce
$x > 1, y < 1$	x e y crescem
$x > 1, y > 1$	x decresce e y cresce
$x < 1, y > 1$	x e y decrescem

“Dividindo” uma equação pela outra (eliminando a variável de tempo, t) em (2.6) para obter uma expressão que descreve a inclinação do campo vetorial em cada ponto do espaço de fase (x, y) .

*De aqui em diante, nos referiremos livremente à espécie pela função que descreve o número de indivíduos de sua população

$$\frac{dy}{dx} = \frac{m(x-1)y}{r(1-y)x}$$

Trata-se de uma equação de variáveis separáveis, que permite, por meio de uma integração, obter uma relação entre $(x(t), y(t))$ e $(x(0), y(0))$. Isso é

$$\int_{y(0)}^{y(t)} \frac{dy'}{y'} (1 - y') = \frac{m}{r} \int_{x(0)}^{x(t)} \frac{dx'}{x'} (x' - 1)$$

o que resulta em

$$\log y(t) - y(t) - \log y(0) + y(0) = \frac{m}{r} (x(t) - x(0) - \log x(t) + \log x(0)) \implies$$

$$\left[y(t) + \frac{m}{r} x(t) \right] - \log y(t) + \frac{m}{r} \log x(t) = \left[y(0) + \frac{m}{r} x(0) \right] - \log y(0) + \frac{m}{r} \log x(0)$$

Essa expressão pode ser entendida como uma *lei de conservação* do sistema, pois é válida para qualquer instante t . Isso demonstra uma grande limitação do modelo descrito por (2.5), pois qualquer perturbação das condições iniciais leva a órbitas “distantes” da órbita original.

Uma análise mais detalhada dessas expressões (como a feita em [Kot, 2001]) permite concluir sistematicamente que as trajetórias no espaço de fase (x, y) são sempre periódicas. Esse comportamento é exemplificado na figura 2.2, para diferentes condições iniciais.

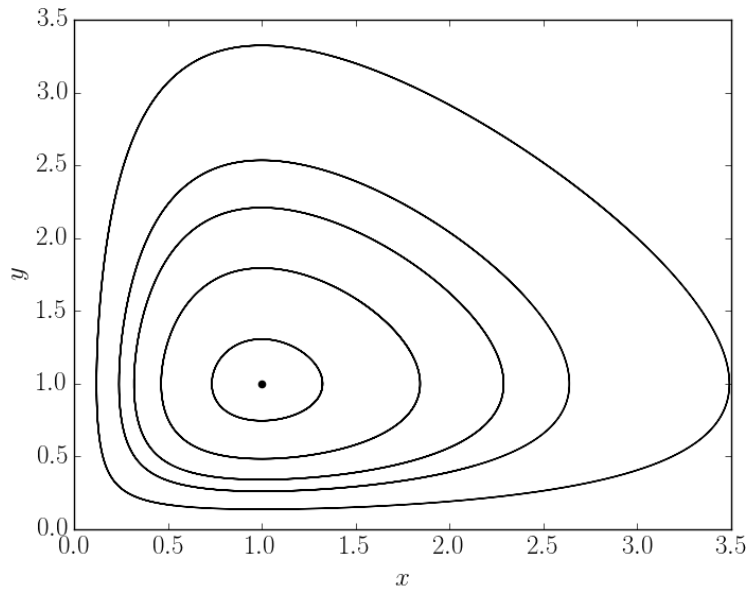


Figura 2.2: Exemplos de trajetórias periódicas no espaço de fase (x, y) para o modelo de Lotka-Volterra (2.6). Percorridas no sentido anti-horário.

Nessa figura, podemos observar outra deficiência do modelo de Lotka-Volterra: condições iniciais com elevadas quantidades de presa (x) e/ou predador (y) levam a quantidades pequenas dessas populações num momento posterior do ciclo. Em outras palavras, grandes quantidades de indivíduos levam a ciclos de maior amplitude, nos quais, em algum momento, ambas as espécies atingem valores próximos de 0, estando, então, fortemente sujeitas a flutuações estocásticas que poderiam levá-las à extinção. Isso é uma manifestação do fenômeno conhecido como *Paradoxo do Enriquecimento* [Rosenzweig, 1971].

Apesar das limitações de aplicabilidade em populações reais, o modelo de Lotka-Volterra possui importância histórica por servir de arcabouço para modelos capazes de contornar as dificuldades mencionadas (por exemplo, o modelo de *Rosenzweig-MacArthur* [Rosenzweig and MacArthur, 1963, Kot, 2001]). Além disso, possui o principal mérito de mostrar que sistemas simples de interação presa-predador, ainda que num caso limite, podem conter oscilações sustentadas inerentes à dinâmica entre as espécies.

2.3 Competição por exploração - A regra do R^*

Um outro tipo de interação ecológica passível de ser modelada de maneira similar é aquela do módulo de comunidade conhecido como *Competição por Exploração*. A definição de [Levin et al., 2009] de Competição por Exploração é “Indivíduos têm efeitos negativos indiretos em outros indivíduos ao adquirir recursos e, assim, privando outros do acesso a eles”. Um esquema representando um sistema como esse envolvendo três espécies é exibido na figura 1.1 - c.

Um critério usado como guia para determinar qual das espécies competidoras deve *excluir* as demais (por exclusão competitiva) é o chamado *Regra do R^** , atribuído a Tilman [Tilman et al., 1990], de que a espécie dominante deve ser aquela que persiste, no equilíbrio, num *menor* nível do recurso comum.

Segue um modelo simples que exemplifica esse critério de maneira sistemática

$$\begin{aligned}\frac{dN_i}{dt} &= N_i f_i(R) \quad i = 1, 2, \dots, n \\ \frac{dR}{dt} &= \mu - R \sum_i c_i N_i\end{aligned}\tag{2.7}$$

onde N_i denota a população dos consumidores, R a população do recurso, f_i são funções crescentes com R que descrevem as respostas funcionais dos consumidores ao recurso. μ é a taxa de crescimento quimiostático e c_i a taxa de consumo *per capita* do recurso pelo consumidor i .

A população do consumidor i está em equilíbrio ($\frac{dN_i}{dt} = 0$) quando f_i se anula. Seja R_i^* a raiz de f_i . Assim, se $R > R_i^*$, como $f_i(R)$ é crescente, N_i tende a aumentar. Se $R < R_i^*$, N_i tende a diminuir. Para o que se deseja mostrar aqui, assumimos que a única diferença entre as espécies ($i = 1, \dots, n$) são seus respectivos R_i^* , de forma que podemos supor que são todos distintos. É claro que os R_i^* correspondem à população de recurso

em equilíbrio com a espécie i na ausência das demais espécies. Por essa razão, o único equilíbrio possível num sistema em que todas as espécies estejam presentes inicialmente é, definindo

$$\begin{aligned}\hat{R} &= R_j^* \\ \hat{N}_j &= N_j^* \equiv \frac{\mu}{c_j R_j^*} \\ \hat{N}_i &= 0 \quad \forall i \neq j\end{aligned}\tag{2.8}$$

Ou seja, pela discussão acima, espécie com o *menor* R_i^* é a que persiste no equilíbrio. Dizemos que a espécie com o menor R_i^* é o *melhor* competidor.

3. Dinâmica populacional no espaço

Nos modelos discutidos até então, não se considerou a distribuição espacial das espécies envolvidas. Espera-se que tais modelos sejam boas representações da biologia apenas em situações em que as populações estejam distribuídas homoganeamente no espaço que ocupam e que as interações ecológicas não apresentem particularidades relativas à posição em que ocorrem. Contudo, como foi discutido no capítulo 1, é esperado que em muitos sistemas reais a distribuição espacial não seja homogênea e que muitos resultados biologicamente relevantes decorram justamente da forma não-homogênea como os indivíduos interagem com o ambiente que ocupam.

Dentre os modelos que tratam o espaço explicitamente, destacam-se os de *Reação-Difusão*. Nele, considera-se que os indivíduos ocupam um espaço contínuo (indexado pela variável $x \in \mathbb{R}^n$) e se movimentam por meio de *passeios aleatórios*, de forma que para um número grande de indivíduos observados em escalas espaciais e temporais suficientemente grandes, a população possa ser descrita por meio de uma densidade $u(t, x)$ satisfazendo a equação

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \nabla^2 u$$

onde D é chamada *taxa de difusão* e é suposta constante no espaço. Uma derivação mecanística dessa expressão a partir de passeios aleatórios é feita em [Cantrell and Cosner, 2004]. O termo $D \nabla^2 u$ corresponde ao mecanismo de *Difusão* da população. Adiciona-se, então, um termo relacionado à reprodução (ou *Reação*) $f(t, x, u)$, resultando em

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \nabla^2 u + f(t, x, u)$$

No presente trabalho, restringimo-nos ao estudo de dinâmica espacial *unidimensional*, de forma que consideramos apenas a distribuição das populações ao longo de $x \in \mathbb{R}$. Trata-se de uma simplificação que facilita os cálculos explícitos mas ainda assim fornece resultados qualitativos e/ou extensíveis a duas ou três dimensões. Nesse contexto, as equações ficam

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(t, x, u) \tag{3.1}$$

3.1 Crescimento exponencial

O exemplo mais simples desse tipo de modelo foi introduzido por Skellam [Skellam, 1951] e Kierstead e Slobodkin [Kierstead, 1953]. Ele consiste em considerar uma população habitando uma região finita circundada por um ambiente infinitamente hostil e sujeita a um regime de crescimento exponencial. Matematicamente (no caso unidimensional), a densidade da população deve satisfazer a equação

