

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM MATEMÁTICA

Fernando Mazetto Brizola

**MODELO MATEMÁTICO PARA A DINÂMICA
POPULACIONAL DO BUGIO RUIVO EM UM
HABITAT FRAGMENTADO**

Santa Maria, RS
2016

Fernando Mazetto Brizola

**MODELO MATEMÁTICO PARA A DINÂMICA
POPULACIONAL DO BUGIO RUIVO EM UM HABITAT
FRAGMENTADO**

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado da Pós-Graduação em Matemática, Área de Matemática Aplicada, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Matemática**.

Orientador: Prof. Dr. Luiz Alberto Díaz Rodrigues


**Santa Maria, RS
2016**

Fernando Mazetto Brizola

**MODELO MATEMÁTICO PARA A DINÂMICA
POPULACIONAL DO BUGIO RUIVO EM UM HABITAT
FRAGMENTADO**

Dissertação apresentada ao Curso de Mestrado da Pós-Graduação em Matemática, Área de Matemática Aplicada, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Matemática.

Aprovado em 24 de maio de de 2016:


Luiz Alberto Díaz Rodrigues, Dr. (UFSM)
(Presidente/Orientador)



Vanessa Barbisan Fortes, Dra. (UFSM)



Vanderlei Manica, Dr. (FURG)

Santa Maria, RS
2016

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Jesus Cristo e à bem aventurada Maria santíssima, por terem me escolhido nesta missão.

À minha família, por todo apoio, incentivo e amor, durante a realização deste trabalho.

Ao meu orientador Dr. Luiz Alberto Díaz Rodrigues, por ter me aceito como orientando, pelo apoio, paciência e conhecimento transmitido durante esse tempo.

Aos demais professores do programa de pós-graduação, em especial à professora Diomar Cristina Mistro que ajudou durante a elaboração da dissertação. Aos professores Vanessa Fortes e Vanderlei Manica, que compuseram a banca, pelas contribuições feitas a esse trabalho.

Aos meus amigos que ficaram em minha cidade no Paraná, por todo carinho e ajuda na realização desse objetivo.

Aos meus novos amigos feitos em Santa Maria, em especial aos colegas do mestrado, os quais sempre estarão em meu coração. E também aos amigos da Renovação Carismática Católica pela acolhida calorosa.

À Mônica, por estar comigo durante os dois anos, o qual moramos juntos. Uma amizade que foi ainda mais fortalecida.

Também ao Ministério das Universidades Renovadas de Santa Maria, que me ajudou a viver esse sonho de amor para o mundo, tornando-me um profissional do reino de Deus. Obrigado por me fazer compreender o significado de viver em um só coração.

À FAPERGS - Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul, pelo suporte financeiro.

À todos aqueles que passaram em minha vida durante esses dois anos de mestrado, o meu muito obrigado.

*Porque realizou em mim maravilhas
aquele que é poderoso e cujo nome é Santo
(Bíblia Sagrada, São Lucas 1, 49)*

RESUMO

MODELO MATEMÁTICO PARA A DINÂMICA POPULACIONAL DO BUGIO RUIVO EM UM HABITAT FRAGMENTADO

AUTOR : FERNANDO MAZETTO BRIZOLA
ORIENTADOR : LUIZ ALBERTO DÍAZ RODRIGUES

O bugio ruivo (*Alouatta guariba clamitans*) é uma espécie ameaçada de extinção. Em uma área do Campo de Instrução do Exército (CISM) em Santa Maria – RS, onde a paisagem é composta por fragmentos de floresta, havia uma alta densidade dessa espécie. Entretanto, um surto de febre amarela entre 2008 e 2009 reduziu drasticamente a população, levando à extinção em vários fragmentos. Neste trabalho apresentamos um modelo matemático discreto para estudar a dinâmica de uma população de bugios sujeita a surtos periódicos de febre amarela. Um modelo metapopulacional é utilizado para analisar os efeitos da migração entre dois fragmentos de floresta suficientemente próximos. Simulações do modelo, com os valores dos parâmetros calculados a partir dos estudos experimentais desenvolvidos por Fortes (2008) no CISM, mostram que o tempo necessário para que um fragmento inicialmente com poucos indivíduos atinja sua capacidade de suporte é de aproximadamente 30 anos. Por outro lado, um fragmento inicialmente vazio pode ser recolonizado por indivíduos provenientes de um outro fragmento próximo em 20 anos.

Palavras-chave: Modelos discretos. Modelo metapopulacional. Equação de Beverton-Holt. Dinâmica de populações. Bugio ruivo. Habitat fragmentado. Febre amarela.

ABSTRACT

MATHEMATICAL MODEL FOR DYNAMICS OF POPULATION BROWN HOWLER MONKEY IN A HABITAT FRAGMENTATION

AUTHOR : FERNANDO MAZETTO BRIZOLA
ADVISOR : LUIZ ALBERTO DÍAZ RODRIGUES

The brown howler monkey (*Alouatta guariba clamitans*) is a species threatened with extinction. In an area belonging to the Brazilian army located in the state of Rio Grande do Sul, Brasil, where the highly fragmented landscape is composed by patches of forest, there was a high density of this species. However, an epidemic of sylvatic yellow fever between 2008 and 2009 drastically reduced the population leading it to extinction in some of the patches. This species plays an important role in fighting yellow fever since it can indicate that the yellow fever virus is circulating in the environment. When the virus is identified in dead monkeys, the public health agents trigger prevention measures. In this work, we present a simple discrete metapopulation model in order to describe the dynamics of the howler monkey. Through simulations of the proposed model for parameters obtained by Fortes (2008) in an experimental studies developed in this area, we can conclude that the population in an isolated patch with very low density will take around 30 years to recover its carrying capacity. On the other hand, a noncolonized patch can take around 20 years to be recolonized by individuals coming from a close patch.

Keywords: Discrete models. Metapopulation model. Beverton-Holt equation. Population dynamics. Brown howler monkey. Fragmented habitat. Yellow fever.

Sumário

INTRODUÇÃO	9
1 MODELOS DISCRETOS EM DINÂMICA DE POPULAÇÕES	13
1.1 EQUAÇÕES EM DIFERENÇAS NÃO LINEARES	13
1.2 O MODELO DE BEVERTON-HOLT	18
1.3 MODELOS DISCRETOS COM RETARDAMENTO	22
2 DINÂMICA POPULACIONAL LOCAL DO BUGIO-RUIVO	26
2.1 O MODELO	26
2.2 PONTOS DE EQUILÍBRIO E ESTABILIDADE	29
2.3 SIMULAÇÕES	32
2.4 SIMULAÇÕES CONSIDERANDO UMA MORTALIDADE DECORRENTE À FEBRE AMARELA	35
2.5 CONCLUSÕES	41
3 DINÂMICA POPULACIONAL DO BUGIO-RUIVO EM UM HABITAT FRAGMENTADO - MODELOS METAPOPULACIONAIS	43
3.1 EMIGRAÇÃO EM APENAS UM PATCH COM μ CONSTANTE	46
3.1.1 Caso $i = 2$	46
3.1.2 Caso $i = n$	54
3.2 MIGRAÇÃO EM DOIS “patches” COM μ CONSTANTE	59
3.3 MIGRAÇÃO EM DOIS “PATCHES” COM μ DEPENDENTE DA DENSIDADE LOCAL	66
3.4 SIMULAÇÕES CONSIDERANDO MORTALIDADE DECORRENTE DA FEBRE AMARELA EM MODELOS METAPOPULACIONAIS	73
3.5 CONCLUSÕES	79
4 SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS	82
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	83

INTRODUÇÃO

Entre os diversos tipos de habitats existentes em nosso planeta, está um de grande importância e vem se expandindo rapidamente, são as florestas fragmentadas, que por conta principalmente do desmatamento relacionado com o crescimento populacional de humanos está aumentando de forma acelerada. Segundo Rambaldi (2003), a fragmentação significa uma parte retirada de um todo, ou seja, é o processo de separar um todo em partes. Portanto, uma região de florestas fragmentadas são “pedaços” de populações florestais que geralmente surgem devido ao desmatamento, porém também podem ocorrer por fatores naturais, como nascentes, margens de rios ou lagos por exemplo. Essa alteração de habitat muda completamente a sobrevivência de várias espécies de seres vivos.

Rambaldi (2003) afirma que há uma grande diversidade de seres vivos que povoam esses habitats e em virtude das regiões florestais contínuas estarem cada vez menores a ameaça de extinção vem crescendo para várias espécies. De acordo com Fortes (2008), os primatas estão entre as espécies de animais mais frequentes que vivem nas florestas fragmentadas, entre eles podemos destacar os macacos do gênero *Alouatta*, popularmente conhecidos como bugio, guariba ou barbudo. Ainda segundo Fortes (2008), os bugios possuem uma dieta a base de folhas e frutos e conseguem facilmente adaptar-se a áreas domiciliares pequenas favorecendo assim a sobrevivência da espécie nestas regiões de florestas fragmentadas.

Os bugios são primatas neotropicais do Novo Mundo (*Primates, Platyrrhini*), onde segundo Gregorin (2006), encontrando-se desde o sul do México até o norte da Argentina. Possuem como principal característica dimorfismo sexual acentuado no crânio e no osso hioide, fazendo com que os machos sejam capazes de produzir um rugido, sendo possível de ouvir a longo alcance, popularmente conhecido como o “Ronco do Bugio”. No Brasil, Gregorin (2006) considera a ocorrência de dez espécies do gênero *Alouatta*, sendo as seguintes: *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812), *A. fusca* (Geoffroy Saint-Hilarie, 1812), *A. clamitans* Cabrera 1940, *A. belzebul* (Linnaeus, 1766), *A. discolor* (Spix, 1823), *A. ululata* Elliot 1912, *A. juara* (Linnaeus, 1766), *A. macconelli* (Humboldt, 1912), *A. puruensis* Lönnberg, 1941 e *A. nigerrima* Lönnberg, 1941. Groves (2005) também classificou esta espécie, porém com a mudança do *A. fusca* e *A. clamitans*, os quais pertencem à mesma espécie chamada por ele de *A. guariba*, onde cada um dos dois ele dividiu em subespécies diferentes, o *A. fusca* é classificado como *Alouatta guariba guariba* e *A. clamitans* como

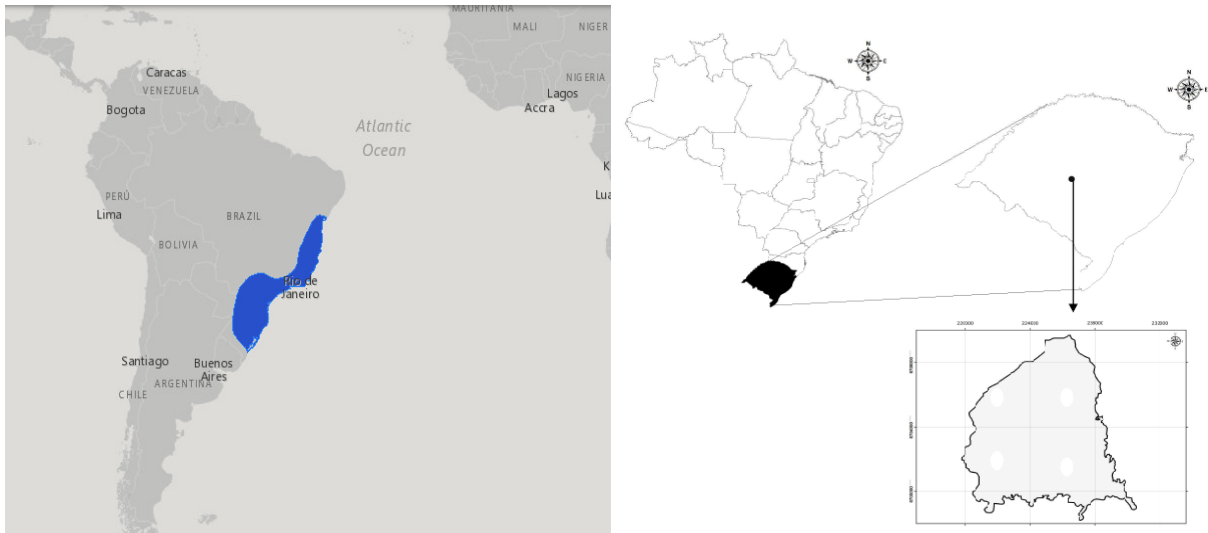
Alouatta guariba clamitans. Neste trabalho vamos utilizar a nomenclatura de Groves (2005) e chamaremos de *Alouatta guariba clamitans* ou bugio-ruivo como popularmente é conhecido.

Dentre as espécies classificadas, podemos encontrar duas no estado do Rio Grande do Sul, Brasil, o *Alouatta caraya* (Bugio-Preto) e o *Alouatta guariba clamitans* (Bugio-Ruivo), ver em Gregorin (2006) ou Bicca-Marques e Freitas (2010).

Segundo Marques (2002) tanto o Bugio-Preto quanto o Bugio-Ruivo estão na “Lista das espécies da Fauna Ameaçadas de Extinção no Rio Grande do Sul”, na categoria VU – Vulnerável, ou seja, animais que estão nesta categoria significam que correm um alto risco de extinção em médio prazo.

Nosso maior interesse será o estudo do *Alouatta g. clamitans*, pois é a espécie que se encontra na área florestal fragmentada situada no Campo de Instrução de Santa Maria (CISM) no município de Santa Maria, RS, Brasil. Segundo Gregorin (2006), a ocorrência dessa espécie é registrada na região nordeste da Argentina, seguido pela região serrana central do Rio Grande do Sul, passando pelas vertentes de Mata Atlântica, da região sul até os estados de Rio de Janeiro e Minas Gerais, conforme ilustra a figura abaixo.

Figura 1: A figura do lado esquerdo mostra a região (em azul) que é registrado a ocorrência do Bugio-ruivo, já a figura do lado direito mostra a localização da cidade de Santa Maria no estado do Rio Grande do Sul, Brasil.



Fonte: a figura do lado esquerdo pode ser encontrada em <http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=39916>. A figura do lado direito se encontra na tese de doutorado de Vanessa Fortes (2008), na referência [3].

Os machos adultos desta espécie apresentam coloração castanho-avermelhada a ruiva-dourado, já as fêmeas tem a pelagem castanha escura, (GREGORIN, 2006). De acordo com Silvestre (2012), os bugios passam a maior parte do seu tempo descansando e dedicam apenas uma pequena parte (geralmente menos de 5%) a comportamentos sociais, como alimentação, locomoção, acasalamentos e outras atividades naturais da espécie. Ainda segundo Silvestre (2012), embora os bugios não apresentem sazonalidade reprodu-

tiva, existem períodos em que há maior concentração de nascimentos, sendo estes observados em diversos momentos ao longo do ano e a gestação, com duração em torno dos 180 dias, finda normalmente com o nascimento de apenas um filhote.

De acordo com Bicca-Marques e Freitas (2010), no estado do Rio Grande do Sul (Brasil), as principais ameaças enfrentadas por esses primatas incluem a perda e fragmentação do habitat, caça, em menor grau e o comércio ilegal de animais, ou seja, a predação não está incluída nas ameaças dessa espécie, pois geralmente os bugios não possuem predadores em seu habitat. Bicca-Marques e Freitas (2010) frisa no entanto, que surtos de doenças têm impactado populações de primatas em diversas regiões do mundo, dados históricos afirmam que as populações tanto de *A. caraya* como *A. g. clamitans* foram gravemente afetadas por surtos de febre amarela e mais recentemente, os surtos desta doença em 2001 e 2008-2009 causou a morte de indivíduos das duas espécies na Argentina e também no estado do Rio Grande do Sul, em especial no Campo de Instrução de Santa Maria, como mostra Veiga (2013).

Para que possamos entender melhor sobre a febre amarela, Hervé (1986) explica que essa doença é uma arbovirose, definida como uma enfermidade cujo agente é um vírus transmitido biologicamente entre os seus hospedeiros vertebrados por artrópodos hematófagos. O vírus apresenta-se sob dois aspectos fundamentais, sendo um deles a febre amarela urbana cujo vetor é o *Aedes aegypti*, ocorrendo geralmente nas áreas urbanas das cidades, entretanto segundo Vasconcelos (2003) a última grande epidemia urbana em território brasileiro ocorreu em 1929 e o último caso registrado foi em 1942, ou seja, o vírus de febre amarela urbana está controlado em nosso país. O segundo aspecto da doença segundo Hervé (1986), é febre amarela silvestre, que possui seu ciclo natural entre as populações animais, com passagens esporádicas e acidentais no homem, ou seja, os hospedeiros vertebrados do vírus da febre amarela pertencem unicamente aos primatas (homem incluído), e os vetores confirmados, atualmente conhecidos, são exclusivamente mosquitos, os quais de acordo com Vasconcelos (2003) são os mosquitos dos gêneros *Haemagogus* e *Sabethes*, que constituem os vetores da febre amarela no novo mundo. Para Bicca-Marques e Freitas (2010) os surtos de febre podem levar a população para a extinção, especialmente de populações isoladas em fragmentos.

Em virtude da última ocorrência da febre amarela no Campo de Instrução de Santa Maria (2008-2009), nosso objetivo neste trabalho será modelar matematicamente a densidade populacional do bugio-ruivo em um habitat fragmentado através de dados pesquisados na tese de doutorado da pesquisadora Vanessa Barbisan Fortes, pela Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul no ano de 2008 e também descobrir quanto tempo levará para a densidade populacional voltar a sua capacidade de suporte inicial após um surto de febre amarela, onde estaremos utilizando dados pesquisados na dissertação de mestrado de Joana Beschorner da Veiga (2013), da Universidade Federal de Santa Maria.

Neste trabalho estaremos utilizando modelos de equações a diferenças para densi-

dades populacionais estudados na área de biomatemática, além da teoria de metapopulações, através dela obteremos dados matemáticos considerando fragmentos da floresta e a movimentação da população de bugios entre eles.

Os fragmentos de habitat nos quais as populações estão distribuídas são conhecidos de “patches” ou “sítios”. Em cada sítio existe uma população de indivíduos chamada de população local ou subpopulação. O conjunto de populações locais, relacionadas entre si por meio de migrações passa a ideia de uma “população de populações”, esta teoria é conhecida como modelos metapopulacionais. Richard Levins em 1969 formulou um modelo com o objetivo de estudar as propriedades da dinâmica populacional em grupos de populações separadas, porém dependente uma da outra por meio de migrações. Assim, ele definiu este conceito como sendo “um conjunto de subpopulações interconectadas que funcionam como uma unidade demográfica”(LEVINS, 1969). Segundo Hanski e Gilpin (1991), o conceito de metapopulação está relacionado com a densidade da população, extinção e criação de novas populações, e o estudo da dinâmica de metapopulações é essencialmente o estudo das condições em que estes fatores tornam as populações em equilíbrio e as consequências desse equilíbrio associados a eles.

Modelos matemáticos são essencialmente importantes para o estudo em metapopulações, pois modelam a dispersão de grupos entre os fragmentos. A taxa de dispersão segundo Stroschein (2009) pode ser afetada por diversos fatores como as características do indivíduo, a dinâmica populacional e fatores internos e externos aos fragmentos.

Vários trabalhos podem ser estudados modelos metapopulacionais, os quais apresentam resultados sobre a dispersão de populações, dentre muitos podemos citar, Allen (2007), Giordani (2003), González-Guzmán (2001) e Stroschein (2009). A teoria de metapopulações será trabalhada no capítulo 3 deste trabalho, onde definimos matematicamente este conceito.

Capítulo 1

MODELOS DISCRETOS EM DINÂMICA DE POPULAÇÕES

Neste capítulo vamos abordar conceitos básicos sobre modelos de tempo discretos, deduzir o modelo de Beverton-Holt e analisar modelos discretos com retardamento. Tais pré-requisitos serão a base para a construção de um modelo para a dinâmica populacional do *Alouatta guariba clamitans* (Bugio-Ruivo).

1.1 EQUAÇÕES EM DIFERENÇAS NÃO LINEARES

Nesta seção vamos definir alguns conceitos básicos sobre modelos discretos no tempo que serão úteis na construção de um modelo para a dinâmica de uma população de bugios-ruivos no Capítulo 2.

Quando os eventos de reprodução de uma espécie não ocorrem de maneira contínua, isto é, quando a espécie se reproduz em intervalos discretos de tempo, é razoável utilizar modelos nos quais o tempo é uma variável discreta. Neste caso, um modelo geral de crescimento populacional pode ser formulado através de uma equação a diferenças de primeira ordem da forma

$$N_{t+1} = f(N_t), \quad (1.1)$$

onde N_t representa a população no tempo (discreto) t e a função f depende de combinações de seu argumento N_t . A equação (1.1) é dita de primeira ordem porque a população no tempo t determina o tamanho da população no tempo $t + 1$.

Modelos discretos em dinâmica de populações podem ser escritos na forma geral

$$N_{t+1} = f(N_t) = g(N_t)N_t,$$

onde $g(N_t)$ representa o fator de crescimento per capita da população.

O modelo mais simples deste tipo é o modelo de crescimento geométrico

$$N_{t+1} = rN_t,$$

onde r é uma constante positiva. Neste caso, o número de descendentes por adulto não depende da densidade da população do ano anterior. Dizemos que o crescimento da população é independente da densidade.

Na verdade, uma população sofre, frequentemente, variações no seu fator de crescimento per capita ocasionadas, por exemplo, por competições intraespecíficas. Neste caso, o fator de crescimento $g(N_t)$ depende da população atual N_t ; $g(N_t)$ é denso-dependente.

Na equação logística discreta

$$N_{t+1} = rN_t\left(1 - \frac{N_t}{k}\right), \quad (1.2)$$

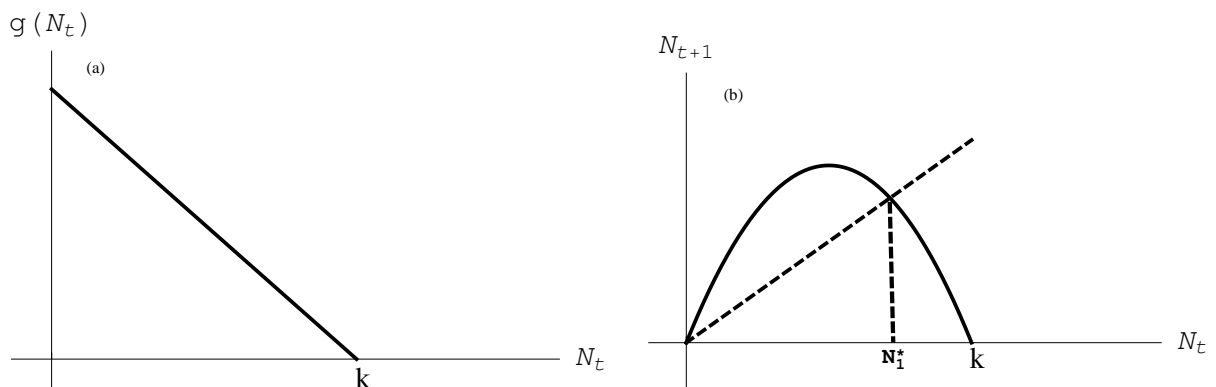
o fator de crescimento per capita depende linearmente da densidade populacional:

$$g(N_t) = r\left(1 - \frac{N_t}{k}\right),$$

r e k constantes positivas.

O parâmetro r é conhecido como fator específico de crescimento e corresponde ao fator de crescimento na ausência de competição intraespecífica ($N_t \approx 0$). O parâmetro k é a densidade populacional para a qual o fator de crescimento per capita é igual a zero. A Figura 1.1 mostra que $g(N_t)$ decresce linearmente. Observe que para $N_t > k$, $g(N_t) < 0$, isto significa que o modelo prevê extinção sempre que $N_t > k$.

Figura 1.1: Equação logística discreta. (a) Gráfico de $g(N_t) = r\left(1 - \frac{N_t}{k}\right)$; (b) Gráficos de $N_{t+1} = f(N_t) = g(N_t)N_t$ e $N_{t+1} = N_t$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Soluções de uma equação da forma (1.1) podem ser facilmente obtidas recursivamente para diferentes condições iniciais e valores dos parâmetros do modelo. No entanto,

este procedimento além de exaustivo pode não revelar alguns comportamentos complexos do sistema.

Uma alternativa melhor é analisar o comportamento do modelo a partir de certas soluções especiais denominadas soluções de equilíbrio. Este estudo permite determinar o comportamento qualitativo completo do modelo.

Soluções de Equilíbrio e Análise Linear de Estabilidade

O conceito de estado de equilíbrio diz respeito à ausência de mudanças em um sistema em relação ao tempo, ou seja, há equilíbrio quando não ocorrem variações na população de uma geração t para $t + 1$.

No contexto de equações a diferenças uma solução de equilíbrio N^* de

$$N_{t+1} = f(N_t) = g(N_t)N_t$$

é tal que

$$N_{t+1} = N_t = N^*.$$

Assim, N^* é uma solução de equilíbrio se

$$N^* = g(N^*)N^*,$$

isto é, se $N^* = 0$ ou $g(N^*) = 1$.

Para a equação logística temos a solução trivial $N^* = 0$ e

$$g(N^*) = r\left(1 - \frac{N^*}{k}\right) = 1,$$

isto é,

$$N^* = k\left(1 - \frac{1}{r}\right).$$

Assim, as duas soluções de equilíbrio da equação logística discreta são

$$N_0^* = 0 \quad \text{e} \quad N_1^* = k\left(1 - \frac{1}{r}\right).$$

Observamos que a solução de equilíbrio N_1^* representa a densidade populacional máxima que o meio suporta.

Uma solução de equilíbrio N^* é estável se, dada alguma solução N_t “próxima” de N^* então N_t tende a N^* quando $t \rightarrow \infty$.

Seja

$$N_t = N^* + \delta_t, \tag{1.3}$$

onde δ_t é uma pequena perturbação do equilíbrio, uma solução próxima do equilíbrio N^* será estável se $\delta_t \rightarrow 0$ quando $t \rightarrow \infty$. Se δ_t cresce, então a solução de equilíbrio N^* será

instável.

Substituindo (1.3) em (1.1), obtemos:

$$N^* + \delta_{t+1} = f(N^*, \delta_t).$$

Agora, para δ_t suficientemente pequeno, podemos expandir $f(N^* + \delta_t)$ em série de Taylor em torno de N^* para obter

$$N^* + \delta_{t+1} = f(N^*) + f'(N^*)\delta_t + \frac{f''(N^*)}{2!}\delta_t^2 + \dots$$

Considerando que δ_t é suficientemente pequena é razoável desprezar os termos de ordem igual ou superior a δ_t^2 na expressão acima. E, lembrando que $N^* = f(N^*)$, obtemos a seguinte equação para a perturbação:

$$\delta_{t+1} = f'(N^*)\delta_t.$$

Como $f'(N^*)$ é uma constante, digamos igual a λ , a equação para a perturbação é a equação linear a diferença

$$\delta_{t+1} = \lambda\delta_t,$$

cuja solução é $\delta_t = \lambda^t\delta_0$. Portanto, $\delta_t \rightarrow 0$ se $|\lambda| < 1$ e δ_t cresce de maneira geométrica se $|\lambda| > 1$.

Concluimos que, para uma solução de equilíbrio N^* da equação a diferenças não linear (1.1):

- N^* é linearmente estável se $|f'(N^*)| < 1$;
- N^* é linearmente instável se $|f'(N^*)| > 1$.

Isso significa que a estabilidade linear de um equilíbrio N^* é determinada pela inclinação da reta tangente ao gráfico de $f(N)$ no ponto N^* .

Para determinar a estabilidade das soluções de equilíbrio da equação logística (1.2), precisamos de $f'(N)$, que é

$$f'(N) = r - \frac{2r}{k}N.$$

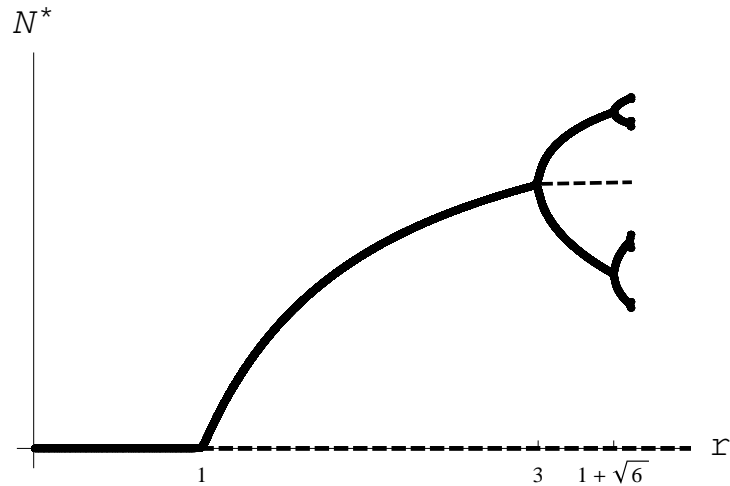
No equilíbrio trivial $N_0^* = 0$, $f'(0) = r$. Isto é, a solução de equilíbrio é estável para $0 \leq r < 1$ e instável para $r > 1$.

No equilíbrio não trivial $N_1^* = k(1 - \frac{1}{r})$, $f'(k(1 - \frac{1}{r})) = 2 - r$. Isto significa que a solução de equilíbrio não trivial é estável para $1 < r < 3$.

Deste modo podemos construir um gráfico que esboça os equilíbrios em função do parâmetro r , tal gráfico é conhecido como **Diagrama de Bifurcação**. Este diagrama mostra os efeitos da variação dos parâmetros sobre a existência e as propriedades de estabilidade das soluções de equilíbrio. Outro fator importante é o valor do parâmetro para qual ocorre uma mudança qualitativa nas soluções de equilíbrio, conhecido como

Ponto de Bifurcação.

Figura 1.2: Diagrama de bifurcação para equação logística discreta. O gráfico mostra as soluções de equilíbrio e sua estabilidade em função do parâmetro r .