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru \quad (3.2)$$

em $x \in (0, L)$, onde r possui uma interpretação análoga à do modelo de Malthus (2.1) e L é o parâmetro que controla o tamanho do habitat (que de agora em diante também nos referiremos como domínio ou *patch*) e está sujeita às condições de contorno

$$u(t, 0) = u(t, L) = 0 \quad \forall t > 0 \quad (3.3)$$

chamada de condição de contorno de Dirichlet. Ela modela uma situação em que cada indivíduo, ao entrar em contato com a fronteira ($x = 0$ ou $x = L$), imediatamente deixa o habitat e não retorna. Para que o problema seja devidamente bem posto, também é necessária uma condição inicial

$$u(0, x) = u_0(x) \quad \forall x \in [0, L]$$

Modelos desse tipo podem ser naturalmente estendidos a dimensões maiores e são chamados modelos KISS (acrônimo de Kierstead, Slobodkin e Skellam). A forma tradicional de se obter soluções é por meio de separação de variáveis, que leva a soluções do tipo

$$u(t, x) = e^{\lambda t} \psi(x) \quad (3.4)$$

onde $\lambda, \psi(x)$ são soluções do seguinte problema de autovalores/autovetores

$$\begin{aligned} D\psi'' + r\psi &= \lambda\psi \quad \text{em } (0, L) \\ \psi(0) &= \psi(L) = 0 \end{aligned}$$

cujas soluções são

$$\psi_n(x) = \sin\left(\sqrt{\frac{r - \lambda_n}{D}}x\right)$$

com

$$\lambda_n = r - \frac{Dn^2\pi^2}{L^2} \quad (3.5)$$

Como pode ser imediatamente verificado, os λ_n satisfazem*

$$\lambda_1 > \lambda_2 > \lambda_3 > \dots \quad \text{com} \quad \lambda_k \rightarrow -\infty \quad \text{quando} \quad k \rightarrow \infty$$

A solução geral do problema é, então

$$u(x, t) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n e^{\lambda_n t} \sin \left(\sqrt{\frac{r - \lambda_n}{D}} x \right)$$

onde os A_n são determinados a partir da condição inicial $u_0(x)$

Assim, para que a solução geral não seja assintoticamente nula para todo x quando $t \rightarrow \infty$, é necessário ao menos que $\lambda_1 > 0$. Do contrário, todos os fatores exponenciais tendem a 0. A partir de (3.5), vemos que $\lambda_1 > 0$, fixados os demais parâmetros, quando

$$L > L_c = \pi \sqrt{\frac{D}{r}} \quad (3.6)$$

Em outras palavras, quando o tamanho do domínio é *menor* que um certo valor crítico de L , denotado por L_c e chamado de *tamanho crítico de patch*, a população se extingue. Essa expressão captura um balanço entre a movimentação e o crescimento da população para sua sobrevivência. De acordo com o esperado intuitivamente, fixada a taxa de difusão D , quanto *menor* a taxa de crescimento intrínseco da população (r), *maior* deve ser o tamanho do habitat que ela ocupa para que ela não se extinga. Por outro lado, se D (associado à movimentação da espécie) é muito grande, maior é o contato da espécie com a fronteira hostil e, fixado r , maior deve ser L para que ela sobreviva.

3.2 Crescimento logístico

Uma variação natural do modelo de crescimento exponencial é obtida substituindo o termo de reação ru por um termo de crescimento logístico $ru(1 - u/K)$, resultando na equação

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru \left(1 - \frac{u}{K} \right) \quad (3.7)$$

Essa equação é conhecida como equação de Fisher-Kolmogorov (ou apenas equação de Fisher) [Fisher, 1937, Kot, 2001].

O tamanho crítico de *patch* para esse modelo (também sob condições de contorno de Dirichlet) pode ser obtido impondo *instabilidade* da solução de equilíbrio nula ($u^*(x) = 0 \quad \forall x \in [0, L]$). Linearizando (3.7) ao redor de 0 ($ru(1 - u/K) \approx ru$) nos dá

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru$$

*Algo semelhante vale no problema KISS geral, como pode ser verificado em [Cantrell and Cosner, 2004]

Ou seja, obtemos exatamente a equação (3.2). Por consequência, o tamanho crítico de *patch* é, também,

$$L_c = \pi \sqrt{\frac{D}{r}}$$

3.3 Outros modelos

O habitat finito e unidimensional como palco para a dinâmica populacional representa uma das formas mais simples de modelar a heterogeneidade espacial. Contudo, é perfeitamente possível estudar problemas de heterogeneidade espacial em habitats infinitos. Para isso, basta que a distribuição inicial da população não seja homogênea ou que os parâmetros das equações dependam da coordenada espacial x [Cantrell and Cosner, 2004]. Entretanto, modelos desses tipos não serão discutidos aqui, pois fogem do escopo do trabalho.

Nos problemas de domínio finito, o tamanho crítico de *patch* representa uma conexão clara com a fragmentação de habitat em paisagens naturais, e está, portanto, ligada diretamente à motivação principal desse projeto. Por exemplo, ele fornece intuição para limites de desmatamento para existência estável de espécies em ambientes reais em termos de seus parâmetros biológicos.

A discussão do tamanho crítico de *patch* pode ser feita para outros modelos, bem para aqueles que foram discutidos nesse capítulo em casos com mais dimensões [Cantrell and Cosner, 2004]. Também é importante mencionar que aqui e no restante do trabalho nos ativemos a discutir como o tamanho do *patch* influencia a sobrevivência da espécie apenas considerando condições de fronteira de Dirichlet, i.e. fronteira completamente absorvente. Entretanto, o comportamento da população na fronteira é essencial para sua persistência e pode ser mais complexo [Ovaskainen and Cornell, 2003, Maciel and Lutscher, 2013]. Por essa razão, esse tipo de discussão foi estendida a modelos cuja fronteira apresenta permeabilidade variável, como o feito em [Kirk and Lewis, 1999].

Para sistemas de espécies interagentes, como o de interesse desse estudo, tamanhos críticos de *patch* para (co)existência das populações envolvidas ainda foram pouco explorados. [Cantrell et al., 2001] propõe um modelo para como a presença de um predador externo ao habitat influencia o tamanho crítico de *patch* para a presa. Em [Maciel and Kraenkel, 2014] utiliza-se um método de aproximação (MOT) e se discutem difusividades (que dependem do tamanho do *patch*) críticas para a coexistência de um sistema presa-predador num modelo de Rosenzweig-MacArthur dependente de espaço. Em [Maciel et al., 2018], os autores determinam tamanhos críticos de *patch* num modelo de uma única espécie mas com dois sexos. O presente trabalho procurou então contribuir para essa crescente literatura, determinando estimativas para tamanho crítico de *patch* para coexistência num sistema de três espécies num modelo de Predação Intraguilda (ver capítulo 6).

4. Predação Intraguilda (IGP)

A Predação Intraguilda (IGP, também chamada de Onivoria) foi amplamente estudada por Polis e Holt [Polis et al., 1989, Polis and Holt, 1992, Holt and Polis, 1997]. Seus trabalhos advogam que o efeito somado de predação e competição pode produzir levar a resultados não-intuitivos ou diferentes dos previstos individualmente por essas interações ecológicas.

Dentre os trabalhos mencionados em [Polis and Holt, 1992] como exemplos desse fenômeno, temos [Hairston Sr, 1986]. Nele investiga-se a existência de predação entre espécies de salamandra do gênero *Desmognathus* que competem por um mesmo recurso. Ao retirar uma delas de um sistema fechado, a previsão teórica caso não houvesse predação é a de que as demais espécies devem aumentar em abundância, devido à diminuição da competição. Contudo, observou-se o contrário - as outras espécies diminuíram em abundância, tal qual se esperaria caso a espécie retirada fosse predada pelas demais.

Polis e Holt também foram responsáveis por propor e estudar modelos de IGP baseados em Dinâmica de Populações que descreviam os principais aspectos desse módulo de comunidade, servindo de referência para muitos trabalhos que viriam [Bampfylde and Lewis, 2007, Maciel and Kraenkel, 2017], incluindo o presente projeto.

Inicialmente, vamos considerar um modelo de IGP sem dinâmica espacial. No capítulo 6 introduziremos a dinâmica espacial através de um mecanismo de difusão. Considerando que o modelo contenha respostas funcionais Tipo-I (Lokta-Volterra) e crescimento quimiostático para o recurso, as equações ficam

$$\begin{aligned}\frac{dR}{dt} &= \mu - \phi R - a_1 C_1 R - a_2 C_2 R \\ \frac{dC_1}{dt} &= \rho_1 a_1 C_1 R - m_1 C_1 - \alpha C_1 C_2 \\ \frac{dC_2}{dt} &= \rho_2 a_2 C_2 R - m_2 C_2 + \beta \alpha C_1 C_2\end{aligned}\tag{4.1}$$

onde R , C_1 e C_2 denotam as populações de recurso, presa e predador, respectivamente. Aqui, a presa é especialista no recurso e o predador é completamente dependente tanto da presa e do recurso para o seu sustento. Além disso, também se assume que não existe tempo de manuseio (*handling time*) em qualquer consumo.

Caso não houvesse a predação de C_2 sobre C_1 , associada aos termos $\alpha C_1 C_2$ e $\beta \alpha C_1 C_2$, esse sistema seria um caso particular daquele descrito nas equações (2.7). Nesse caso, pela discussão da seção 2.3, o melhor competidor excluiria o outro e a coexistência seria

impossível.

Sejam R_1^* e R_2^* as populações de equilíbrio de R na presença exclusiva de C_1 ou C_2 , respectivamente. Nesse modelo, esses valores são facilmente obtidos impondo a condição de equilíbrio ($\frac{dR}{dt} = 0$ e $\frac{dC_1}{dt} = 0$ ou $\frac{dR}{dt} = 0$ e $\frac{dC_2}{dt} = 0$). Isso resulta

$$\begin{aligned} R_1^* &= \frac{m_1}{\rho_1 a_1} && \text{Para a presa, } C_1 \\ R_2^* &= \frac{m_2}{\rho_2 a_2} && \text{Para o predador, } C_2 \end{aligned} \quad (4.2)$$

Afirmamos que não podemos ter $R_2^* < R_1^*$. Do contrário, não há como haver coexistência das três espécies, uma vez que C_1 seria competitivamente excluído por C_2 , além de sofrer predação. Em outras palavras, C_2 não pode ser o *melhor* competidor. Portanto, uma condição *necessária* para coexistência é a de que a presa (C_1) deve ser o melhor competidor. Matematicamente, isso se traduz em $R_1^* < R_2^*$ ou ainda em

$$\gamma \equiv \frac{R_1^*}{R_2^*} < 1 \quad (4.3)$$

Como foi discutido, aqui se nota o principal elemento que torna o IGP interessante: predação é o mecanismo que torna C_2 viável, contrabalanceando o efeito da exclusão competitiva.