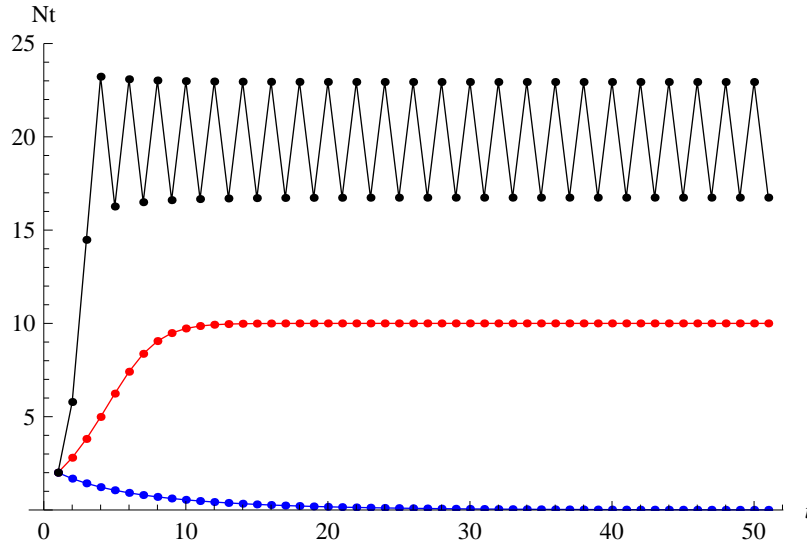
Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

No diagrama de bifurcação da Figura 1.2 mostramos as soluções estáveis da equação logística discreta (1.2) em função do parâmetro r . Os pontos $r = 1$ e $r = 3$ são conhecidos como pontos de bifurcação. Em $r = 1$ ocorre uma bifurcação na qual o equilíbrio $N_0^* = 0$, estável para $0 < r < 1$, troca sua estabilidade com o equilíbrio $N_1^* = k(1 - \frac{1}{r})$. A bifurcação em $r = 1$ é conhecida como transcritical. Outra bifurcação ocorre em $r = 3$ onde o equilíbrio N_1^* perde sua estabilidade para um ciclo estável de período 2, isto é, a população oscila entre dois valores. Esta bifurcação é conhecida como bifurcação de duplicação de período ou “flip”.

Finalmente, no diagrama de bifurcação vemos que em $r = 1 + \sqrt{6}$ há outra bifurcação de duplicação de período. O 2-ciclo perde a estabilidade para um ciclo de período quatro.

Podemos observar esse efeito através de um gráfico da densidade populacional N_t em relação ao tempo t , na Figura 1.3, onde fixamos $k = 30$, $N_0 = 2$ e simulamos r entre três valores, $r = 0,9$; $r = 1,5$ e $r = 3,1$

Figura 1.3: Gráfico da densidade populacional da equação logística discreta com $k = 30$ e $N_0 = 2$, considerando $r = 0,9$ (azul); $r = 1,5$ (vermelho) e $r = 3,1$ (preto).



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Podemos observar que quando $r = 0,9 < 1$ a população vai à extinção; para $1 < r = 1,5 < 3$, a população sobrevive, convergindo para $k(1 - \frac{1}{r}) = 10$; enquanto, se $3 < r = 3,1$ a população oscila entre dois valores.

1.2 O MODELO DE BEVERTON-HOLT

Nesta seção apresentamos um modelo discreto conhecido como modelo de Beverton-Holt. Inicialmente, deduzimos o modelo de acordo com González-Guzmán (1999). Em seguida, determinamos as soluções de equilíbrio, sua estabilidade e comportamento qualitativo do modelo.

Segundo Jennings e Dulvy (2008), em 1957 dois cientistas britânicos, Raymond John H. Beverton e Sidney J. Holt propuseram um modelo matemático para utilizá-lo no estudo de populações de peixes, este modelo ficou conhecido como modelo de Beverton-Holt.

Seja N_t a densidade da população antes da t -ésima etapa reprodutiva e consideremos uma taxa de nascimentos per capita constante b . Se $L(t')$ é a densidade de juvenis durante o período de maturação, onde $0 \leq t' \leq T$ é uma variável real, então

$$\begin{cases} L(0) = bN_t, \\ L(T) = N_{t+1}. \end{cases} \quad (1.4)$$

A dinâmica da população de juvenis durante o período de maturação será modelada por uma equação diferencial que considera competição intraespecífica e mortalidade

natural:

$$L' = -(m(t') + c(t')L)L, \quad (1.5)$$

onde $m(t')$ é a taxa de mortalidade natural e $c(t')$ o coeficiente de competição entre os juvenis.

Podemos resolver a equação (1.5) fazendo a mudança de variáveis $z = \frac{1}{L}$. Assim, obtemos a seguinte equação diferencial linear de primeira ordem

$$z' = m(t')z + c(t'). \quad (1.6)$$

Multiplicando a equação (1.6) pelo fator integrante

$$\exp\left(-\int_0^{t'} m(u)du\right)$$

obtemos

$$\exp\left(-\int_0^{t'} m(u)du\right)z' = \exp\left(-\int_0^{t'} m(u)du\right)m(t')z + \exp\left(-\int_0^{t'} m(u)du\right)c(t'),$$

ou seja,

$$\left(\exp\left(-\int_0^{t'} m(u)du\right)z\right)' = \exp\left(-\int_0^{t'} m(u)du\right)c(t')$$

e resolvendo esta equação chegamos à seguinte solução explícita

$$z(t) = \exp\left(\int_0^{t'} m(u)du\right) \left(\int_0^{t'} \exp\left(-\int_0^s m(u)du\right)c(s)ds + z_0\right)$$

onde z_0 é uma constante arbitrária. Voltando à variável original obtemos

$$\frac{1}{L(t')} = \exp\left(\int_0^{t'} m(u)du\right) \left(\int_0^{t'} \exp\left(-\int_0^s m(u)du\right)c(s)ds + z_0\right).$$

Substituindo na expressão acima $L(0) = bN_t$ temos

$$\frac{1}{L(0)} = \frac{1}{bN_t} = z_0$$

e para $L(T) = N_{t+1}$ encontramos

$$\frac{1}{L(T)} = \frac{1}{N_{t+1}} = \exp\left(\int_0^T m(u)du\right) \left(\int_0^T \exp\left(-\int_0^s m(u)du\right)c(s)ds + \frac{1}{bN_t}\right).$$

Finalmente, resolvendo para N_{t+1} obtemos a equação de Beverton-Holt

$$N_{t+1} = \frac{rN_t}{1 + \alpha N_t}, \quad (1.7)$$

onde

$$r = b \cdot \exp\left(-\int_0^T m(u) du\right) \quad (1.8)$$

e

$$\alpha = b \left(\int_0^T \exp\left(-\int_0^s m(u) du\right) c(s) ds \right). \quad (1.9)$$

Se os coeficientes m e c forem constantes, então os parâmetros do modelo são

$$r = be^{-mT}$$

e

$$\alpha = \frac{cb}{m}(1 - e^{-mT}).$$

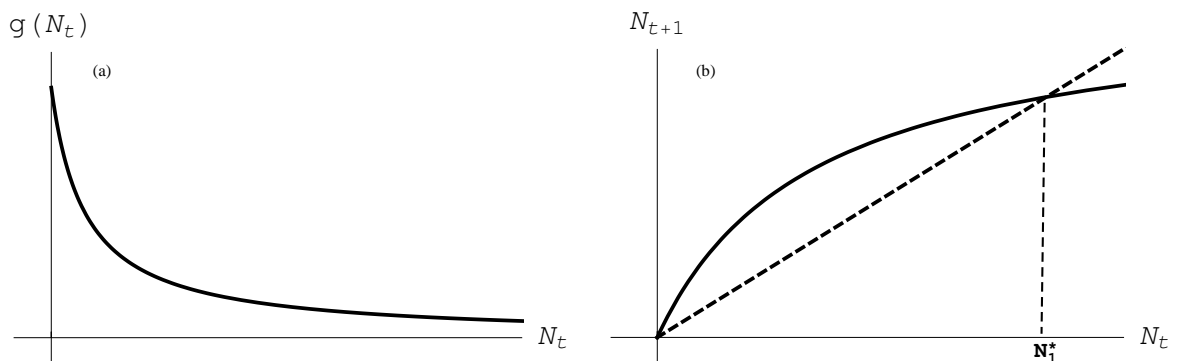
Observamos que quanto maior a taxa de competição c entre os juvenis maior será o valor do coeficiente α .

O fator de crescimento per capita dependente da densidade populacional é dado por

$$g(N_t) = \frac{r}{1 + \alpha N_t}.$$

A Figura 1.4(a) mostra que $g(N_t)$ é decrescente, porém $g(N_t) > 0$ para todo N_t , ao contrário do modelo logístico que prevê extinção para $N_t > k$. Isto significa que o modelo de Beverton-Holt pode ser uma boa alternativa para o modelo logístico discreto.

Figura 1.4: Equação de Beverton-Holt. (a) Gráfico de $g(N_t) = \frac{r}{1 + \alpha N_t}$; (b) Gráficos de $N_{t+1} = f(N_t) = g(N_t)N_t$ e $N_{t+1} = N_t$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

As soluções de equilíbrio são determinadas resolvendo para N^* na equação

$$N^* = \frac{rN^*}{1 + \alpha N^*}.$$

Portanto, as soluções de equilíbrio são a trivial $N_0^* = 0$ e a não trivial $N_1^* = \frac{r-1}{\alpha}$, que é estritamente positiva para $r > 1$.

Para determinar a estabilidade das soluções de equilíbrio do modelo de Beverton-Holt, determinamos $f'(N)$,

$$f'(N) = \frac{r}{(1 + \alpha N)^2}. \quad (1.10)$$

Substituindo $N_0^* = 0$ em (1.10) encontramos

$$f'(0) = r.$$

Logo, pelo critério de estabilidade, o equilíbrio trivial N_0^* será estável quando $0 < r < 1$.

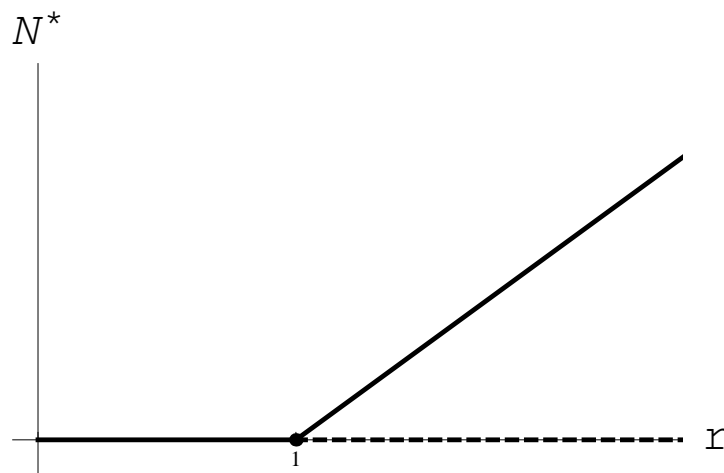
Analisando da mesma forma para o ponto $N_1^* = \frac{r-1}{\alpha}$, temos

$$f'\left(\frac{r-1}{\alpha}\right) = \frac{1}{r},$$

e, neste caso, o equilíbrio de persistência N_1^* será estável quando $r > 1$.

Deste modo, podemos construir um diagrama de bifurcação em relação ao parâmetro r . Note que o ponto de bifurcação é $r = 1$, onde o equilíbrio trivial troca sua estabilidade com o equilíbrio de persistência. Ilustramos o diagrama de bifurcação para o modelo de Beverton-Holt na Figura 1.5.

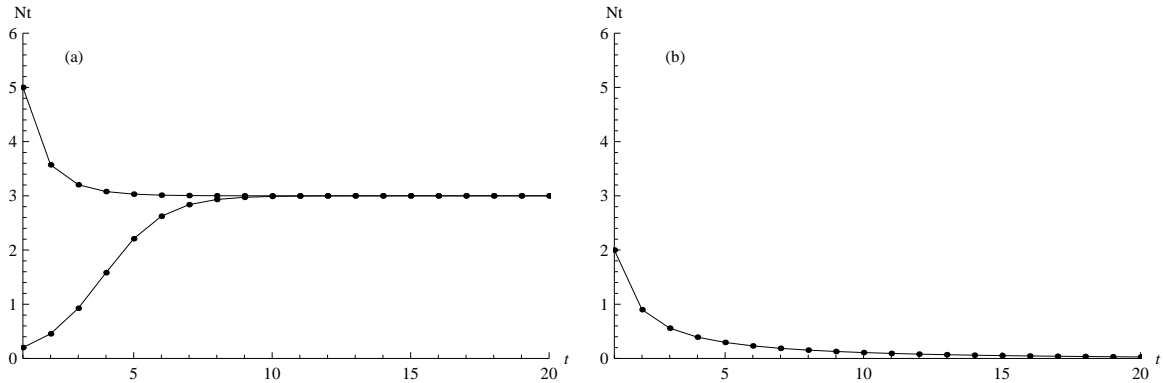
Figura 1.5: Diagrama de bifurcação para equação de Beverton-Holt. O gráfico mostra as soluções de equilíbrio e sua estabilidade em função do parâmetro r .



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Na Figura 1.6 mostramos soluções típicas da equação de Beverton-Holt para diferentes valores do parâmetro r . Os gráficos ilustram os diferentes comportamentos qualitativos na dinâmica do modelo.

Figura 1.6: Soluções típicas da equação de Beverton-Holt: (a) $r > 1$ e (b) $r < 1$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Observamos que o modelo tempo-discreto de Beverton-Holt pode ser considerado análogo ao modelo logístico contínuo, na medida em que a forma das soluções é a mesma (Figura 1.6).

1.3 MODELOS DISCRETOS COM RETARDAMENTO

Os modelos logísticos e de Beverton-Holt estudados neste capítulo são descritos por equações a diferenças de primeira ordem, nas quais a densidade da população na geração $t + 1$ depende somente da densidade na geração anterior. Entretanto, existem muitas populações que apresentam algum efeito de retardamento devido, por exemplo, ao tempo de desenvolvimento da própria população. Neste caso, devemos incluir explicitamente no modelo um efeito de retardamento.

Um modelo no qual o crescimento da população depende de duas gerações anteriores pode ser escrito na forma

$$N_{t+1} = f(N_t, N_{t-T}), \quad (1.11)$$

onde T é um número natural que indica o intervalo de tempo do retardamento. O efeito da geração $t - T$ sobre a geração $t + 1$ é denominado efeito de retardamento e a equação (1.11) de equação a diferenças com retardamento.

Vamos exemplificar utilizando o modelo discreto logístico apresentado na Seção 1.1, mas dessa vez com um efeito de retardamento na densidade da população.

$$N_{t+1} = f(N_t, N_{t-1}) = rN_t \left(1 - \frac{N_{t-1}}{K}\right). \quad (1.12)$$

Estamos considerando neste momento um retardamento de duas gerações anteriores sequentes, ou seja, fixamos $T = 1$, assim (1.12) é uma equação a diferença não linear de segunda ordem.

Vamos comparar como o efeito de retardamento afeta a estabilidade da população, isto é, analisaremos o modelo de (1.2) em que $T = 0$ com o modelo (1.12) para $T = 1$.