Como em [Holt and Polis, 1997], espera-se que a possibilidade de coexistência seja também mediada pela produtividade do sistema, que no nosso caso é determinada pelo parâmetro μ . Para baixos μ 's, espera-se que apenas a existência assintótica do recurso seja possível. De um certo μ_1 em diante, podem coexistir R e C_1 (dependendo dos outros parâmetros). Aumentando μ acima de um dado μ_2 , a coexistência das três espécies em equilíbrio é permitida. No entanto, a partir de um certo μ_3 , apenas o recurso e o predador podem coexistir. Um esquema simplificado desse raciocínio é mostrado na figura 4.1. A idéia principal é que quando o recurso é escasso, o melhor competidor deve ter uma vantagem. Só “compensa” ser um predador quando o recurso é abundante.

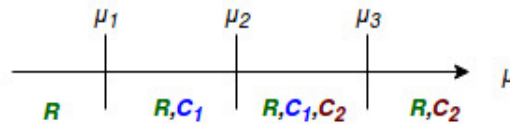


Figura 4.1: Esquema relacionando a sobrevivência assintótica das espécies à produtividade μ .

Esses μ_i 's podem ser determinados através de uma análise de invasão. Por exemplo, para μ_1 , consideramos uma quantidade fixa de R existente em equilíbrio (sem C_2) e impomos a condição de que C_1 é capaz de invadir este sistema. Isso é, consideramos $\frac{dR}{dt} = 0$, $C_2 = 0$ e $\frac{1}{C_1} \frac{dC_1}{dt} > 0$. Isso resulta num sistema de uma equação e uma inequação que nos dá

$$\mu > \mu_1 = \frac{m_1 \phi}{\rho_1 a_1}$$

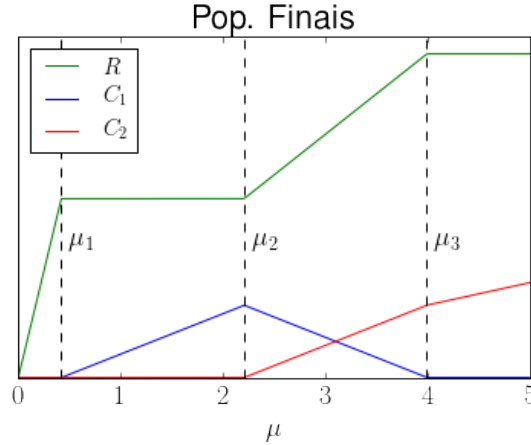


Figura 4.2: Parâmetros utilizados $m_1 = 1.05, m_2 = 0.95, \rho_1 = 0.5, \phi = 0.2, \rho_2 = 0.25, a_1 = 1, a_2 = 1, \alpha = 1, \beta = 0.5$. Condições iniciais: $C_{10} = C_{20} = R_0 = 1$.

Os demais μ_i 's são obtidos de maneira análoga, impondo as condições apropriadas, resultando em

$$\mu_2 = \frac{m_1 \phi}{\rho_1 a_1} + \frac{m_1}{\alpha \beta \rho_1} \left(m_2 - \frac{\rho_2 a_2 m_1}{\rho_1 a_1} \right) \quad \mu_3 = \frac{m_2 \phi}{\rho_2 a_2} + \frac{m_2}{\alpha \rho_2} \left(\frac{\rho_1 a_1 m_2}{\rho_2 a_2} - m_1 \right)$$

A figura 4.2 ilustra as curvas das populações finais* de R , C_1 e C_2 para diferentes μ 's e destaca essas produtividades críticas ($\mu_i, i = 1, 2, 3, 4$). Como pode ser observado, conforme discutido acima, a coexistência das três espécies só é possível para $\mu_2 < \mu < \mu_3$.

Podemos “suprimir” a região de coexistência se escolhermos parâmetros tais que $\mu_2 = \mu_3$. Isso é obtido fazendo $\frac{\rho_1 a_1}{m_1} = \frac{\rho_2 a_2}{m_2}$, que também leva a $\mu_3 = \mu_1$. Esse resultado é exibido na figura 4.3.

Além disso, também será útil obter o μ tal que o Predador é capaz de invadir um sistema onde há apenas recurso (sem a presença da presa). Nós o chamamos de μ_4 e ele é dado por, por simetria ao μ_1 :

$$\mu_4 = \frac{m_2 \phi}{\rho_2 a_2}$$

Obs.: Note que a condição $\frac{\rho_1 a_1}{m_1} = \frac{\rho_2 a_2}{m_2}$ leva a $\mu_1 = \mu_2 = \mu_3 = \mu_4$

*Populações no equilíbrio, decorrido o transiente.

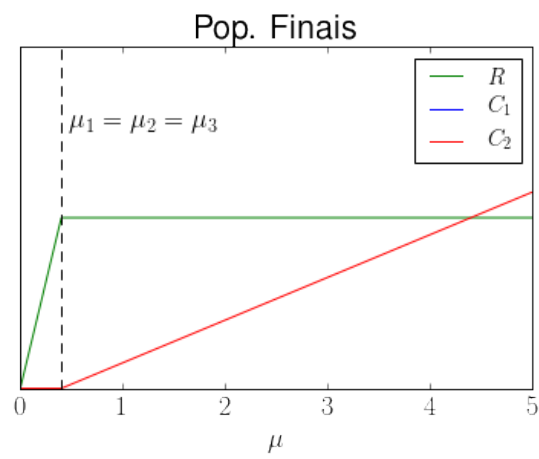


Figura 4.3: Parâmetros utilizados $m_1 = 1.0, m_2 = 0.5, \rho_1 = 0.5, \phi = 0.2, \rho_2 = 0.25, a_1 = 1, a_2 = 1, \alpha = 1, \beta = 0.5$. Condições iniciais: $C_{10} = C_{20} = R_0 = 1$.

5. A Aproximação Variacional

Conforme discutimos no capítulo 3, nesse trabalho estudamos a dinâmica espacial *unidimensional*. Estudamos a evolução temporal de cada uma das populações em um domínio comum de tamanho controlado pelo parâmetro L , dentro do qual cada população possui taxa de difusão homogênea. Neste caso, as equações de reação-difusão são

$$\frac{\partial u_i}{\partial t} = D_i \frac{\partial^2 u_i}{\partial x^2} + F_i(u_1, \dots, u_N)$$

e o problema está bem posto dadas condições iniciais $u_i(0, x)$, $0 \leq x \leq L$, e condições de contorno em $x = 0$ e $x = L$, $u_i(t, 0) = u_i(t, L) = 0$, $t \geq 0$ para cada espécie i .

Como mencionado no capítulo 1, nenhuma solução analítica é esperada. Contudo, várias técnicas podem ser usadas para estudar soluções de tais equações, dependendo dos detalhes do problema em que se está interessado para a escolha da técnica mais adequada. Por exemplo, métodos baseados no *tempo médio de ocupação* (MOT) [Cobbold and Lutscher, 2014] dos indivíduos dentro do *patch* são muito úteis quando se está interessado nas propriedades de estado estacionário das densidades populacionais em grandes habitats (grandes L 's).

Entre essas técnicas, destacamos os chamados *Métodos Variacionais* [Vujanovic and Jones, 1989].

Como lidamos com equações de reação-difusão, que não podem ser obtidas a partir de uma Lagrangiana, não podemos usar os Métodos Variacionais que se utilizam dessa propriedade [Cerda et al., 1998]. Em vez disso, usamos um método baseado no Princípio de d'Alembert [Shih, 1983], desenvolvido por Kaup e Malomed [Kaup and Malomed, 1995] e aplicado pelo nosso grupo no contexto da Biologia Matemática. Como de costume em vários problemas em Física, consiste em atribuir um perfil espacial à solução (“intuído” a partir de soluções numéricas ou de propriedades conhecidas do problema) e derivar uma forma para sua evolução temporal. Assim, para cada uma das populações, atribuímos o que chamamos de *Ansatz Variacional* da forma

$$u_i(t, x) = f_i(A_{i1}(t), \dots, A_{iM_i}(t), x)$$

onde f_i deve ser uma função conhecida que determina o perfil espacial da solução (ou seja, entre 0 e L). A evolução temporal ocorrerá através das funções $A_{ij}(t)$ (chamadas *parâmetros variacionais*), para as quais o método fornece equações diferenciais *ordinárias*.

Em analogia ao caso em que as equações podem ser obtidas de uma Lagrangiana, a

Aproximação Variacional fornece equações para os parâmetros variacionais ao impormos

$$\int_0^L \delta u_i E_i(u_1, \dots, u_N) dx = \int_0^L \sum_j \frac{\partial u_i}{\partial A_{ij}} \delta A_{ij} E_i(u_1, \dots, u_N) dx = 0$$

com variações independentes δA_{ij} que só dependem de t e onde, no nosso caso *

$$E_i(u_1, \dots, u_N) = \frac{\partial u_i}{\partial t} - D_i \frac{\partial^2 u_i}{\partial x^2} - F_i(u_1, \dots, u_N)$$

Então, devemos ter $\forall i, j$

$$\int_0^L \frac{\partial u_i}{\partial A_{ij}} E_i(u_1, \dots, u_N) dx = 0 \quad (5.1)$$

Destacamos que o que a partir de então nos referiremos como Aproximação Variacional (VA) é útil em situações nas quais o Ansatz Variacional é capaz de capturar o perfil espacial da solução, mas simples o suficiente para que as integrais (5.1) sejam explicitamente calculáveis e as equações diferenciais resultantes para os A_{ij} sejam factíveis de serem estudadas analiticamente.

No capítulo 6 utilizaremos essa aproximação para estudar o problema de IGP considerando a dinâmica espacial.