Antes de mostrarmos como encontrar os pontos de equilíbrio e sua estabilidade, lembramos que uma equação a diferenças de ordem superior pode ser transformada em um sistema de primeira ordem, de fato, seja

$$x(t+1) = f(x(t), x(t-1), \dots, x(t-T)), \quad (1.13)$$

um sistema dinâmico 1-dimensional com T retardamentos, tal sistema é equivalente ao sistema $(T+1)$ -dimensional

$$\begin{cases} x_1(t+1) &= f(x_1(t), x_2(t), \dots, x_{T+1}(t)), \\ x_2(t+1) &= x_1(t), \\ x_3(t+1) &= x_2(t), \\ &\vdots \\ x_{T+1}(t+1) &= x_T(t). \end{cases} \quad (1.14)$$

Assim, se $x(t)$ é solução de (1.13) com as condições iniciais

$$(x(0), x(1), \dots, x(T)),$$

então

$$(x_1(t), \dots, x_{T+1}(t)) = (x(t), x(t-1), \dots, x(t-T))$$

é solução de (1.14) com as condições iniciais correspondentes. Dessa forma, podemos dizer que (1.12) é equivalente a

$$\begin{cases} N_{t+1} = f(N_t, I_t) = rN_t(1 - \frac{I_t}{K}), \\ I_{t+1} = g(N_t, I_t) = N_t. \end{cases} \quad (1.15)$$

Calculando a solução de equilíbrio pelo mesmo método da Seção 1.1, temos

$$\begin{cases} N^* = rN^*(1 - \frac{I^*}{K}), \\ I^* = N^*. \end{cases}$$

e chegamos aos seguintes pontos de equilíbrio:

- Ponto de equilíbrio trivial:

$$(N_0^*, I_0^*) = (0, 0).$$

- Ponto de equilíbrio de persistência:

$$(N_1^*, I_1^*) = \left(K \left(\frac{r-1}{r} \right), K \left(\frac{r-1}{r} \right) \right).$$

Para analisarmos a estabilidade destes pontos vamos enunciar um critério de estabilidade dos pontos de equilíbrio para sistemas de primeira ordem não linear de duas equações.

Critério de estabilidade para sistemas de duas equações: Seja o sistema

$$\begin{cases} x_{t+1} = f(x_t, y_t), \\ y_{t+1} = g(x_t, y_t). \end{cases} \quad (1.16)$$

e (x^*, y^*) um ponto de equilíbrio de (1.16), tal ponto será estável se, e somente se

$$|Tr J_{(x^*, y^*)}| < 1 + \det J_{(x^*, y^*)} < 2 \quad (1.17)$$

onde J é a matriz jacobiana de (1.16) aplicada no ponto de equilíbrio (x^*, y^*) , ou seja,

$$J_{(x^*, y^*)} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial f}{\partial y}(x^*, y^*) \\ \frac{\partial g}{\partial x}(x^*, y^*) & \frac{\partial g}{\partial y}(x^*, y^*) \end{pmatrix}.$$

A dedução é semelhante ao caso para uma equação não linear apresentado na Seção 1.1, ver em Allen (2007) ou Murray (2002).

Por meio deste critério, calculamos para o sistema (1.15) para os pontos de equilíbrio (N^*, I^*) , onde a matriz Jacobiana será

$$J_{(N^*, I^*)} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial N}(N^*, I^*) & \frac{\partial f}{\partial I}(N^*, I^*) \\ \frac{\partial g}{\partial N}(N^*, I^*) & \frac{\partial g}{\partial I}(N^*, I^*) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r \left(1 - \frac{I^*}{K} \right) & -\frac{rN^*}{K} \\ 1 & 0 \end{pmatrix}.$$

Dessa forma,

$$Tr J_{(N^*, I^*)} = r \left(1 - \frac{I^*}{K}\right)$$

e

$$det J_{(N^*, I^*)} = \frac{rN^*}{K},$$

logo pelo critério (1.17), temos

$$\left| r \left(1 - \frac{I^*}{K}\right) \right| < 1 + \frac{rN^*}{K} < 2. \quad (1.18)$$

Substituindo (N_0^*, I_0^*) em (1.18), temos

$$|r| = r < 1 < 2.$$

Como para (1.2), o ponto de equilíbrio trivial será estável quando $r < 1$.

Agora substituindo (N_1^*, I_1^*) em (1.18) chegamos a

$$|1| = 1 < r < 2,$$

assim o ponto de persistência será estável para $1 < r < 2$.

A região de estabilidade para o modelo logístico (1.15) é menor do que para o modelo (1.2), ou seja, a ocorrência do retardamento tem um efeito maior de desestabilização.

Com os conceitos apresentados nestas três seções, já podemos deduzir o modelar aplicado em populações de bugio-ruivo, o qual faremos no próximo capítulo.

Capítulo 2

DINÂMICA POPULACIONAL LOCAL DO BUGIO-RUIVO

Neste capítulo construímos um modelo matemático para analisar a dinâmica vital de uma população de bugios ruivos. O modelo é descrito por uma equação a diferenças com retardamento que retrata a competição intraespecífica.

Após a dedução do modelo, determinamos a região de estabilidade da solução de equilíbrio não trivial.

Para completar o capítulo, apresentamos simulações a partir de dados experimentais obtidos em pesquisas no Campo de Instrução do Exército em Santa Maria.

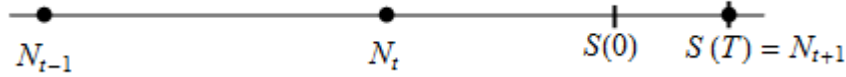
2.1 O MODELO

Nesta seção vamos deduzir a equação que modela a dinâmica da densidade populacional local dos bugios, considerando fatores naturais dos indivíduos.

Segundo Silvestre (2012), o período de gestação é em torno de 6 meses, sendo que cada fêmea dá a luz apenas um filhote. Casos de gêmeos são muito raros. Após o nascimento, cada fêmea cuida do filhote por aproximadamente um ano, período em que não se encontra fértil. Assim, vamos considerar que cada fêmea reproduz a cada dois anos. Os filhotes, por outro lado, são considerados adultos ao atingirem dois anos de idade. Desse modo, vamos considerar a variação da população a cada ano. Assim, N_t representa a densidade de bugios no ano t .

Para incluir no modelo uma competição intra-específica entre adultos e imaturos, consideramos um intervalo de tempo $0 \leq \tau \leq T$, onde τ é uma variável contínua. Neste intervalo, no qual os jovens se tornam adultos, ocorre a competição entre os indivíduos da população. Denotamos por $S(\tau)$ a densidade total da população de bugios em $0 \leq \tau \leq T$. Representamos na Figura 2.1 o intervalo de dois anos característico da etapa reprodutiva dos bugios e o intervalo $[0, T]$ de competição.

Figura 2.1: Intervalo $0 \leq \tau \leq T$ onde τ é uma variável contínua, no qual ocorre a competição entre os jovens que atingem a maturidade e os adultos.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

A densidade populacional em $\tau = 0$ é constituída pela fração de adultos sobreviventes da geração t mais uma fração de sobreviventes que nasceram na geração $t - 1$. Embora a capacidade de gerar descendentes e a probabilidade de sobreviver até a idade adulta possam depender, por exemplo, da qualidade do alimento e da densidade populacional, vamos ignorar estes fatores e propor um modelo simples no qual todos os parâmetros são constantes.

Definimos inicialmente todos os parâmetros necessários para a construção do modelo:

α : fração de adultos que sobrevivem uma geração;

f_1 : fração de fêmeas na população;

f_2 : fração de fêmeas que geram filhotes;

γ : fração de filhotes que sobrevivem até a idade adulta, onde $0 < \alpha, f_1, f_2, \gamma \leq 1$.

Assim, $S(0)$ é dado por

$$S(0) = \alpha N_t + \gamma f_2 f_1 N_{t-1}$$

$\underbrace{\hspace{10em}}$
 número de fêmeas na população em t-1
 $\underbrace{\hspace{10em}}$
 número de filhotes na geração t-1
 $\underbrace{\hspace{10em}}$
 e que sobrevivem até a fase adulta.

A densidade no final do intervalo $0 \leq \tau \leq T$ coincide com a densidade na geração $t + 1$, conforme ilustrado na Figura 2.1. Assim, para os extremos do intervalo escrevemos

$$\begin{cases} S(0) = \alpha N_t + \gamma f_2 f_1 N_{t-1}, \\ S(T) = N_{t+1}, \end{cases} \quad (2.1)$$

com α , γ , f_1 e f_2 constantes.

A competição entre os bugios pode ser dentro do bando como em situações de acasalamento, estratégias sociais e de hierarquia ou entre bandos em disputas por ter-

ritórios ou alimentos (FORTES 2008, SILVESTRE 2012). Além disso, como o intervalo de competição é relativamente pequeno em relação ao período de maturação, é razoável considerar que não há mortalidade em $[0, T]$. Assim, a dinâmica da população $S(\tau)$ no intervalo $0 < \tau < T$ pode ser descrita pela seguinte equação diferencial

$$\frac{dS}{dt'} = -cS^2, \quad (2.2)$$

onde o produto $S^2 = SS$ indica os encontros entre os indivíduos da espécie e o parâmetro c mede o grau da competição.

A solução da equação (2.2) é dada por

$$S(\tau) = \frac{1}{c\tau + k}, \quad (2.3)$$

com k constante.

Substituindo a condição inicial em $\tau = 0$ em (2.3) teremos

$$S(0) = \frac{1}{k} = \alpha N_t + \beta N_{t-1}$$

e isolando k na equação acima podemos encontrar uma expressão para ele, assim temos

$$k = \frac{1}{\alpha N_t + \beta N_{t-1}}.$$

Substituindo também em (2.3) a condição no final do intervalo, chegamos em

$$S(T) = \frac{1}{cT + k} = \frac{1}{cT + \frac{1}{\alpha N_t + \beta N_{t-1}}} = \frac{\alpha N_t + \beta N_{t-1}}{cT(\alpha N_t + \beta N_{t-1}) + 1} = N_{t+1},$$

ou seja,

$$N_{t+1} = \frac{\alpha N_t + \beta N_{t-1}}{1 + C(\alpha N_t + \beta N_{t-1})}, \quad (2.4)$$

onde $C = cT$.

A equação a diferenças de segunda ordem (2.4) é conhecida como equação de Beverton-Holt com retardamento, onde a geração $t - 1$ gera um efeito de retardamento sobre $t + 1$ e será ela que modelará a dinâmica populacional do *Alouatta guariba clamitans*.

Podemos ainda utilizar o método apresentado em (1.13)-(1.14) e reduzir a ordem de (2.4), transformando em um sistema de equações a diferenças de primeira ordem.

$$\begin{cases} N_{t+1} = \frac{\alpha N_t + I_t}{1 + C(\alpha N_t + I_t)}, \\ I_{t+1} = \beta N_t, \end{cases} \quad (2.5)$$

onde $I_t = \beta N_{t-1}$ representa a densidade da população de imaturos na geração t que nasceram na geração $t - 1$, ou seja, os filhotes de um ano.

2.2 PONTOS DE EQUILÍBRIO E ESTABILIDADE

Nesta seção vamos encontrar os pontos de equilíbrio do sistema (2.5) e analisar a sua região de estabilidade.

Como os exemplos apresentados no Capítulo 1, podemos encontrar os pontos de equilíbrio do sistema não linear (2.5) igualando $N_{t+1} = N_t = N^*$ e $I_{t+1} = I_t = I^*$, assim chegamos ao sistema

$$\begin{cases} N^* = \frac{\alpha N^* + I^*}{1 + C(\alpha N^* + I^*)}, \\ I^* = \beta N^*. \end{cases} \quad (2.6)$$

Substituindo $I^* = \beta N^*$ na primeira equação de (2.6) temos

$$N^* = \frac{\alpha N^* + \beta N^*}{1 + C(\alpha N^* + \beta N^*)} = \frac{(\alpha + \beta)N^*}{1 + C(\alpha + \beta)N^*}, \quad (2.7)$$

obtemos $N_0^* = 0$ como uma solução, conseqüentemente neste caso $I_0^* = 0$.

Para $N^* \neq 0$ em (2.7) podemos encontrar o ponto de equilíbrio não trivial, como

$$N^* = \frac{(\alpha + \beta)N^*}{1 + C(\alpha + \beta)N^*},$$

então

$$1 = \frac{\alpha + \beta}{1 + C(\alpha + \beta)N^*},$$

daí

$$1 + C(\alpha + \beta)N^* = \alpha + \beta$$

e por fim

$$N^* = \frac{\alpha + \beta - 1}{C(\alpha + \beta)}. \quad (2.8)$$

Encontrando I^* em (2.6) obtemos

$$I^* = \frac{\beta(\alpha + \beta - 1)}{C(\alpha + \beta)}.$$

Assim chegamos aos seguintes pontos de equilíbrio:

- Ponto de Equilíbrio Trivial

$$(N_0^*, I_0^*) = (0, 0);$$

- Ponto de Equilíbrio de Persistência

$$(N_1^*, I_1^*) = \left(\frac{\alpha + \beta - 1}{C(\alpha + \beta)}, \frac{\beta(\alpha + \beta - 1)}{C(\alpha + \beta)} \right).$$

Encontrados os pontos de equilíbrio podemos verificar para quais valores dos parâmetros de (2.5) os pontos serão estáveis, bem como a região de estabilidade do modelo. Usando o critério de estabilidade (1.17) apresentado na Seção 1.3, temos

$$J_{(N^*, I^*)} = \begin{pmatrix} \frac{\alpha}{m_{(N^*, I^*)}} & \frac{1}{m_{(N^*, I^*)}} \\ \beta & 0 \end{pmatrix} \quad (2.9)$$

é a matriz jacobiana de (2.5) no ponto de equilíbrio (N^*, I^*) , onde

$$m_{(N^*, I^*)} = (1 + C(\alpha N^* + I^*))^2. \quad (2.10)$$

Calculando o traço e o determinante de (2.9), chegamos a

$$Tr J_{(N^*, I^*)} = \frac{\alpha}{m_{(N^*, I^*)}} \geq 0 \quad (2.11)$$

e

$$det J_{(N^*, I^*)} = -\frac{\beta}{m_{(N^*, I^*)}} \leq 0, \quad (2.12)$$

pois $\alpha, \beta, m_{(N^*, I^*)} \geq 0$.