*Note que se as equações fossem deriváveis de uma Lagrangiana, E_i estariam associados às equações de Euler-Lagrange

6. Predação Intraguildd dependente de espaço

Sabemos que a dinâmica espacial pode alterar significativamente as previsões de modelos independentes de espaço. Por exemplo, em [Maciel and Kraenkel, 2014], mostra-se que a amplitude dos ciclos de predação-presa num modelo de Rosensweig-MacArthur varia de maneira não-monotônica com o tamanho do domínio. Motivados por esse fato, estudamos a dinâmica de um sistema IGP em um único domínio de tamanho L e introduzimos um termo de difusão homogêneo (dentro do *patch*) nas equações (4.1) para que elas se tornem EDPs do tipo reação-difusão, como propusemos. Com isso, obtemos

$$\begin{aligned}\frac{\partial R}{\partial t} &= \mu - \phi R - a_1 C_1 R - a_2 C_2 R + D_R \frac{\partial^2 R}{\partial x^2} \\ \frac{\partial C_1}{\partial t} &= \rho_1 a_1 C_1 R - m_1 C_1 - \alpha C_1 C_2 + D_1 \frac{\partial^2 C_1}{\partial x^2} \\ \frac{\partial C_2}{\partial t} &= \rho_2 a_2 C_2 R - m_2 C_2 + \beta \alpha C_1 C_2 + D_2 \frac{\partial^2 C_2}{\partial x^2}\end{aligned}$$

Ou seja, nós estudamos as três populações interagindo e difundindo para todo $x \in (0, L)$ e para todo $t > 0$, dada uma condição inicial, em $t = 0$.

A fim de simplificar os cálculos, nós *adimensionalizamos* essas equações. Definindo novas variáveis e parâmetros

$$\begin{aligned}t' &= \phi t & x' &= \frac{\pi}{L} x & C'_i &= \frac{a_i}{\phi} C_i \\ \mu' &= \frac{\rho_1 a_1}{(\phi)^2} \mu & d_i &= \frac{D_i}{\phi} \frac{\pi^2}{L^2} & R' &= \frac{\rho_1 a_1}{\phi} R \\ \gamma &= \frac{R_1^*}{R_2^*} & \beta' &= \frac{a_2}{a_1} \beta & \alpha' &= \frac{\alpha}{a_2} \\ (\text{com } R_i^* &= \frac{m_i}{\rho_i a_i}) & m'_i &= \frac{m_i}{\phi}\end{aligned}$$

Observe que, em particular, o domínio na nova coordenada (x') agora corresponde ao intervalo $(0, \pi)$. Note também que a adimensionalização também é realizada no intuito de evidenciar o parâmetro que determina o melhor competidor (γ) no modelo sem espaço, discutido no capítulo 4.

As equações então se tornam

$$\begin{aligned}\frac{\partial R'}{\partial t'} &= \mu' - R' - C'_1 R' - C'_2 R' + d_R \frac{\partial^2 R'}{\partial x'^2} \\ \frac{\partial C'_1}{\partial t'} &= C'_1 R' - m'_1 C'_1 - \alpha' C'_1 C'_2 + d_1 \frac{\partial^2 C'_1}{\partial x'^2} \\ \frac{\partial C'_2}{\partial t'} &= \frac{m'_2}{m'_1} \gamma C'_2 R' - m'_2 C'_2 + \beta' \alpha' C'_1 C'_2 + d_2 \frac{\partial^2 C'_2}{\partial x'^2}\end{aligned}\tag{6.1}$$

Utilizamos condições de contorno de Dirichlet

$$\begin{aligned}R'(t', 0) &= R'(t', \pi) = 0 \\ C'_1(t', 0) &= C'_1(t', \pi) = 0 \\ C'_2(t', 0) &= C'_2(t', \pi) = 0\end{aligned}\tag{6.2}$$

Assim, as fronteiras ($x' = 0$ e $x' = \pi$) podem ser interpretadas como completamente *absorventes*, de modo que quando os indivíduos a encontram, eles imediatamente a atravessam e não retornam.

Também pretendemos estudar situações em que o recurso não exibe comportamento de difusão (ou seja, $D_R = 0$). Nesse caso, a condição de contorno para R' não se aplica.

6.1 Utilizando a Aproximação Variacional

Um Ansatz Variacional razoável que satisfaz as condições (6.2) é, para o caso $D_R > 0$:

$$\begin{aligned}R'(t', x') &= B_1(t') \sin(x') \\ C'_1(t', x') &= A_1(t') \sin(x') \\ C'_2(t', x') &= A_2(t') \sin(x')\end{aligned}\tag{6.3}$$

Ansatz com este perfil espacial tendem a se assemelhar ao perfil real das soluções quando o tamanho do *patch* é pequeno, o que os torna bons candidatos para estudar *tamanhos críticos de patch* para coexistência das espécies. Portanto, em certo sentido, este estudo poderia ser complementado por uma abordagem de aproximação através do MOT que, como foi mencionado, tende a ser melhor em *patches* de tamanhos grandes.

As integrais de (5.1) ficam, então

$$\int_0^\pi \frac{\partial R'}{\partial B_1} E_R(R', C'_1, C'_2) dx' = \int_0^\pi \frac{\partial R'}{\partial B_1} \left[\frac{\partial R'}{\partial t} - \mu' + R' + C'_1 R' + C'_2 R' - d_R \frac{\partial^2 R'}{\partial x'^2} \right] dx' = 0$$

$$\int_0^\pi \frac{\partial C'_1}{\partial A_1} E_1(R', C'_1, C'_2) dx' = \int_0^\pi \frac{\partial C'_1}{\partial A_1} \left[\frac{\partial C'_1}{\partial t'} - C'_1 R' + m'_1 C'_1 + \alpha' C'_1 C'_2 - d_1 \frac{\partial^2 C'_1}{\partial x'^2} \right] dx' = 0$$

$$\int_0^\pi \frac{\partial C_2'}{\partial A_2} E_2(R', C_1', C_2') dx' = \int_0^\pi \frac{\partial C_2'}{\partial A_2} \left[\frac{\partial C_2'}{\partial t'} - \frac{m_2'}{m_1'} \gamma C_2' R' + m_2' C_2' - \beta' \alpha' C_1' C_2' - d_2 \frac{\partial^2 C_2'}{\partial x'^2} \right] dx' = 0$$

Substituindo os Ansatz (6.3), obtemos, respectivamente

$$\int_0^\pi \sin(x') \left[\dot{B}_1 \sin(x') - \mu' + B_1 \sin(x') + B_1 A_1 \sin^2(x') + B_1 A_2 \sin^2(x') + d_R B_1 \sin(x') \right] dx' = 0$$

$$\int_0^\pi \sin(x') \left[\dot{A}_1 \sin(x') - A_1 B_1 \sin^2(x') + m_1' A_1 \sin(x') + \alpha' A_1 A_2 \sin^2(x') + d_1 A_1 \sin(x') \right] dx' = 0$$

$$\int_0^\pi \sin(x') \left[\dot{A}_2 \sin(x') - \frac{m_2'}{m_1'} \gamma A_2 B_1 \sin^2(x') + m_2' A_2 \sin(x') - \beta' \alpha' A_1 A_2 \sin^2(x') + d_2 A_2 \sin(x') \right] dx' = 0$$

Os parâmetros variacionais B_1 , A_1 e A_2 só dependem de t' , e essas integrais podem ser facilmente calculadas, já que consistem em simples potências de $\sin(x')$ integradas em $[0, \pi]$. Calculando as integrais e isolando $\dot{B}_1$, $\dot{A}_1$ e $\dot{A}_2$, obtemos o sistema de EDOs

$$\begin{aligned} \dot{B}_1 &= \frac{4}{\pi} \mu' - B_1 \left[1 + d_R + \frac{8}{3\pi} (A_1 + A_2) \right] \\ \dot{A}_1 &= A_1 \left[\frac{8}{3\pi} B_1 - (m_1' + d_1) - \frac{\alpha' 8}{3\pi} A_2 \right] \\ \dot{A}_2 &= A_2 \left[\frac{8m_2'}{3m_1' \pi} \gamma B_1 - (m_2' + d_2) + \frac{\beta' \alpha' 8}{3\pi} A_1 \right] \end{aligned} \tag{6.4}$$

Destacamos que, neste caso, obtemos o modelo IGP original independente de espaço (4.1) mas com parâmetros diferentes.

Para o caso $D_R = 0$ o Ansatz é

$$\begin{aligned} R'(t', x') &= B_1(t') - B_2(t') \sin(x') \\ C_1'(t', x') &= A_1(t') \sin(x') \\ C_2'(t', x') &= A_2(t') \sin(x') \end{aligned} \tag{6.5}$$

Procedendo de forma completamente análoga, dessa vez com 4 parâmetros variacionais (B_1 , B_2 , A_1 , A_2), cada um fornecendo uma integral (5.1), o VA nos dá as seguintes equações

$$\begin{aligned}
\dot{B}_1 &= \mu' - B_1 - \frac{32 - 3\pi^2}{6\pi^2 - 48} B_2 (A_1 + A_2) \\
\dot{B}_2 &= -B_2 + (A_1 + A_2) \left[B_1 - \frac{4\pi}{6\pi^2 - 48} B_2 \right] \\
\dot{A}_1 &= A_1 \left[B_1 - (m'_1 + d_1) - \frac{8}{3\pi} B_2 - \frac{8\alpha'}{3\pi} A_2 \right] \\
\dot{A}_2 &= A_2 \left[\frac{m'_2}{m'_1} \gamma (B_1 - \frac{8}{3\pi} B_2) - (m'_2 + d_2) + \frac{8\beta'\alpha'}{3\pi} A_1 \right]
\end{aligned} \tag{6.6}$$

Apesar da simplicidade dos Ansatz Variacionais, essas equações foram capazes de reproduzir propriedades relevantes das equações (6.1), como será mostrado abaixo. No entanto, se escolhermos Ansatz Variacionais mais complexos, que contenham mais informações sobre a distribuição espacial das populações, pode-se esperar que haja uma reprodução mais fiel do modelo original. Assim, como forma de validação do método utilizado, consideramos também o Ansatz Variacional (apenas para o caso em que $D_R > 0$)

$$\begin{aligned}
R' &= B_1 \sin(x') + B_2 \sin(3x') \\
C'_1 &= A_1 \sin(x') + A_3 \sin(3x') \\
C'_2 &= A_2 \sin(x') + A_4 \sin(3x')
\end{aligned} \tag{6.7}$$

Nesse caso, obtemos 6 equações (em vez de 3 como em (6.4)), que obtivemos usando um notebook do software de computação simbólica *Mathematica* [Inc.,] e optamos por não exibir por simplicidade.