Note que de (2.11)

$$|Tr J_{(N^*, I^*)}| = \left| \frac{\alpha}{m_{(N^*, I^*)}} \right| = \frac{\alpha}{m_{(N^*, I^*)}}$$

e de (2.12) chegamos que a segunda desigualdade do critério (1.17) é sempre válida,

$$1 + det J_{(N^*, I^*)} = 1 - \frac{\beta}{m_{(N^*, I^*)}} < 2,$$

pois

$$-\frac{\beta}{m_{(N^*, I^*)}} < 0 < 1.$$

Portanto para que um ponto de equilíbrio (N^*, I^*) seja estável basta analisar a seguinte desigualdade:

$$Tr J_{(N^*, I^*)} < 1 + det J_{(N^*, I^*)},$$

ou seja,

$$\frac{\alpha}{m_{(N^*, I^*)}} < 1 - \frac{\beta}{m_{(N^*, I^*)}}. \quad (2.13)$$

Agora podemos calcular a estabilidade dos pontos de equilíbrio de (2.5). Vamos substituir o ponto de equilíbrio trivial $(N_0^*, I_0^*) = (0, 0)$ em (2.10) para encontrarmos o valor de $m_{(0,0)}$

$$m_{(0,0)} = (1 + C(\alpha \cdot 0 + 0))^2 = 1. \quad (2.14)$$

Logo de (2.13) temos que o ponto de equilíbrio trivial será estável quando

$$\alpha + \beta < 1. \quad (2.15)$$

Utilizando o mesmo raciocínio para o ponto de persistência (N_1^*, I_1^*) podemos encontrar o valor de $m_{(N_1^*, I_1^*)}$ através de

$$\begin{aligned} m_{(N_1^*, I_1^*)} &= \left(1 + C \left(\frac{\alpha(\alpha + \beta - 1)}{C(\alpha + \beta)} + \frac{\beta(\alpha + \beta - 1)}{C(\alpha + \beta)} \right) \right)^2 \\ &= \left(1 + C \left(\frac{(\alpha + \beta)(\alpha + \beta - 1)}{C(\alpha + \beta)} \right) \right)^2 \\ &= (1 + \alpha + \beta - 1)^2 \\ &= (\alpha + \beta)^2. \end{aligned}$$

Logo pela desigualdade (2.13) temos

$$\frac{\alpha}{(\alpha + \beta)^2} < 1 - \frac{\beta}{(\alpha + \beta)^2},$$

daí

$$\frac{\alpha}{(\alpha + \beta)^2} + \frac{\beta}{(\alpha + \beta)^2} < 1,$$

$$\frac{\alpha + \beta}{(\alpha + \beta)^2} < 1,$$

$$\frac{1}{\alpha + \beta} < 1$$

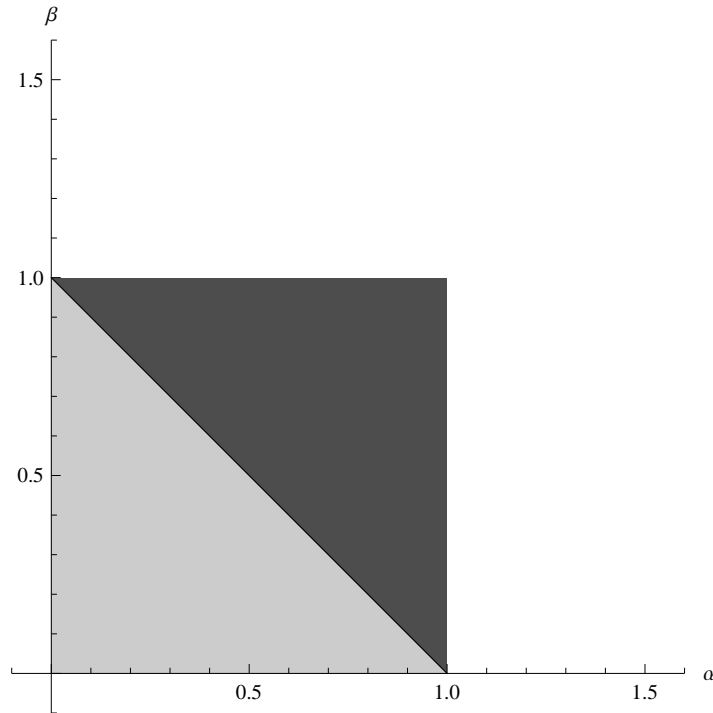
e por fim

$$1 < \alpha + \beta.$$

Logo para o equilíbrio de persistência ser estável é necessário que a soma dos parâmetros seja maior que um. Lembrando que como $\alpha, \beta \leq 1$ então a soma deles será no máximo 2.

Podemos identificar a região da estabilidade dos pontos de equilíbrio graficamente, analisando o espaço dos parâmetros na Figura 2.2.

Figura 2.2: Estabilidade dos pontos de equilíbrio no espaço dos parâmetros, considerando $\alpha, \beta \in (0, 1]$. A cor cinza claro representa a estabilidade do ponto de equilíbrio trivial e o cinza escuro do ponto de equilíbrio de persistência.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Observamos na Figura 2.2 que se os parâmetros estiverem abaixo da reta $\beta = 1 - \alpha$ a população de bugios irá para a extinção, caso contrário a população persiste.

2.3 SIMULAÇÕES

Nesta seção vamos realizar algumas simulações para o modelo (2.5), variando os parâmetros α e β , considerando exemplos das duas regiões da Figura 2.2.

Como já temos uma ideia de como o modelo se comporta para determinados valores dos parâmetros podemos analisar graficamente algumas simulações do modelo (2.5). Primeiramente vamos considerar a população inicial de adultos sendo $N_0 = 2$ e a população de imaturos $I_0 = 1$, ou seja, um casal de adultos com um filhote. Vamos variar os parâmetros α e β considerando quatro casos específicos, de acordo com a tabela abaixo.

Tabela 2.1: Valores dos parâmetros considerados para simulações.

Caso	α	γ	f_1	f_2	$\beta = \gamma f_1 f_2$
1	0,92	0,75	0,6	0,88	0,4
2	0,92	0,75	0,6	0,61	0,28
3	0,82	0,7	0,6	0,5	0,21
4	0,78	0,7	0,6	0,5	0,21

Todos os casos foram fixados $f_1 = 0,6$, ou seja, consideramos que 60% da população adulta é constituída de fêmeas, dados esses segundo Fortes (2008).

Os parâmetros do caso 1 foi baseado em valores do levantamento pontual das populações de bugios no CISM realizados no ano de 2004 por Fortes (2008), onde naquele momento a densidade populacional era alta. Podemos observar a dinâmica local da população de bugios na Figura 2.3(a).

No caso 2 consideramos dados da população após uma epidemia de febre amarela, ou seja, para densidade populacional baixa, dados estes de uma pesquisa realizada também no CISM por Veiga (2013). Neste caso a média de sobreviventes tanto de adultos como de filhotes se mantém sem alterações comparadas com o caso 1, porém a média de fêmeas reproduzindo cai de 88% para 61%, assim com densidades baixas o parâmetro β diminui, como ilustramos na Figura 2.3(b).

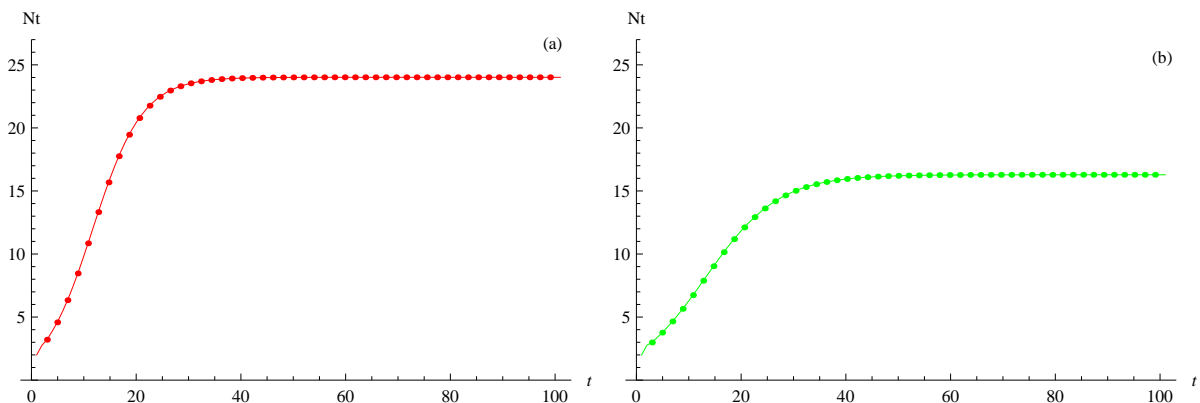
Para o parâmetro C não temos dados pesquisados que possam nos dizer seu valor, porém podemos fazer uma estimativa isolando a expressão do ponto de equilíbrio de persistência (2.8), assim

$$C = \frac{\alpha + \beta - 1}{N^*(\alpha + \beta)}.$$

Os parâmetros serão utilizados das pesquisas de Fortes (2008), assim fixamos $\alpha = 0,92$, $\beta = 0,4$ e para capacidade de suporte N^* calculamos como número de macacos por área, ou seja, a densidade de indivíduos. Fazendo várias estimativas com diferentes tamanhos das populações e fragmentos, chegamos que um valor ideal para o parâmetro C seria de $C = 0,01$, um valor bastante pequeno, porém a competição entre indivíduos é significativamente pequena, portanto pode ser considerado.

Dessa forma já temos todos os parâmetros necessários para as simulações, vejamos as ilustrações nas figuras abaixo.

Figura 2.3: Gráfico da dinâmica local de N_t da equação (2.5), considerando fixados $N_0 = 2$, $I_0 = 1$, $C = 0,01$, e $\alpha = 0,92$. (a) mostra para o caso 1 onde $\beta = 0,4$. (b) mostra para o caso 2 onde $\beta = 0,28$.



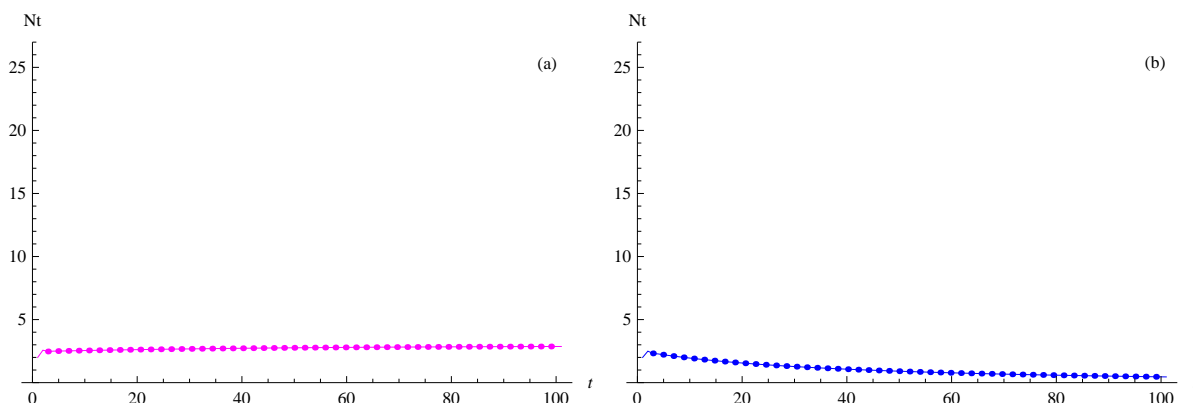
Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Observamos na Figura 2.3 que a capacidade de suporte para o caso 1 é $N_t \approx 24$

enquanto para o caso 2 $N_t \approx 16$, além disso, podemos observar que em ambos os casos a capacidade de suporte leva aproximadamente 35 anos para ser atingida.

No caso 3 foi considerado parâmetros para condições desfavoráveis, onde a média de sobreviventes adultos é 82%, os sobreviventes filhotes de 70% e a média de filhotes por fêmeas é de 50%, podemos considerar neste caso situações em que há poucos alimentos ou algum fator biológico envolvendo a fertilidade das fêmeas. O mesmo vale para o caso 4, onde comparado com o caso 3 apenas diminuimos um pouco a média de sobreviventes adultos α e mantemos inalterado β . Esses dois casos foram escolhidos parâmetros de modo que os valores estejam um pouco acima e um pouco abaixo respectivamente da reta $\beta = 1 - \alpha$ da Figura 2.2. Observamos o comportamento da dinâmica local destes casos na Figura 2.4.

Figura 2.4: Gráfico da dinâmica local de N_t da equação (2.5), considerando fixados $N_0 = 2$, $I_0 = 1$, $C = 0,01$, e $\beta = 0,21$. (a) mostra para o caso 3 onde $\alpha = 0,82$. (b) mostra para o caso 4 onde $\alpha = 0,78$.

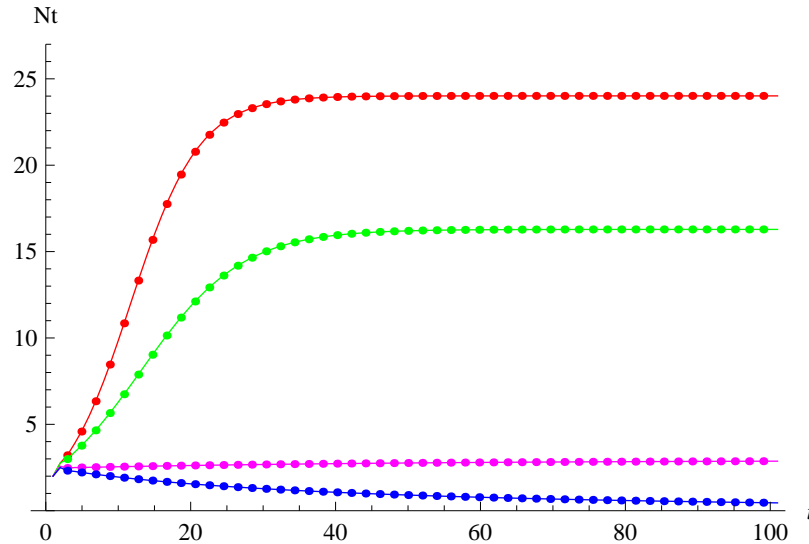


Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

A Figura 2.4 nos mostra que a capacidade de suporte para o caso 3 varia pouco em comparação a densidade inicial, temos que $N_t \approx 3$, resultado que já era esperado, pois a soma dos parâmetros α e β é 1,03, valor este um pouco acima da reta $\beta = 1 - \alpha$ da Figura 2.2. Fato que também observamos para o caso 4, já que a soma de α e β é 0,99 e desta vez um pouco abaixo da reta $\beta = 1 - \alpha$, logo a população vai para a extinção.

Na sequência apresentaremos na Figura 2.5 um gráfico com os quatro casos expostos em um único diagrama.

Figura 2.5: Gráfico da dinâmica local de adultos de (2.5), sendo fixados $N_0 = 2$, $I_0 = 1$ e $C = 0,01$ para os quatro casos apresentados, sendo os seguintes parâmetros: $\alpha = 0,92$ e $\beta = 0,4$ (vermelho); $\alpha = 0,92$ e $\beta = 0,28$ (verde); $\alpha = 0,82$ e $\beta = 0,21$ (rosa) e $\alpha = 0,78$ e $\beta = 0,21$ (azul).



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Dessa forma terminamos a análise da dinâmica local da equação (2.5) concluindo que em média 35 anos é o tempo que a população leva para atingir sua capacidade de suporte como mostrou a Figura 2.5. Retornaremos a equação (2.5) no Capítulo 3 para estudarmos em populações de bugios considerando a movimentação da espécie em diferentes fragmentos, ou seja, um fator que aborda migrações em florestas fragmentadas será incluído no modelo, mas primeiramente vamos considerar uma taxa de mortalidade decorrente à febre amarela para a dinâmica local, o qual veremos na próxima seção.

2.4 SIMULAÇÕES CONSIDERANDO UMA MORTALIDADE DECORRENTE À FEBRE AMARELA

Nesta seção vamos incluir uma taxa de mortalidade externa decorrente à febre amarela e apresentaremos simulações com os quatro casos da Tabela 2.1.

Segundo Bicca-Marques e Freitas (2010) há registros históricos que afirmam que populações de *Alouatta guariba clamitans* e também de *A. caraya* foram gravemente afetadas por surtos de febre amarela. Os surtos desta doença ocorreram também recentemente, em 2001 e 2008-2009 e causou a morte de indivíduos das duas espécies no estado do Rio Grande do Sul no Brasil. No CISM ocorreram também mortes de bugios em grandes escalas, com o desaparecimento da espécie em muitos fragmentos de floresta como registra

Veiga (2013) .

Considerando os surtos desta doença nos anos 2001 e 2008-2009, vamos supor que uma epidemia decorrente à febre amarela atinja as populações de bugios a cada sete anos, provocando uma mortalidade acima de 50%. Assim para modelarmos essa situação, consideramos que se o ano t é múltiplo de sete a equação da dinâmica local que sofre a influência da febre amarela é dada por

$$\begin{cases} N_{t+1} = kN_t, \\ I_{t+1} = kN_t, \end{cases} \quad (2.16)$$

onde k é a taxa de sobrevivência da população decorrente da febre amarela.