Dada a produtividade redimensionada (μ'), podemos usar as equações fornecidas pelo VA para determinar estimativas para as produtividades *críticas* para existência estável das espécies - μ'_1 , μ'_2 , μ'_3 e μ'_4 (exatas se o sistema fosse precisamente descrito por (6.4) ou (6.6)) - tal qual fizemos no caso de IGP independente de espaço, pois os parâmetros variacionais podem ser usados em estimativas da densidade populacional no *patch* (por exemplo, onde $A_1 \approx 0$ em (6.4), esperamos $C'_1 \approx 0$ em (6.1))

Para o caso $D_R > 0$, procedendo da mesma forma que fizemos no capítulo 4, mas usando equações (6.4) em vez de (4.1), a análise de invasão nos dá

$$\begin{aligned}
\mu'_1 &= \frac{3\pi^2(1 + d_R)(m'_1 + d_1)}{32} \\
\mu'_2 &= \frac{3\pi^2}{32} \frac{(m'_1 + d_1)}{\beta'\alpha'} \left[m'_2 + d_2 - \frac{m'_2}{m'_1} \gamma (m'_1 + d_1) \right] + \frac{3\pi^2}{32} (1 + d_R)(m'_1 + d_1) \\
\mu'_3 &= \frac{3\pi^2}{32} \frac{(m'_2 + d_2)}{\frac{m'_2}{m'_1} \gamma \alpha'} \left[\frac{(m'_2 + d_2)}{\frac{m'_2}{m'_1} \gamma} - (m'_1 + d_1) \right] + \frac{3\pi^2}{32} \frac{(m'_2 + d_2)}{\frac{m'_2}{m'_1} \gamma} (1 + d_R)
\end{aligned}$$

Além disso, μ'_4 é dado por

$$\mu'_4 = (m'_2 + d_2) \frac{3\pi^2(1 + d_R)}{32 \frac{m'_2}{m'_1} \gamma}$$

Para o caso $D_R = 0$ as expressões de μ'_1 e μ'_4 são dadas por

$$\mu'_1 = (m'_1 + d_1) \quad \mu'_4 = \frac{1}{\frac{m'_2}{m'_1} \gamma} (m'_2 + d_2)$$

As expressões para μ'_2 e μ'_3 nesse caso envolvem grandes cálculos algébricos e foram obtidas com a ajuda do *Mathematica* e são exibidos no *Apêndice* por completude.

Notamos que impondo condições de ordenação entre esses μ' s obtemos relações entre os parâmetros que caracterizam regiões (no espaço de parâmetros) em que a existência das espécies é possível (em equilíbrio), tal qual discutimos no capítulo 4. Por exemplo, se tivermos $\mu'_1 < \mu'_2 < \mu'_3$ e escolhermos μ' tal que $\mu'_2 < \mu' < \mu'_3$ nós devemos obter o (possível) equilíbrio de três espécies. Porém, se os parâmetros são tais que $\mu'_3 < \mu'_1$, não há μ' tal que C'_1 poderá existir em equilíbrio, pelo menos na simulação do modelo a partir das equações (6.4) e (6.6).

Estamos interessados principalmente em como essas regiões (especialmente a região de coexistência) são modificadas pela variação de L e μ . Portanto, essa propriedade é usada para obter uma expressão crítica de L (contido em d_1 , d_2 e d_R) para que *exista* uma região de coexistência.

Isto pode ser feito impondo $\mu'_1 = \mu'_3$, isto é, “suprimindo” a região onde C'_1 pode existir ou, mais simplesmente, $\mu'_1 = \mu'_4$ porque, para um valor fixo dos outros parâmetros, se L é tal que $\mu'_1 = \mu'_4$, temos, convenientemente, $\mu'_1 = \mu'_2 = \mu'_3 = \mu'_4$ (que também acontece no modelo sem espaço (4.1)).

Ao expandir essa igualdade, obtemos uma expressão para o que chamamos de L crítico em termos dos parâmetros originais

$$L_C = \pi \left[\left(\frac{D_2 R_2^*}{m_2} - \frac{D_1 R_1^*}{m_1} \right) \frac{1}{R_1^* - R_2^*} \right]^{\frac{1}{2}} \quad (6.8)$$

ou mais convenientemente com alguns dos parâmetros adimensionalizados

$$L'_C \equiv L_C \frac{\sqrt{\phi}}{\pi} = \left[\left(\frac{D_2}{m'_2} - \frac{D_1 \gamma}{m'_1} \right) \frac{1}{\gamma - 1} \right]^{\frac{1}{2}} \quad (6.9)$$

para ambos os casos $D_R > 0$ e $D_R = 0$.

O significado dessas expressões será melhor exibido na seção 6.2, ao comparar os resultados do modelo aproximado pelo VA com as simulações numéricas.

6.2 Comparação com soluções numéricas das EDPs

As integrações numéricas das equações (6.1) com as condições (6.2) foram realizadas usando o *Método das Linhas* [Iserles, 2009] e as bibliotecas *SciPy* [Jones et al., 01] e *NumPy* [Oliphant, 06] e da linguagem de programação Python 2.7.12. Os gráficos foram feitos com a biblioteca *Matplotlib* [Hunter, 2007]. As simulações foram realizadas por tempo suficiente para qualquer dinâmica transitória ser irrelevante para os resultados de interesse. Para uma faixa razoável de parâmetros utilizada, os resultados obtidos apresentaram robustez e independência das condições iniciais no comportamento assintótico. Aqui, as condições iniciais foram sempre funções sinusoidais entre 0 e π de amplitude 1, exceto por R' no caso $D_R = 0$, onde a condição inicial é simplesmente $R' = 1$ dentro do habitat.

Na figura 6.1 exibimos as soluções estacionárias das equações no *patch*. Vemos que especialmente para baixas densidades o VA (linhas tracejadas) é capaz de capturar o aspecto geral de soluções “exatas” (integrações numéricas de (6.1)), representadas por linhas contínuas.

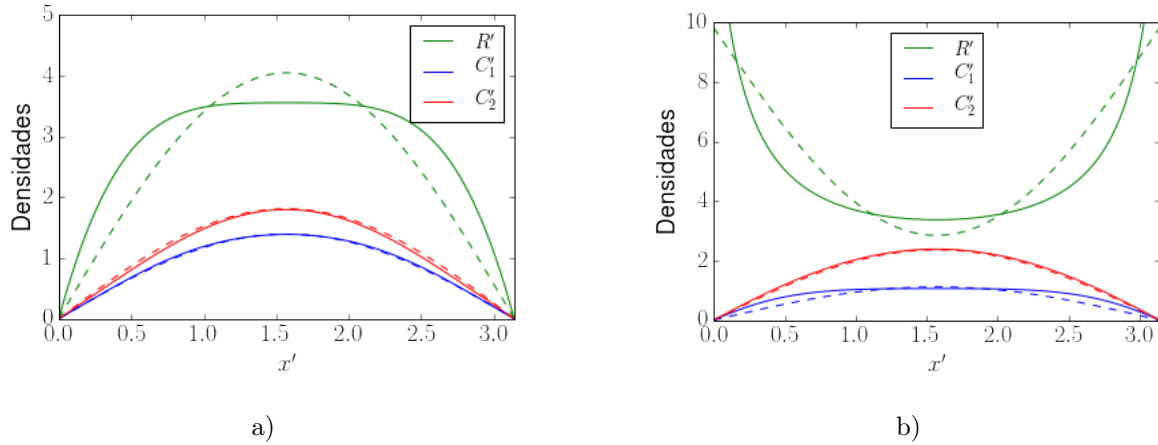


Figura 6.1: Densidades populacionais estacionárias no patch $x' \in (0, \pi)$. Comparação entre a integração numérica de (6.1) (linhas contínuas) e a integração numérica das equações dadas pelo VA (linhas tracejadas), (6.4) em a) ($D_R > 0$) e (6.6) em b) ($D_R = 0$). Os outros parâmetros utilizados foram $\mu' = 15$, $m'_1 = 0.9$, $m'_2 = 0.9$, $\alpha' = 1$, $\beta' = 1$, $d_1 = 1$, $d_2 = 2$. Apenas em a): $d_r = 1$.

6.2.1 Produtividade x Tamanho do Domínio

Como mencionado, estamos interessados no balanço dos efeitos da Produtividade (re-escalada) do sistema ($\mu' = \frac{\rho_1 a_1}{(\phi)^2} \mu \propto \mu$) e Tamanho do Patch ($L' \equiv \frac{\sqrt{\phi}}{\pi} L \propto L$). Os resultados são mostrados nas figuras 6.2. Aqui, consideramos exclusivamente regiões de parâmetros em que o comportamento assintótico é um estado estacionário. Cada uma das regiões (diferenciadas por cor) representa uma combinação diferente das populações

de C'_1 , C'_2 e R' presentes no regime assintótico, independentemente de suas densidades. Como as populações assintóticas vão continuamente para 0 quando variamos L' ou μ' e estamos interessados apenas nas persistências/coexistências das espécies nesses gráficos, usamos como critério *ad hoc* para extinção das populações que seus *máximos* em $x \in [0, \pi]$ sejam maior que $\epsilon = 10^{-5}$. As linhas contínuas correspondem às curvas $\mu'_1(L')$, $\mu'_2(L')$, $\mu'_3(L')$, $\mu'_4(L')$, previstas pelo VA. A linha horizontal representa $L' = L'_C$. Mostramos resultados para os casos $D_R > 0$ (figuras 6.2 - a, b) e $D_R = 0$ (figuras 6.2 - c, d).

Em geral, observamos que o resultado está de acordo com o esperado pela teoria da dinâmica das populações em IGP. Podemos ver que a coexistência ainda é restrita a certas regiões de parâmetros. Para um L' fixo, o aumento da produtividade do sistema (eixo x) permite a sobrevivência de mais espécies além do recurso. A introdução da dinâmica espacial mostra que, de maneira geral, em habitats menores, maior produtividade é necessária para que essas espécies estejam presentes no regime assintótico. Este resultado é justificado pelo fato de que, em domínios menores, a *difusividade* (taxa de difusão relativa ao tamanho do *patch*, descrita pelos $d_i \propto \frac{D_i}{(L')^2}$, $i = 1, 2, R$) é maior, de forma que uma fração maior de cada população “escapa” por difusão nas fronteiras, uma vez que (6.2) implica *fluxo* não-nulo em $x' = 0$ e $x' = \pi$. Para compensar esse efeito, um aumento na produtividade do sistema é necessário para que os consumidores permaneçam.

O principal resultado do trabalho é que somente com a variação do tamanho do domínio (eixo y), é possível que o sistema passe de um regime com presença exclusiva de R' para um com a presença adicional de C'_1 , C'_2 ou ambos, e vice-versa. Isso mostra como a introdução de um mecanismo de difusão em um domínio finito pode alterar os resultados esperados de um modelo sem espaço. No modelo apresentado aqui, o consumidor com maior taxa de difusão tende a ser prejudicado por “escapar” mais nas fronteiras.

As figuras 6.2 - b, d mostram que mesmo quando a presa é o pior competidor (no sentido do modelo sem espaço, i.e. $\gamma > 1$, contrariando a condição discutida no capítulo 4), é possível que ela sobreviva se a taxa de difusão do predador for suficientemente grande e o *patch* for suficientemente pequeno. Em outras palavras, mesmo que C'_1 seja o pior competidor, ele pode superar C'_2 ao difundir suficiente menos nas fronteiras do domínio. Em vista desse resultado, nota-se a necessidade de procurar definições gerais de melhor/pior competidor, que considerem também parâmetros associados à sua movimentação.

É interessante notar como, mesmo com Ansatz Variacionais simples, como (6.3) e (6.5), os limites das regiões têm sua forma grosseiramente capturada (pelo VA) nas expressões de $\mu'_1(L') - \mu'_4(L')$. Este é um resultado robusto já que, como mencionamos acima, os limites exatos dependem ligeiramente dos ϵ que usamos para os critérios de extinção. Também enfatizamos a importância da expressão L_C (ou L'_C), que captura o equilíbrio entre mortalidade, taxa de difusão e competição (através da regra do R^*) e a possibilidade de coexistência no domínio. Ou seja, se os parâmetros forem tais que L_C é real, ele é um bom indicador do tamanho mínimo (máximo) do *patch* para o caso em que $\gamma < 1$ ($\gamma > 1$) para que a coexistência das espécies envolvidas seja possível, daí o nome *tamanho do patch crítico*.

Além disso, L'_C também é útil para estimar quando *não* há tamanho crítico de *patch*. De fato, escolhendo parâmetros de forma que o número dentro da raiz quadrada em (6.9)

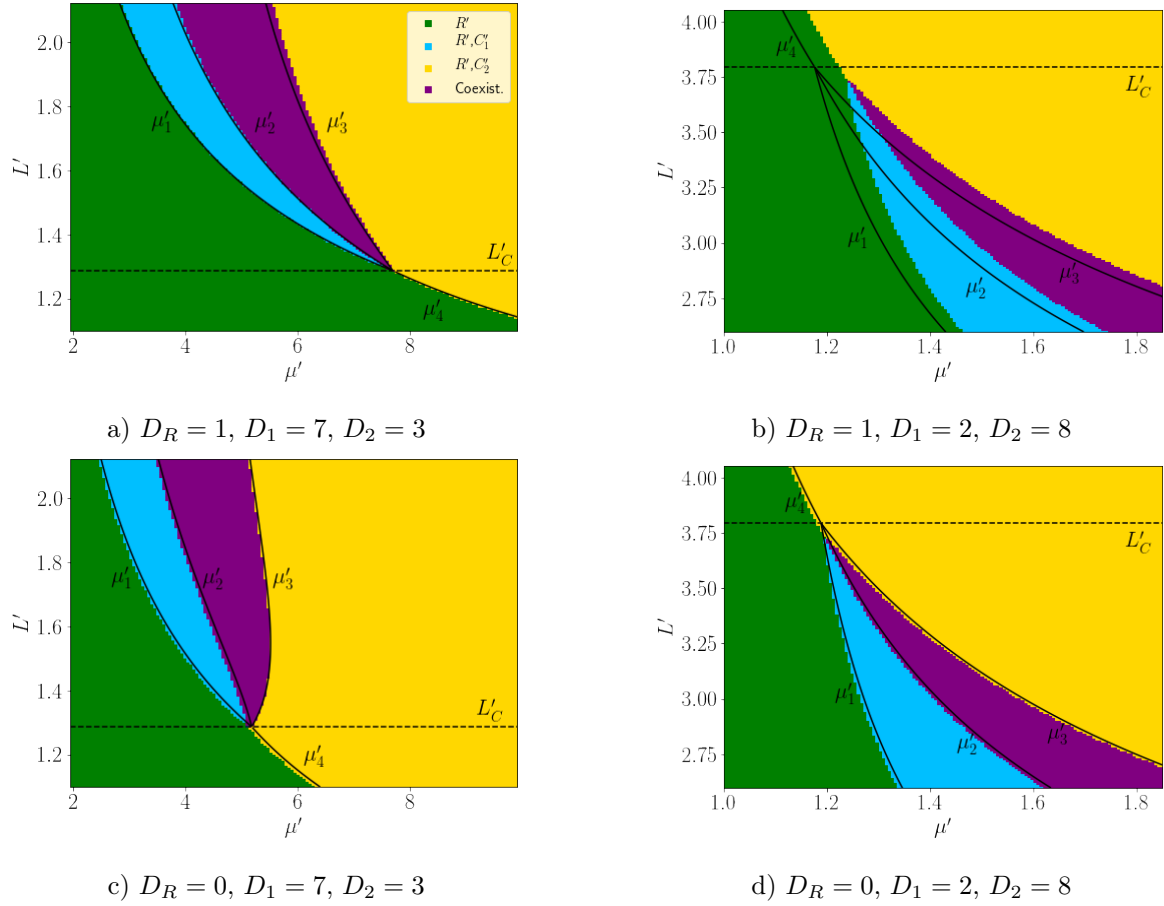


Figura 6.2: Relação entre tamanho do domínio e produtividade (reescalonados). As curvas plotadas $\mu'(L)$ foram determinadas pelo VA. Parâmetros utilizados: **(a)** $\alpha' = 0.9, \beta' = 0.9, m'_1 = 0.95, m'_2 = 1.05, \gamma = 0.5, D_R = 1, D_1 = 7, D_2 = 3$. **(b)** $\alpha' = 2, \beta' = 1, m'_1 = 1.05, m'_2 = 0.95, \gamma = 1.4, D_R = 1, D_1 = 2, D_2 = 8$. **(c), (d):** Os mesmos que em (a), (b), respectivamente, mas com $D_R = 0$.

seja negativo (portanto, com L'_c imaginário), obtemos gráficos como o da figura 6.3.

Ilustramos em 6.3 - a, em comparação com 6.2 - a e 6.2 - c, que, no caso em que a presa é o melhor competidor ($\gamma < 1$), se o predador tiver sua taxa de difusão suficientemente grande (o suficiente para que L'_c seja imaginário), por menor que L' seja, existe μ' suficientemente grande para que haja coexistência, não existindo um tamanho crítico no sentido proposto acima. Adicionalmente, em 6.3 - b, em comparação com 6.2 - b e 6.2 - d, se o predador é o melhor competidor ($\gamma > 1$) e a taxa de difusão da presa é suficientemente alta (para que L'_c seja imaginário), a presa nunca sobrevive no sistema. Nota-se ainda que nesse caso fica sugerido o resultado esperado do modelo para tamanhos de habitat grandes: o sistema torna-se assintoticamente independente de L' devido à diminuição dos efeitos de fronteira.

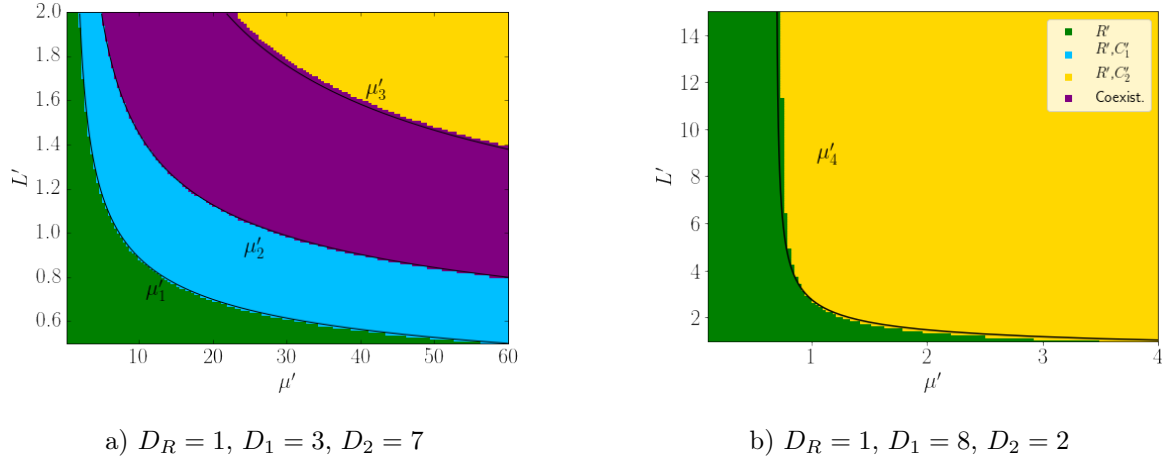


Figura 6.3: Relação entre tamanho de *patch* e produtividade (reescalados), sem tamanho crítico de *patch*. As linhas plotadas $\mu'(L)$ foram determinadas pelo VA. Parâmetros usados: (a) $\alpha' = 1, \beta' = 1, m'_1 = 0.95, m'_2 = 1.05, \gamma = 0.5, D_R = 1, D_1 = 3, D_2 = 7$. (b) $\alpha' = 1, \beta' = 1, m'_1 = 1.05, m'_2 = 0.95, \gamma = 1.4, D_R = 1, D_1 = 8, D_2 = 2$.