Visto na Seção 2.1 o modelo para ausência da mortalidade à febre amarela se comporta de acordo com a equação (2.5), dessa forma para considerarmos os anos em que não ocorrem a doença e os que ocorrem, juntamos as equações (2.5) e (2.16), obtemos assim o modelo abaixo

- Se $t = 7n$ para algum $n \in \mathbb{N}$

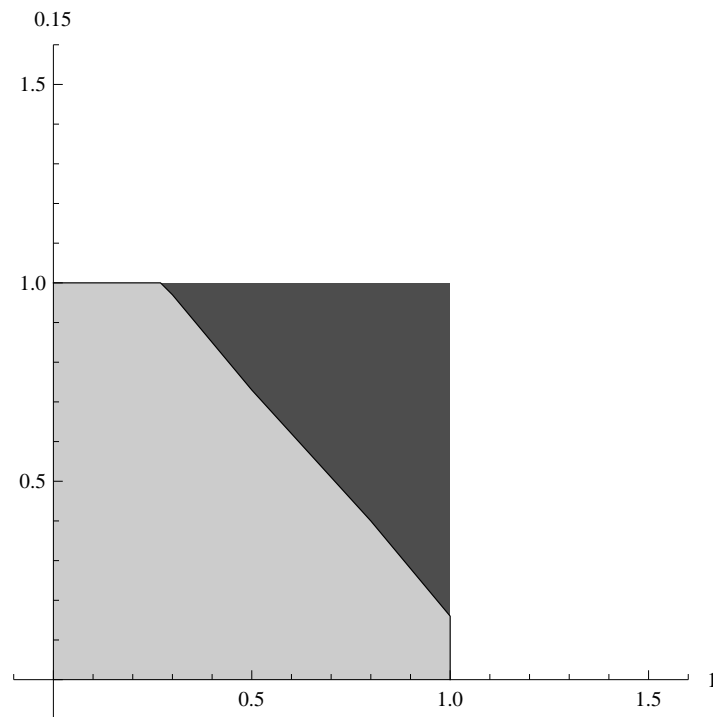
$$\begin{cases} N_{t+1} = k \left(\frac{\alpha N_t + I_t}{1 + C(\alpha N_t + I_t)} \right), \\ I_{t+1} = k\beta N_t, \end{cases} \quad (2.17)$$

- Se $t \neq 7n$ para todo $n \in \mathbb{N}$

$$\begin{cases} N_{t+1} = \frac{\alpha N_t + I_t}{1 + C(\alpha N_t + I_t)}, \\ I_{t+1} = \beta N_t. \end{cases} \quad (2.18)$$

Consideramos inicialmente como exemplo, uma taxa de sobrevivência $k = 0,4$, ou seja, uma mortalidade de 60% da população a cada 7 anos, podemos construir um gráfico da estabilidade dos pontos de equilíbrio no espaço dos parâmetros α e β como na Seção 2.1, observamos esse resultado na Figura 2.6, onde caso a região de estabilidade do ponto de persistência diminui, aumentando assim a região de estabilidade do ponto trivial.

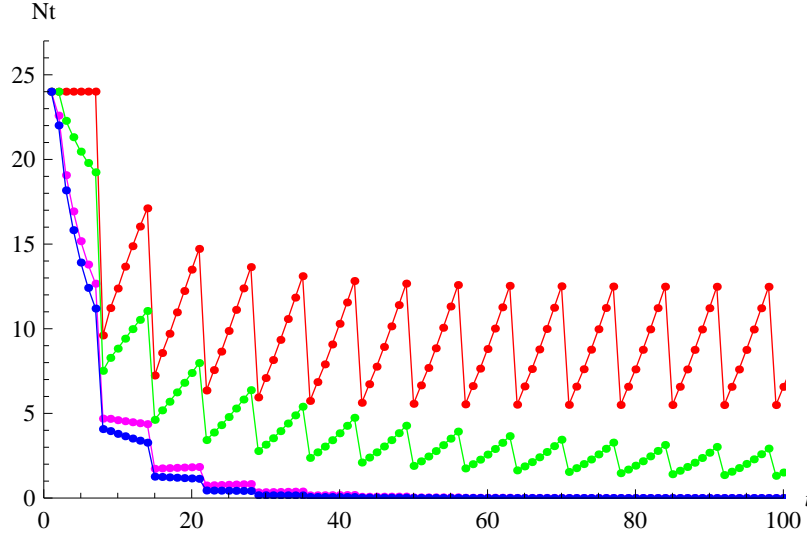
Figura 2.6: Estabilidade dos pontos de equilíbrio no espaço dos parâmetros, considerando $\alpha, \beta \in (0, 1]$ e $k = 0, 4$. A cor cinza claro representa a estabilidade do ponto de equilíbrio trivial e a cor cinza escuro o ponto de equilíbrio de persistência.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Vamos realizar as simulações supondo que a densidade inicial é igual a capacidade de suporte do caso 1 da Tabela 2.1, ou seja, para altas densidades de bugios e condições favoráveis. Assim $N_0 = 24$, $I_0 = 9$, mantemos $C = 0,01$ e consideramos valores de α e β baseados nos quatro casos da Tabela 2.1. Vejamos na Figura 2.7 a ilustração destas simulações.

Figura 2.7: Gráfico da dinâmica local de bugios adultos incluindo taxa de mortalidade decorrente à febre amarela, onde foram fixados $N_0 = 24$, $I_0 = 9$; $C = 0,01$ e $k = 0,4$ e para os demais parâmetros variados com $\alpha = 0,92$ e $\beta = 0,4$ (vermelho); $\alpha = 0,92$ e $\beta = 0,28$ (verde); $\alpha = 0,82$ e $\beta = 0,21$ (rosa) e $\alpha = 0,78$ e $\beta = 0,21$ (azul).



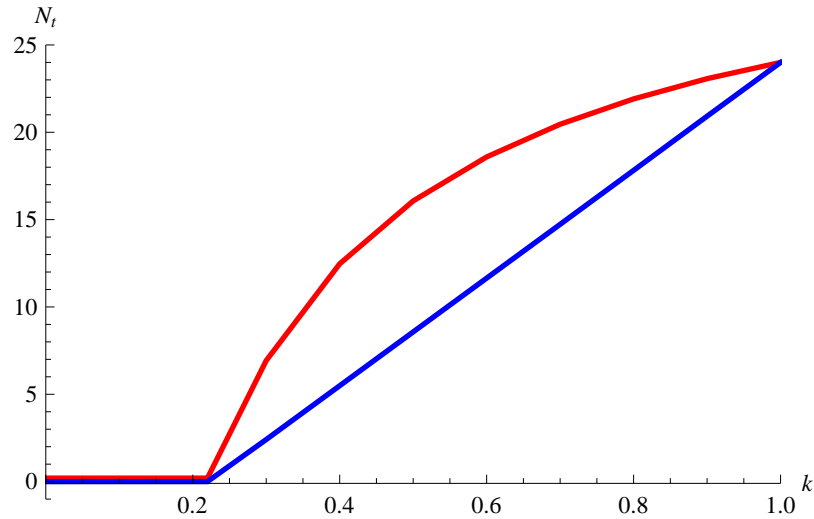
Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

O gráfico da Figura 2.7 nos mostra que apenas o caso 1 e 2 não vão para a extinção, nos outros dois casos temos que o ponto (α, β) está na região cinza claro da Figura 2.6, ou seja, região de estabilidade do ponto de equilíbrio trivial. Observamos também que o caso 1 (vermelho) atinge sua capacidade de suporte em aproximadamente 35 anos, variando entre 7 valores de N_t , atingindo a sua densidade máxima em aproximadamente 12 e mínima em 5, já para o caso 2 por mais que a população não tenda para zero a densidade fica muito baixa, variando entre 3 e 1 adultos por metro quadrado.

Agora vamos fixar os parâmetros α e β e vamos variar a taxa de sobrevivência k . Nosso objetivo será descobrir qual o valor mínimo desta taxa k para que a espécie não vá à extinção, para descobrir isso podemos construir um diagrama de bifurcação em relação a k . Assim vamos manter $N_0 = 24$, $I_0 = 9$, $C = 0,01$ e fixamos α e β como no caso 1 da Tabela 2.1, ou seja, $\alpha = 0,92$ e $\beta = 0,4$.

Observamos ainda que para $k = 1$ não temos morte, assim o modelo se comporta pelo sistema (2.5) e para $k < 1$ a densidade populacional oscila, dessa forma a capacidade de suporte serão 7 valores diferentes, desde a primeira geração que não é afetada por um surto de febre amarela N_{7t-6} até N_{7t} primeira geração a ser afetada pelo próximo surto. Na Figura 2.8 ilustramos um gráfico para o valor máximo e mínimo que a capacidade de suporte atinge após 100 gerações, ou seja, os valores máximo e mínimo da população no intervalo de sete anos $[94, 100]$, sendo o máximo atingido em N_{97} e o mínimo em N_{98} .

Figura 2.8: Diagrama de bifurcação em relação a k , supondo surtos epidêmicos de febre amarela a cada 7 anos, onde $\alpha = 0,92$; $\beta = 0,4$ e $C = 0,01$. A curva vermelha representa o ponto máximo da capacidade de suporte enquanto a curva azul mostra o ponto de mínimo, ambos no intervalo de 7 anos após 100 gerações.

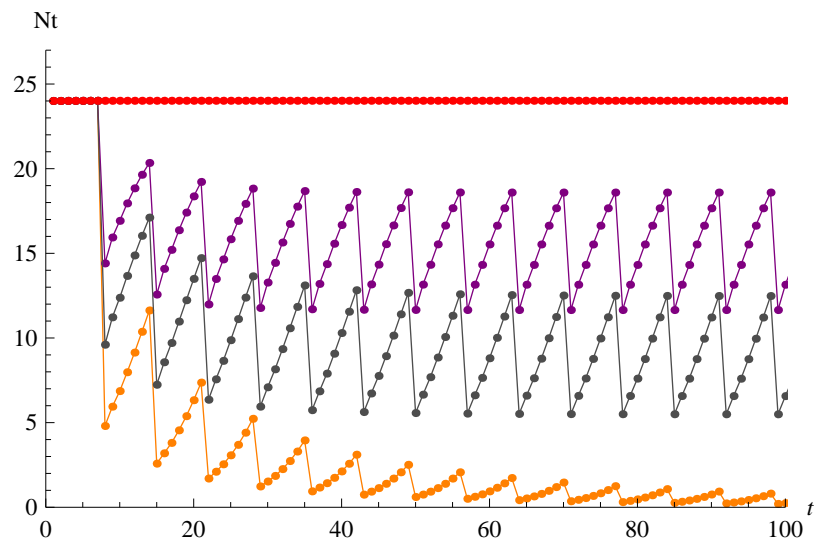


Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Note que para $k < 0,23$ temos $N_t = 0$, ou seja, se com os parâmetros que estamos considerando ocasionar morte acima de 77% da população de macacos, eles serão extintos.

Por meio da Figura 2.8 podemos fixar alguns valores de k para analisar simulações e comparar as mudanças das densidades de N_t . Fixamos $k = 1$; $k = 0,6$; $k = 0,4$ e $k = 0,2$. Vejamos este comportamento na Figura 2.9.

Figura 2.9: Gráfico da dinâmica local de bugios adultos variando k . Fixamos $\alpha = 0,92$; $\beta = 0,4$ e $C = 0,01$. A cor vermelha mostra para $k = 1$ (sem morte de febre amarela); a cor roxa para $k = 0,6$; a cor cinza para $k = 0,4$ e a cor laranja para $k = 0,2$.

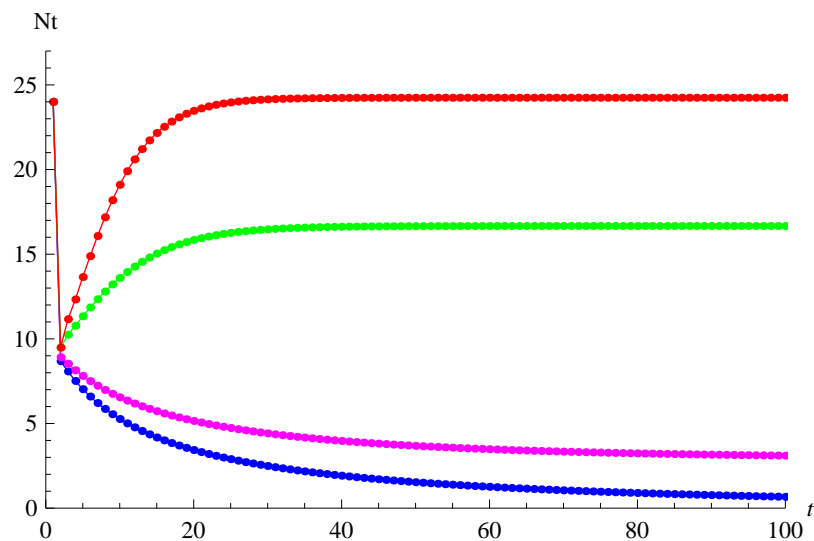


Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Observamos na Figura 2.9 que para $k = 1$ a população não se altera, pois consideramos a população inicial igual sua capacidade de suporte. Para $k = 0,6$ a densidade da população leva aproximadamente 40 anos para atingir sua capacidade de suporte a qual varia no intervalo $[11, 19]$. Já para $k = 0,4$ também leva em torno de 40 anos para chegar em sua capacidade de suporte, neste caso varia no intervalo $[5, 13]$. Por fim, Para $k = 0,2$ a população vai para extinção, resultado este que já esperávamos pela análise da Figura 2.8.

Podemos nos perguntar também o que aconteceria se ocorresse um único surto de febre amarela, ou seja, se o vírus fosse controlado de modo a não ocorrer novamente nesta região. Neste caso podemos observar um exemplo na Figura 2.10 o qual nos mostra a dinâmica local de bugios considerando uma taxa de sobrevivência $k = 0,4$, população inicial $N_0 = 24$, $I_0 = 9$, além disso $C = 0,01$ e simulamos para os quatro casos da Tabela 2.1.

Figura 2.10: Gráfico da dinâmica local de bugios adultos considerando uma morte de febre amarela em apenas um ano, sendo fixados $N_0 = 24$, $I_0 = 9$; $C = 0,01$ e $k = 0,4$, além disso, foram simulados os quatro casos da Tabela 2.1, representados da seguinte maneira: $\alpha = 0,92$ e $\beta = 0,4$ (vermelho); $\alpha = 0,92$ e $\beta = 0,28$ (verde); $\alpha = 0,82$ e $\beta = 0,21$ (rosa) e $\alpha = 0,78$ e $\beta = 0,21$ (azul).