6.2.2 Oscilações

Ao longo das simulações, observamos que, por exemplo, para valores maiores de α' e β' do que os anteriormente usados, oscilações sustentadas (também previstas por Polis e Holt [Holt and Polis, 1997]) provenientes das interações predador-presa (tipo Lotka-Volterra) estavam presentes no comportamento assintótico do sistema. Esse comportamento é examinado nas figuras 6.4. Estudamos então como essas oscilações variavam dependendo do tamanho do domínio (L') e se isso foi reproduzido pelo VA. Nesta subseção, nos referimos aos Ansatz (6.3) como Ansatz de *Ordem 1* (como nas ordens dos termos em uma expansão em Série de Fourier) e aos (6.7) como Ansatz de *Ordem 3*.

Nos diagramas de bifurcação da figura 6.5, as linhas tracejadas representam as densidades populacionais máxima e mínima no centro do *patch* obtidas através da integração numérica das equações fornecidas pelo VA com Ansatz de Ordem 1, e as linhas contínuas com Ansatz de Ordem 3. Os pontos cheios são soluções obtidas diretamente através da integração numérica de (6.1). Cada uma das cores representa uma espécie. Vale ressaltar que as oscilações nessa figura são mais complexas do que os gráficos sugerem. Apenas as amplitudes *máximas* e *mínimas* são exibidas quando, na verdade, elas são variáveis no tempo, como mostra a figura 6.4. No entanto, até mesmo essa propriedade é capturada de forma aproximada pelo VA.

Este gráfico mostra que a dependência da amplitude de oscilação do tamanho do *patch* L' não é trivial, pois pode aumentar ou diminuir com as oscilações. Este fato não é uma particularidade do IGP. Na verdade, isso já foi observado e discutido por [Maciel and Kraenkel, 2014] em ciclos predador-presa em um modelo *Rozensweig-MacArthur* que incluía a dinâmica no espaço. Isso reenfatiza a importância de se considerar os efeitos da heterogeneidade espacial na dinâmica populacional das interações ecológicas.

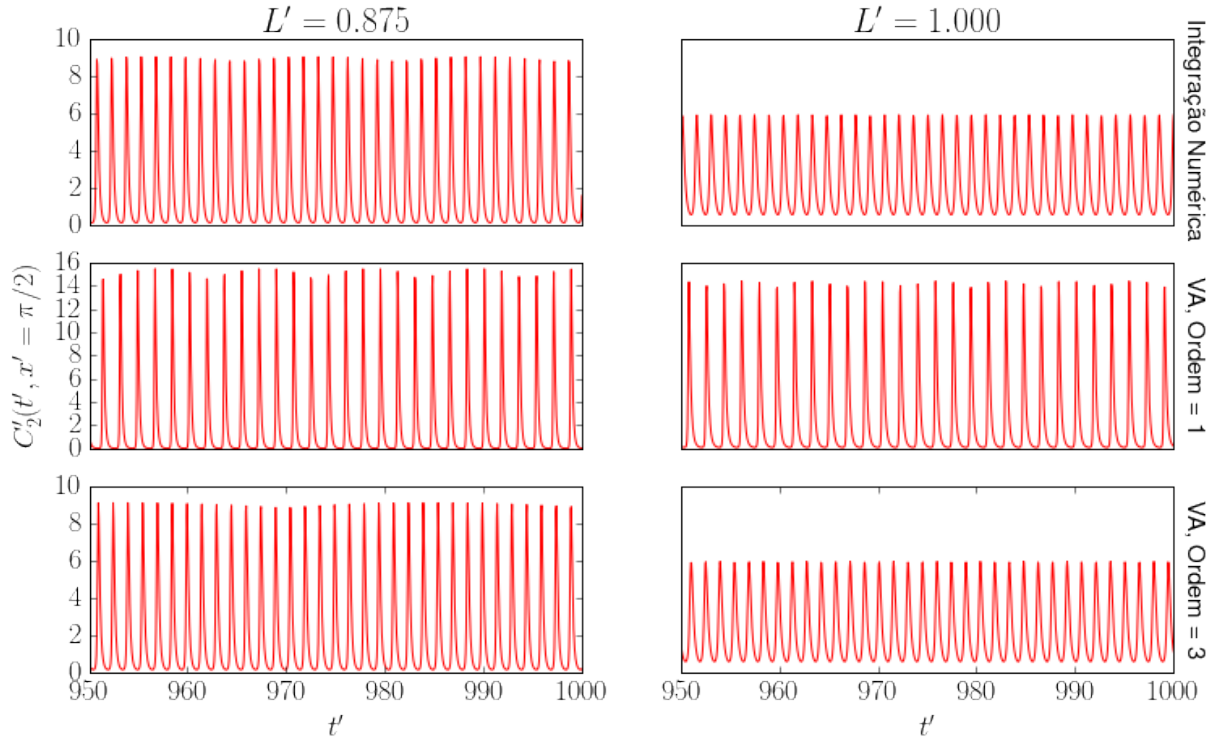


Figura 6.4: Exemplos de comportamento oscilatório da densidade no centro do *patch* ($x' = \pi/2$) após a fase transiente, apenas para C'_2 . Eles foram obtidos através da integração numérica de (6.1) e as equações fornecidas pelo VA para Ordem 1 (6.3) e Ordem 3 (6.7). Parâmetros usados: $\mu' = 20$, $m'_1 = 0.95$, $m'_2 = 1.05$, $\gamma = 0.5$, $\alpha' = 2$, $\beta' = 8$, $D_1 = 1.0$, $D_2 = 6.0$, $D_R = 1.0$

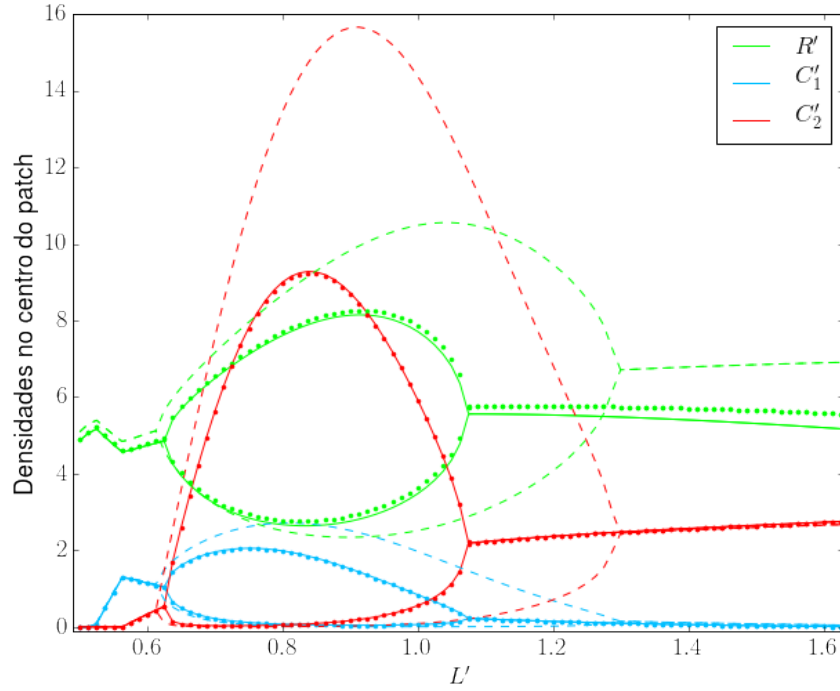


Figura 6.5: Bifurcações em relação a L' . Linhas tracejadas - VA, Ordem 1. Linhas contínuas - VA, Ordem 3. Pontos - integração numérica de (6.1). Os parâmetros utilizados foram $\mu' = 20$, $m'_1 = 0.95$, $m'_2 = 1.05$, $\alpha' = 2$, $\beta' = 8$, $D_1 = 1$, $D_2 = 6$, $D_R = 1$.

Em ambos os casos, o VA captura os principais aspectos das simulações de maneira aproximada: a ascensão das oscilações e seu desaparecimento e a forma geral das curvas fora das regiões de oscilação à medida que variamos L' . No entanto, podemos ver a melhoria na aproximação considerando o Ansatz Variacional com mais graus de liberdade para aproximar a solução das equações originais obtidas por integração numérica, tanto nas amplitudes de oscilação como nos valores de L' nos quais estas oscilações surgem.

Isso sugere que quanto mais termos da forma $A_n \sin(nx')$ adicionarmos ao Ansatz Variacional, mais próximo das soluções “exatas” chegaremos, analogamente a uma expansão na Série de Fourier das soluções da Equação de Calor. Contudo, nesse trabalho não procuramos confirmação teórica dessa aparente propriedade.

7. Conclusão

Como esperado, a introdução da dinâmica espacial forneceu previsões que, se não pouco intuitivas, ampliam e generalizam aquelas feitas pelos modelos com espaço homogêneo. Almejamos que o trabalho contribua ainda que de maneira modesta para a literatura de Dinâmica Populacional em espaços heterogêneos, sobretudo para o que tange a esfera dos módulos de comunidade no espaço. Como foi mencionado, trata-se de um assunto que ainda possui amplo espaço para trabalhos científicos como esse.

No processo, aplicamos técnicas tradicionais de aproximação de soluções de equações diferenciais parciais (integrações numéricas) e tivemos a oportunidade de utilizar um método de Aproximação Variacional que deve ser profícuo em qualquer trabalho que seja matematicamente semelhante a esse. Como ele não possui controle rigoroso do erro em sua aproximação, ele deve sempre ser usado em paralelo às integrações numéricas. No entanto, como vimos, o VA pode descrever o comportamento geral das soluções assintóticas e fornecer estimativas de parâmetros críticos do modelo (por exemplo, tamanho crítico do *patch*) que não foram obtidos por outros métodos. De fato, ele também captura o comportamento do sistema onde não há tamanho crítico de *patch* (isto é, L'_c imaginário). Portanto, podemos usá-lo como uma diretriz sólida para a investigação da solução exata de EDPs e de regiões do espaço de parâmetros de interesse biológico. Esperamos que o estudo também sirva como motivação para trabalhos futuros que procurem desenvolver o VA teoricamente, formalizando as conclusões obtidas, por exemplo, verificando se de fato ele apresenta um comportamento análogo a uma expansão em série de Fourier como sugerido na seção 6.2.2.

Os resultados alcançados se sustentam para uma gama razoável de parâmetros. No entanto, não afirmamos ter esgotado as características interessantes do modelo de IGP no espaço. Por exemplo, uma propriedade que pode ser fértil para exploração futura é a dependência precisa dos parâmetros do comportamento oscilatório que mencionamos na seção 6.2.2. Outra abordagem que complementaria nosso estudo é a descrição detalhada da dinâmica transitória, uma vez que sua importância foi prevista por [Holt and Polis, 1997] e verificada por [Maciel and Kraenkel, 2017] mesmo no caso independente do espaço. Além disso, estudos subsequentes podem introduzir no modelo respostas funcionais mais realistas ou gerais entre as interações ecológicas, como a resposta funcional do Tipo II e/ou a taxa de crescimento logístico na equação de Recursos.

Referências Bibliográficas

- [Bampfylde and Lewis, 2007] Bampfylde, C. and Lewis, M. (2007). Biological control through intraguild predation: case studies in pest control, invasive species and range expansion. *Bulletin of Mathematical biology*, 69(3):1031–1066.
- [Briggs and Hoopes, 2004] Briggs, C. J. and Hoopes, M. F. (2004). Stabilizing effects in spatial parasitoid–host and predator–prey models: a review. *Theoretical population biology*, 65(3):299–315.
- [Cantrell and Cosner, 2004] Cantrell, R. S. and Cosner, C. (2004). *Spatial ecology via reaction-diffusion equations*. John Wiley & Sons.
- [Cantrell et al., 2001] Cantrell, R. S., Cosner, C., and Fagan, W. F. (2001). How predator incursions affect critical patch size: the role of the functional response. *The American Naturalist*, 158(4):368–375.
- [Cerdeira et al., 1998] Cerdeira, S. C., Cavalcanti, S., and Hickmann, J. (1998). A variational approach of nonlinear dissipative pulse propagation. *The European Physical Journal D-Atomic, Molecular, Optical and Plasma Physics*, 1(3):313–316.
- [Cobbold and Lutscher, 2014] Cobbold, C. A. and Lutscher, F. (2014). Mean occupancy time: linking mechanistic movement models, population dynamics and landscape ecology to population persistence. *Journal of mathematical biology*, 68(3):549–579.
- [Fahrig, 2007] Fahrig, L. (2007). Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional ecology*, 21(6):1003–1015.
- [Fahrig et al., 2019] Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D. J., Eigenbrod, F., Ford, A. T., Harrison, S. P., Jaeger, J. A., et al. (2019). Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation*, 230:179–186.
- [Fisher, 1937] Fisher, R. A. (1937). The wave of advance of advantageous genes. *Annals of eugenics*, 7(4):355–369.
- [Fletcher Jr et al., 2018] Fletcher Jr, R. J., Didham, R. K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R. M., Rosindell, J., Holt, R. D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E. I., et al. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological conservation*, 226:9–15.

- [Hairston Sr, 1986] Hairston Sr, N. G. (1986). Species packing in desmognathus salamanders: experimental demonstration of predation and competition. *The American Naturalist*, 127(3):266–291.
- [Holt and Polis, 1997] Holt, R. D. and Polis, G. A. (1997). A theoretical framework for intraguild predation. *The American Naturalist*, 149(4):745–764.
- [Hunter, 2007] Hunter, J. D. (2007). Matplotlib: A 2d graphics environment. *Computing in Science & Engineering*, 9(3):90–95.
- [Inc.,] Inc., W. R. Mathematica, Version 10.0. Champaign, IL, 2019.
- [Iserles, 2009] Iserles, A. (2009). *A first course in the numerical analysis of differential equations*, volume 44 of *Cambridge texts in applied mathematics*. Cambridge University Press, 2 edition.
- [Jones et al., 01 | Jones, E., Oliphant, T., Peterson, P., et al. (2001–). SciPy: Open source scientific tools for Python. [Online; accessed <today>].
- [Kaup and Malomed, 1995] Kaup, D. and Malomed, B. A. (1995). The variational principle for nonlinear waves in dissipative systems. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 87(1-4):155–159.
- [Kierstead, 1953] Kierstead, H. (1953). The size of water masses containing plankton blooms. *J. mar. Res.*, 12:141–147.
- [Kirk and Lewis, 1999] Kirk, R. V. and Lewis, M. (1999). Edge permeability and population persistence in isolated habitat patches. *Natural Resource Modeling*, 12(1):37–64.
- [Kot, 2001] Kot, M. (2001). *Elements of mathematical ecology*. Cambridge University Press.
- [Levin et al., 2009] Levin, S. A., Carpenter, S. R., Godfray, H. C. J., Kinzig, A. P., Loreau, M., Losos, J. B., Walker, B., and Wilcove, D. S. (2009). *The Princeton guide to ecology*. Princeton University Press.
- [Maciel et al., 2018] Maciel, G. A., Coutinho, R. M., and Kraenkel, R. A. (2018). Critical patch-size for two-sex populations. *Mathematical biosciences*, 300:138–144.
- [Maciel and Kraenkel, 2014] Maciel, G. A. and Kraenkel, R. A. (2014). How population loss through habitat boundaries determines the dynamics of a predator–prey system. *Ecological complexity*, 20:33–42.
- [Maciel and Kraenkel, 2017] Maciel, G. A. and Kraenkel, R. A. (2017). Theory does not meet experiment: transient dynamics changes patterns of exclusion in an intraguild predation system. *Population ecology*, 59(4):371–378.

- [Maciel and Lutscher, 2013] Maciel, G. A. and Lutscher, F. (2013). How individual movement response to habitat edges affects population persistence and spatial spread. *The American Naturalist*, 182(1):42–52.
- [Murray, 2003] Murray, J. D. (2003). Mathematical biology: I. an introduction 2002. *Mathematical Biology: II. Spatial Models and Biomedical Applications*.
- [Oliphant, 06] Oliphant, T. (2006–). NumPy: A guide to NumPy. USA: Trelgol Publishing. [Online; accessed <today>].
- [Ovaskainen and Cornell, 2003] Ovaskainen, O. and Cornell, S. J. (2003). Biased movement at a boundary and conditional occupancy times for diffusion processes. *Journal of Applied Probability*, 40(3):557–580.
- [Ovaskainen and Hanski, 2004] Ovaskainen, O. and Hanski, I. (2004). From individual behavior to metapopulation dynamics: unifying the patchy population and classic metapopulation models. *The American Naturalist*, 164(3):364–377.
- [Polis and Holt, 1992] Polis, G. A. and Holt, R. D. (1992). Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in ecology & evolution*, 7(5):151–154.
- [Polis et al., 1989] Polis, G. A., Myers, C. A., and Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual review of ecology and systematics*, 20(1):297–330.
- [Rosenzweig, 1971] Rosenzweig, M. L. (1971). Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, 171(3969):385–387.
- [Rosenzweig and MacArthur, 1963] Rosenzweig, M. L. and MacArthur, R. H. (1963). Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist*, 97(895):209–223.
- [Shih, 1983] Shih, T.-M. (1983). Numerical properties and methodologies in heat transfer. *Numerical Properties and Methodologies in Heat Transfer*.
- [Skellam, 1951] Skellam, J. G. (1951). Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38(1/2):196–218.
- [Tilman et al., 1990] Tilman, D. et al. (1990). Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. *Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition.*, pages 117–141.
- [Turchin, 2003] Turchin, P. (2003). *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis*, volume 35. Princeton university press.
- [Vujanovic and Jones, 1989] Vujanovic, B. D. and Jones, S. E. (1989). *Variational methods in nonconservative phenomena*, volume 182. Academic Press.

Apêndice

Expressões para μ'_2 e μ'_3 no caso $D_R = 0$, a partir das equações (6.6) com o auxílio de um notebook do *Mathematica*.

$$\mu'_2 = \frac{(d_1+m'_1)(2\pi^2\gamma m'_1 m'_2(d_1+m'_1)(3(3\pi^2-32)(d_2+m'_2)-16\alpha'\beta')-3\pi^2(3\pi^2-32)\gamma^2(n'_2)^2(d_1+m'_1)^2+(m'_1)^2(128(\pi^2-8)(\alpha')^2(\beta')^2+32\pi^2\alpha'\beta'(d_2+m'_2)-3\pi^2(3\pi^2-32)(d_2+m'_2)^2))}{32\alpha'\beta'm'_1((3\pi^2-32)\gamma m'_2(d_1+m'_1)+(3\pi^2-32)(-m'_1)(d_2+m'_2)+4(\pi^2-8)\alpha'\beta'm'_1)}$$

$$\mu'_3 = \frac{m'_1(d_2+m'_2)(2\pi^2\gamma m'_1 m'_2(d_2+m'_2)(16\alpha'+3(3\pi^2-32)(d_1+m'_1))-\gamma^2(m'_2)^2(-128(\pi^2-8)(\alpha')^2+32\pi^2\alpha'(d_1+m'_1)+3\pi^2(3\pi^2-32)(d_1+m'_1)^2)-3\pi^2(3\pi^2-32)(m'_1)^2(d_2+m'_2)^2)}{32\alpha'\gamma^2(m'_2)^2(\gamma m'_2(4(\pi^2-8)\alpha'+(3\pi^2-32)(d_1+m'_1))-(3\pi^2-32)m'_1(d_2+m'_2))}$$