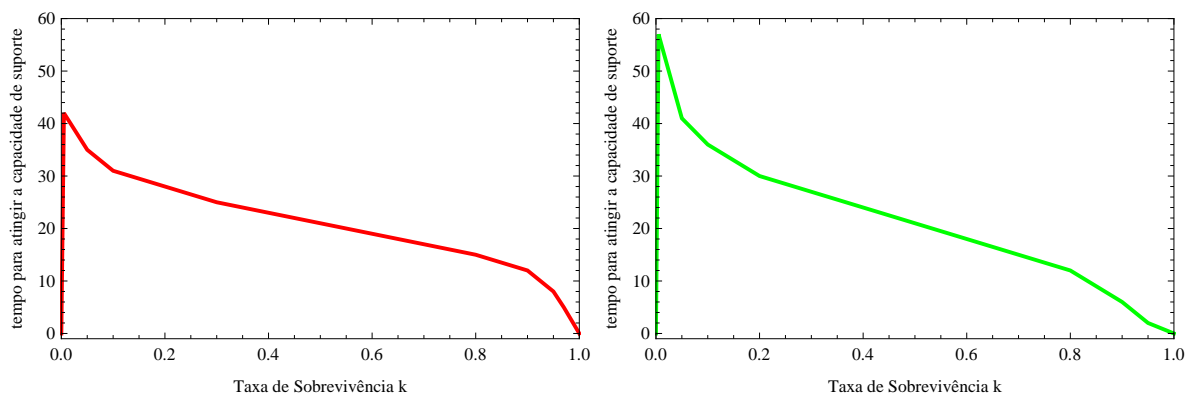
Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Observe na Figura 2.10 que após o surto de febre amarela para $t = 1$ a densidade da população se comporta semelhante ao gráfico da Figura 2.5, ou seja, como não ocorrem mais surtos epidêmicos então a população tende a atingir a sua capacidade de suporte igual a do modelo (2.5).

Neste caso considerando uma sobrevivência de 40% após a ocorrência do surto de febre amarela, observamos que 23 anos foi o tempo aproximado para o caso 1 atingir novamente a sua capacidade de suporte, já para o caso 2 e 3 levou 24 anos aproximadamente, mas e para outros valores de k ? Pensando nisso podemos construir um gráfico para a taxa

de sobrevivência k em relação ao tempo que leva para a população atingir sua capacidade de suporte após um surto epidêmico de febre amarela, observamos estas simulações na Figura 2.11.

Figura 2.11: Gráfico em relação à taxa de sobrevivência k do tempo que leva para a população atingir a capacidade de suporte fixando $C = 0,01$, a curva vermelha representa os parâmetros do caso 1 e o verde mostra para o caso 2.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Assim podemos notar na Figura 2.11 que quanto maior a taxa de sobrevivência em relação ao surto de febre amarela, mais rapidamente a população atingirá sua capacidade de suporte.

2.5 CONCLUSÕES

Neste capítulo descrevemos a dinâmica local das populações de bugio-ruivo que habitam no Campo de Instrução de Santa Maria, mas vale a pena observar que a equação (2.5) também pode descrever a dinâmica local de outras espécies de bugios considerando as mesmas condições deste modelo, pois ainda não estamos considerando a movimentação da espécie, ou seja, sem a presença de predadores, nascimentos em tempos discretos, etc.

Para simulações apresentamos quatro casos diferentes, fixamos N_0 , I_0 , C que foi encontrado isolando a equação (2.8) e variamos α e β segundo a Tabela 2.1.

No modelo da Seção 2.1 com simulações apresentadas na Seção 2.3, percebemos que para os valores dos parâmetros tanto para altas densidades (caso 1) como para mais baixas (casos 2 e 3) a população persiste, atingindo sua capacidade de suporte em aproximadamente 35 anos, supondo é claro dados iniciais $N_0 = 2$ e $I_0 = 1$, ou seja, foram simulados com densidades iniciais muito baixas, porém isso não influencia a capacidade de suporte do modelo, o ponto de equilíbrio não depende das condições iniciais da densidade populacional de adultos e de imaturos, o que as condições iniciais influenciarão será no tempo que a população levará para atingir sua capacidade de suporte, densidades altas inicialmente levarão menos tempo para atingir seu valor máximo.

O surto de febre amarela considerado periodicamente a cada sete anos pode não acontecer na prática, como apresentamos no modelo da Seção 2.2, porém podem ocorrer surtos em intervalos maiores, ou com mortalidade mais baixa (inferior a 10% por exemplo). Nas condições que supomos, apenas para os casos 1 e 2 houve persistência da espécie, os outros dois casos para densidades baixas a população vai para extinção considerando surtos periódicos a cada sete anos. Para o caso de apenas um surto constatamos sobrevivência nos casos 1, 2 e 3.

Os modelos neste capítulo não foram considerados a movimentação da população, fator importante que pode influenciar nas densidades populacionais, portanto iremos analisá-los no próximo capítulo.

Capítulo 3

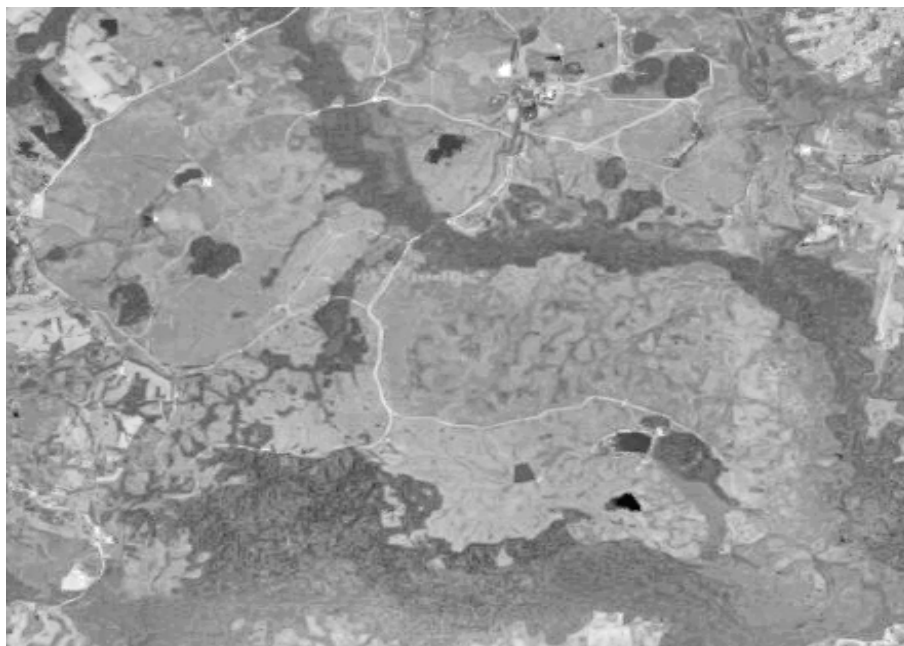
DINÂMICA POPULACIONAL DO BUGIO-RUIVO EM UM HABITAT FRAGMENTADO - MODELOS METAPOPULACIONAIS

Neste capítulo estudamos a dinâmica de populações de bugios distribuídas em um habitat fragmentado. Analisamos a densidade populacional de cada fragmento considerando, além da dinâmica local, a dispersão de indivíduos por meio de migração. Esses fragmentos de habitat nos quais as populações estão distribuídas serão chamados de “patches”, também conhecidas como “sítios”. Em cada sítio existe uma população de indivíduos chamada de população local ou subpopulação.

O conjunto de populações locais, relacionadas entre si por meio de migrações passa a ideia de uma “população de populações”, esta teoria é conhecida como modelos metapopulacionais. O primeiro a definir o conceito de metapopulação foi Richard Levins em 1969, o qual formulou um modelo simples para investigar as propriedades dinâmicas básicas de metapopulações e definiu este conceito como sendo “um conjunto de subpopulações interconectadas que funcionam como uma unidade demográfica” (LEVINS, 1969). Segundo Hanski e Gilpin (1991), o conceito de metapopulação está relacionado com a densidade da população, extinção e criação de novas populações, e o estudo da dinâmica de metapopulações é essencialmente o estudo das condições em que estes fatores tornam as populações em equilíbrio e as consequências desse equilíbrio associados a eles.

Segundo Rambaldi (2003), por consequência do desmatamento, a fragmentação de habitat tem crescido de forma drástica, proporcionando a formação de metapopulações em diversas áreas florestais. O Campo de Instrução de Santa Maria como ilustra a Figura 3.1 é um exemplo de floresta naturalmente fragmentada. Por esse motivo, trabalhamos com a teoria de metapopulação para estudar a densidade dos bugios nesta área.

Figura 3.1: Floresta fragmentada no Campo de Instrução de Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil.

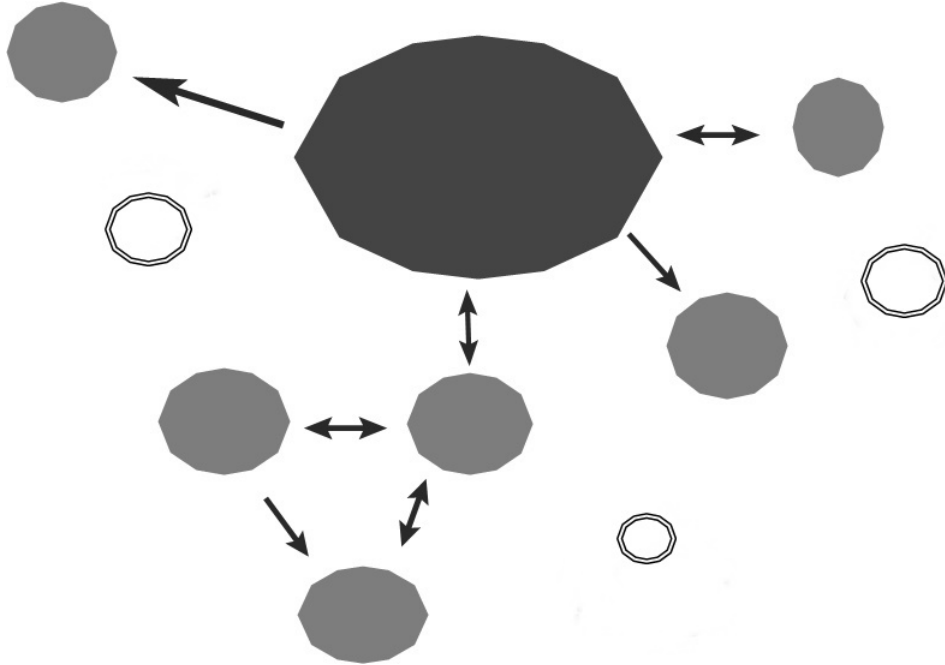


Fonte: Google Maps.

A densidade inicial em um fragmento pode estar em diversas formas possíveis: vazio, igual à sua capacidade de suporte, ou qualquer outro valor. Cada “patch” pode perder indivíduos por emigração e ganhar através da imigração de outros “patches”. Podemos considerar implicitamente “patches” de tamanhos diferentes, já que o tamanho de cada fragmento não é o mesmo, supondo que cada patch tenha capacidade de suporte diferente. Vamos supor também em nosso modelo, que os indivíduos se dispersam apenas entre fragmentos suficientemente próximos, pois os bugios se locomovem entre fragmentos afastados, no máximo, 200 metros (BICCA-MARQUES e FREITAS, 2010). Este limiar é confirmado por estudos de Bugios-ruivos na paisagem fragmentada do Campo de Instrução de Santa Maria, Rio Grande do Sul, realizados por Fortes (2008).

Na Figura 3.2 ilustramos um exemplo de modelo metapopulacional em um diagrama, onde a região escura representa um “patch” com densidade igual à sua capacidade de suporte, um “patch” cinza possui uma densidade igual à metade da capacidade de suporte e um “patch” branco significa que ele não possui indivíduos.

Figura 3.2: Modelo metapopulacional, onde a cor cinza forte representa densidade alta, a cor cinza claro densidade igual metade da capacidade de suporte e a cor branca “patches” vazios. A flecha representa para qual patch os indivíduos migram, caso indicar dois sentidos então representa que para aqueles “patches” ocorrem emigração e imigração no mesmo instante de tempo.



Vamos traduzir esses conceitos teóricos em uma linguagem matemática, supondo primeiramente um modelo metapopulacional com n “patches” numerados de $1, 2, \dots, n$. Chamamos de μ a fração de indivíduos que deixa um “patch” e se desloca para os demais. Denotamos também por N_t^i a população de adultos e I_t^i a população de imaturos no tempo t e no “patch” i , com $t \geq 0$, e $i = 1, 2, \dots, n$.

Neste capítulo analisamos diferentes tipos de migrações de indivíduos entre os “patches”. Iniciamos na Seção 3.1, com um modelo considerando μ constante, dois “patch” com o mesmo tamanho e supondo que um deles possui inicialmente densidade populacional igual à sua capacidade de suporte enquanto o outro está vazio. Queremos analisar com este modelo quanto tempo levaria para um patch povoado colonizar outro inicialmente vazio. Vamos começar com um modelo simples envolvendo dois “patch” suficientemente próximos e em seguida estenderemos os conceitos para o caso geral de n “patch”.

Nas demais seções analisamos mais dois modelos, considerando migração entre dois “patches” que possuem população inicial igual à sua capacidade de suporte. Na Seção 3.2, consideramos o caso μ constante e “patches” de diferentes tamanhos e na Seção 3.3, μ dependente da densidade populacional e “patches” com aproximadamente o mesmo tamanho. Neste caso, definimos uma função migratória para determinar a fração de indivíduos que deixa cada “patch”.

Por fim, na Seção 3.4 incluímos no modelo com μ dependente da densidade, a taxa de mortalidade decorrente da febre amarela e analisamos, por meio de simulações, a

dinâmica da densidade populacional dos bugios, supondo taxas de sobrevivência diferentes em cada “patch”.

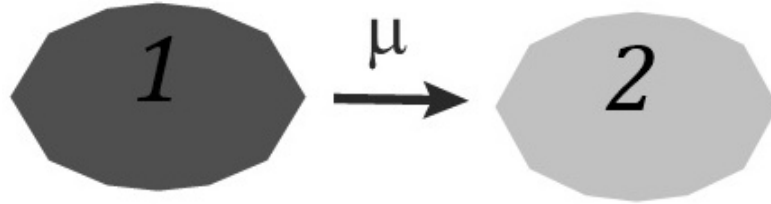
Nestes últimos três modelos analisamos apenas o caso de dois “patches” suficientemente próximos.

3.1 EMIGRAÇÃO EM APENAS UM PATCH COM μ CONSTANTE

Nesta seção apresentamos um modelo para a dinâmica da população de bugios considerando somente dois “patches”. Apenas os indivíduos do “patch” 1, cuja densidade inicial de bugios corresponde à sua capacidade de suporte, emigram. O “patch” 2, que está inicialmente vazio, recebe os imigrantes do sítio 1. Após a formulação do modelo, calculamos os pontos de equilíbrio, apresentamos um critério de estabilidade e analisamos algumas simulações. Além disso, propomos uma ideia para um caso geral, o qual considera saída de indivíduos do “patch” 1 para $n - 1$ “patches”.

3.1.1 Caso $i = 2$

Figura 3.3: Migração do patch 1 para o patch 2, onde o primeiro apresenta inicialmente a densidade populacional igual a sua capacidade de suporte e o segundo densidade inicial nula. μ representa a fração de indivíduos que deixa o “patch” 1 e chega no “patch” 2.



Sejam N_t^1 e N_t^2 as populações de adultos do patch 1 e 2 respectivamente, em cada etapa de tempo t . A função que modela a dinâmica local dos bugios será a equação de Beverton-Holt com retardamento dada em (2.4). Assim, para os dois “patches” temos o seguinte sistema:

$$\begin{cases} N_{t+1}^1 = (1 - \mu) \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + \beta_1 N_{t-1}^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + \beta_1 N_{t-1}^1)} \right), \\ N_{t+1}^2 = \mu \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + \beta_1 N_{t-1}^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + \beta_1 N_{t-1}^1)} \right) + \frac{\alpha_2 N_t^2 + \beta_2 N_{t-1}^2}{1 + C_2(\alpha_2 N_t^2 + \beta_2 N_{t-1}^2)}. \end{cases} \quad (3.1)$$

Como explicado anteriormente μ representa a fração de bugios que deixa o “patch” 1 e se desloca para o “patch” 2, conseqüentemente $(1 - \mu)$ representa a fração dos que permanecem no “patch” 1. Os parâmetros α_1, β_1 e C_1 são os parâmetros do “patch” 1, enquanto α_2, β_2 e C_2 são os do “patch” 2, os quais possuem os mesmos significados da equação (2.1).

Como no caso unidimensional, podemos transformar cada equação de segunda ordem do sistema (3.1) em duas equações de primeira ordem. Chamamos de $I_t^1 = \beta_1 N_{t-1}^1$ e $I_t^2 = \beta_2 N_{t-1}^2$, onde I_t^1 e I_t^2 representam os imaturos no patch 1 e 2 respectivamente, no tempo t . Assim, escrevemos (3.1) na forma

$$\left\{ \begin{array}{l} N_{t+1}^1 = (1 - \mu) \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + I_t^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + I_t^1)} \right), \\ N_{t+1}^2 = \mu \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + I_t^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + I_t^1)} \right) + \frac{\alpha_2 N_t^2 + I_t^2}{1 + C_2(\alpha_2 N_t^2 + I_t^2)}, \\ I_{t+1}^1 = \beta_1 N_t^1, \\ I_{t+1}^2 = \beta_2 N_t^2. \end{array} \right. \quad (3.2)$$

O sistema (3.2) representa o caso particular de dois “patches” e emigração ocorrendo em apenas um deles. Podemos dessa forma, encontrar as soluções de equilíbrio, fazendo $N_{t+1}^1 = N_t^1 = N^{1*}$; $N_{t+1}^2 = N_t^2 = N^{2*}$; $I_{t+1}^1 = I_t^1 = I^{1*}$ e $I_{t+1}^2 = I_t^2 = I^{2*}$, que substituídas em (3.2) fornece o seguinte sistema:

$$\left\{ \begin{array}{l} N^{1*} = (1 - \mu) \left(\frac{\alpha_1 N^{1*} + I^{1*}}{1 + C_1(\alpha_1 N^{1*} + I^{1*})} \right), \\ N^{2*} = \mu \left(\frac{\alpha_1 N^{1*} + I^{1*}}{1 + C_1(\alpha_1 N^{1*} + I^{1*})} \right) + \frac{\alpha_2 N^{2*} + I^{2*}}{1 + C_2(\alpha_2 N^{2*} + I^{2*})}, \\ I^{1*} = \beta_1 N^{1*}, \\ I^{2*} = \beta_2 N^{2*}. \end{array} \right. \quad (3.3)$$

Substituindo $I^{1*} = \beta_1 N^{1*}$ e $I^{2*} = \beta_2 N^{2*}$ nas duas primeiras equações de (3.3), obtemos

$$N^{1*} = (1 - \mu) \left(\frac{\alpha_1 N^{1*} + \beta_1 N^{1*}}{1 + C_1(\alpha_1 N^{1*} + \beta_1 N^{1*})} \right) = (1 - \mu) \left(\frac{\alpha_1 + \beta_1}{1 + C_1(\alpha_1 + \beta_1)N^{1*}} \right) N^{1*} \quad (3.4)$$

e

$$N^{2*} = \mu \left(\frac{\alpha_1 N^{1*} + \beta_1 N^{1*}}{1 + C_1(\alpha_1 N^{1*} + \beta_1 N^{1*})} \right) + \frac{\alpha_2 N^{2*} + \beta_2 N^{2*}}{1 + C_2(\alpha_2 N^{2*} + \beta_2 N^{2*})}. \quad (3.5)$$

Uma solução de (3.4) é o equilíbrio trivial $N_0^1 = 0$. Conseqüentemente de (3.3),

$I_0^{1*} = 0$. Para $N_1^{1*} \neq 0$ podemos calcular o ponto de equilíbrio não trivial a partir de

$$1 = (1 - \mu) \left(\frac{\alpha_1 + \beta_1}{1 + C_1(\alpha_1 + \beta_1)N_1^{1*}} \right).$$

Assim, determinamos a segunda solução de equilíbrio para (3.4),

$$N_1^{1*} = \frac{(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) - 1}{C_1(\alpha_1 + \beta_1)}, \quad (3.6)$$

onde N_1^{1*} é o ponto de equilíbrio de persistência do patch 1. Como N_1^{1*} deve ser positivo, exigimos que $(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) > 1$.

Substituindo (3.6) em $I_1^{1*} = \beta_1 N_1^{1*}$ do sistema (3.3) chegamos a

$$I_1^{1*} = \beta_1 \left(\frac{(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) - 1}{C_1(\alpha_1 + \beta_1)} \right). \quad (3.7)$$

Uma vez determinadas as soluções de equilíbrio do “patch” 1, podemos encontrar os equilíbrios do “patch” 2. substituindo em (3.5) os pontos de equilíbrio trivial, $N_0^* = I_0^* = 0$ e os de persistência (3.6)-(3.7), temos dois casos para analisar:

- Para $N_1^{1*} = I_1^{1*} = 0$.

Neste caso temos

$$N_2^{2*} = \frac{\alpha_2 + \beta_2}{1 + C_2(\alpha_2 + \beta_2)N_2^{2*}},$$

logo uma das possibilidades é o ponto de equilíbrio trivial para o patch 2, $N_0^{2*} = 0$, conseqüentemente $I_0^{2*} = 0$, ou seja, obtemos a primeira solução de equilíbrio do sistema (3.2), a solução de equilíbrio trivial:

(I)

$$(N_0^{1*}, N_0^{2*}, I_0^{1*}, I_0^{2*}) = (0, 0, 0, 0).$$

Outra possibilidade é $N_2^{2*} \neq 0$; neste caso, temos

$$1 = \frac{\alpha_2 + \beta_2}{1 + C_2(\alpha_2 + \beta_2)N_2^{2*}},$$

e então

$$N_2^{2*} = \frac{\alpha_2 + \beta_2 - 1}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)}. \quad (3.8)$$

Substituindo (3.8) em $I^{2*} = \beta_2 N^{2*}$ temos

$$I_1^{2*} = \frac{\beta_2(\alpha_2 + \beta_2 - 1)}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)},$$

ou seja, chegamos a uma segunda solução de equilíbrio do sistema (3.2):

(II)

$$(N_0^{1*}, N_1^{2*}, I_0^{1*}, I_1^{2*}) = \left(0, \frac{\alpha_2 + \beta_2 - 1}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)}, 0, \frac{\beta_2(\alpha_2 + \beta_2 - 1)}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)} \right).$$

Neste caso, a população do patch 1 vai à extinção enquanto a população do patch 2 consegue persistir.

Veamos agora a outra possibilidade para N^{1*} e I^{1*}

- Para $N^{1*} \neq 0$ e $I^{1*} \neq 0$.

Substituindo (3.6) em (3.5) encontramos a solução de persistência das populações em ambos os “patches”. Após alguns cálculos determinamos N^{2*} ;

$$N^{2*} = \mu \left(\frac{\alpha_1 + \beta_1}{1 + C_1(\alpha_1 + \beta_1)N^{1*}} \right) N^{1*} + \frac{(\alpha_2 + \beta_2)N^{2*}}{1 + C_2(\alpha_2 + \beta_2)N^{2*}},$$

$$N^{2*} = \mu \left(\frac{\alpha_1 + \beta_1}{1 + C_1(\alpha_1 + \beta_1) \frac{(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) - 1}{C_1(\alpha_1 + \beta_1)}} \right) \frac{(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) - 1}{C_1(\alpha_1 + \beta_1)} + \frac{(\alpha_2 + \beta_2)N^{2*}}{1 + C_2(\alpha_2 + \beta_2)N^{2*}},$$

daí

$$N^{2*} = r + \frac{(\alpha_2 + \beta_2)N^{2*}}{1 + C_2(\alpha_2 + \beta_2)N^{2*}}, \quad (3.9)$$

onde

$$r = \frac{\mu}{C_1} \left(1 - \frac{1}{(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1)} \right).$$

Lembrando que de (3.6) estamos considerando $(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) > 1$, ou seja,

$$1 - \frac{1}{(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1)} > 0 \quad (3.10)$$

e como μ e C_1 são constantes positivas concluímos que $r > 0$. Dessa forma, de (3.9) chegamos à seguinte equação:

$$N^{2*} + C_2(\alpha_2 + \beta_2)(N^{2*})^2 = r + rC_2(\alpha_2 + \beta_2)N^{2*} + (\alpha_2 + \beta_2)N^{2*},$$

portanto

$$C_2(\alpha_2 + \beta_2)(N^{2*})^2 - (rC_2(\alpha_2 + \beta_2) + \alpha_2 + \beta_2 - 1)N^{2*} - r = 0,$$

daí, chegamos a equação de segundo grau

$$(N^{2*})^2 - \left(r + \frac{\alpha_2 + \beta_2 - 1}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)}\right)N^{2*} - \frac{r}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)} = 0. \quad (3.11)$$

De (3.8) observe que o termo $\frac{\alpha_2 + \beta_2 - 1}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)} = N_1^{2*}$, logo podemos reescrever (3.11) da seguinte forma

$$(N^{2*})^2 - (r + N_1^{2*})N^{2*} - \frac{r}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)} = 0, \quad (3.12)$$

cujas raízes são:

$$N^{2*} = \frac{r + N_1^{2*} - \sqrt{(r + N_1^{2*})^2 + \frac{4r}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)}}}{2},$$

ou

$$N^{2*} = \frac{r + N_1^{2*} + \sqrt{(r + N_1^{2*})^2 + \frac{4r}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)}}}{2}.$$

Vamos descartar a primeira raíz, pois como $r > 0$ e $C_2(\alpha_2 + \beta_2) > 0$ temos

$$r + N_1^{2*} < \sqrt{(r + N_1^{2*})^2 + \frac{4r}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)}},$$

logo a primeira raíz é negativa, o que não interessa do ponto de vista biológico. Sendo assim, considerando apenas a raíz positiva, temos a terceira solução de equilíbrio do sistema (3.2), a solução de persistência em ambos os “patches”.

(III)

$$N_1^{1*} = \frac{(1 - \mu)}{\mu}r,$$

$$N_2^{2*} = \frac{r + N_1^{2*} + \sqrt{(r + N_1^{2*})^2 + \frac{4r}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)}}}{2},$$

$$I_1^{1*} = \beta_1 \frac{(1 - \mu)}{\mu}r,$$

$$I_2^{2*} = \beta_2 \left(\frac{r + N_1^{2*} + \sqrt{(r + N_1^{2*})^2 + \frac{4r}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)}}}{2} \right).$$

Com as três soluções de equilíbrio encontradas, apresentamos o seguinte critério de estabilidade:

- O ponto de equilíbrio trivial $(N_0^{1*}, N_0^{2*}, I_0^{1*}, I_0^{2*})$ será estável se, e somente se,

$$(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) < 1$$

e

$$\alpha_2 + \beta_2 < 1.$$

- O segundo ponto de equilíbrio $(N_0^{1*}, N_1^{2*}, I_0^{1*}, I_1^{2*})$, para o qual há persistência da espécie apenas no patch 2, será estável se, e somente se,

$$(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) < 1$$

e

$$\alpha_2 + \beta_2 > 1.$$

- O ponto de equilíbrio de persistência em ambos os “patches” $(N_1^{1*}, N_2^{2*}, I_1^{1*}, I_2^{2*})$ será estável se, e somente se,

$$(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) > 1.$$

Note que a condição de estabilidade para o ponto de persistência em ambos os “patches” não depende dos parâmetro α_2 e β_2 , pois mesmo que sejam muito próximos de zero, a emigração do patch 1 faz com que sempre ocorra indivíduos no patch 2. Assim, havendo persistência da população do patch 1, necessariamente haverá persistência no patch 2.

Para realizar as simulações fixamos, no “patch”1, os parâmetros do caso 1 da Tabela 2.1: $\alpha_1 = 0,92$ e $\beta_1 = 0,4$, ou seja, o caso em que as condições são favoráveis para a espécie, além de $C_1 = 0,01$. Com esses valores de parâmetros consideramos a condição inicial igual à capacidade de suporte, $N_0^1 = 24$ e $I_0^1 = 9$.

Estamos considerando que o patch 2 está inicialmente vazio, então $N_0^2 = 0$ e $I_0^2 = 0$. Supomos também que as características e o tamanho dos “patches” são equivalentes, sendo assim a competição por território, alimentos e outros fatores pode ser considerada a mesma nos dois “patches”. Fixamos então, $C_2 = 0,01$. Para os parâmetros α_2, β_2 consideramos duas possibilidades diferentes, os casos 2 e 3 da Tabela 2.1, que são apropriados para densidades baixas.

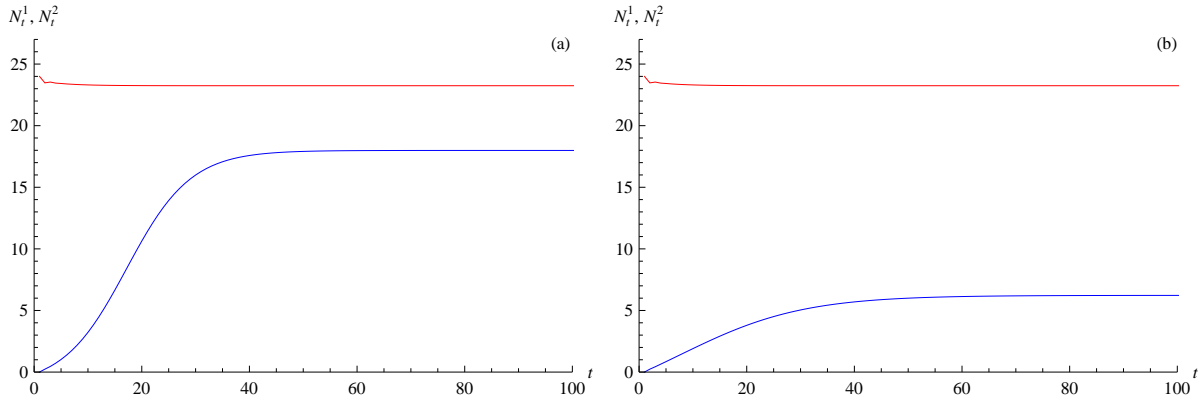
Quanto ao parâmetro μ , consideramos $\mu = 0,01$, $\mu = 0,05$, $\mu = 0,15$ e $\mu = 0,35$. apresentamos, a seguir, as simulações e análise de cada um dos casos:

- $\mu = 0,01$

Começamos considerando que apenas 1% da população de macacos emigrem do

patch 1 para o patch 2 ao ano. Observamos na Figura 3.4 que a população do “patch” 1 (curva vermelha) se mantém aproximadamente constante.

Figura 3.4: Densidade da população de bugios, considerando dois patches, onde a cor vermelha representa o patch 1 e a cor azul o patch 2, com $\mu = 0,01$; $\alpha_1 = 0,92$, $\beta_1 = 0,4$. Em (a) temos $\alpha_2 = 0,92$ e $\beta_2 = 0,28$, em (b) $\alpha_2 = 0,82$ e $\beta_2 = 0,21$.



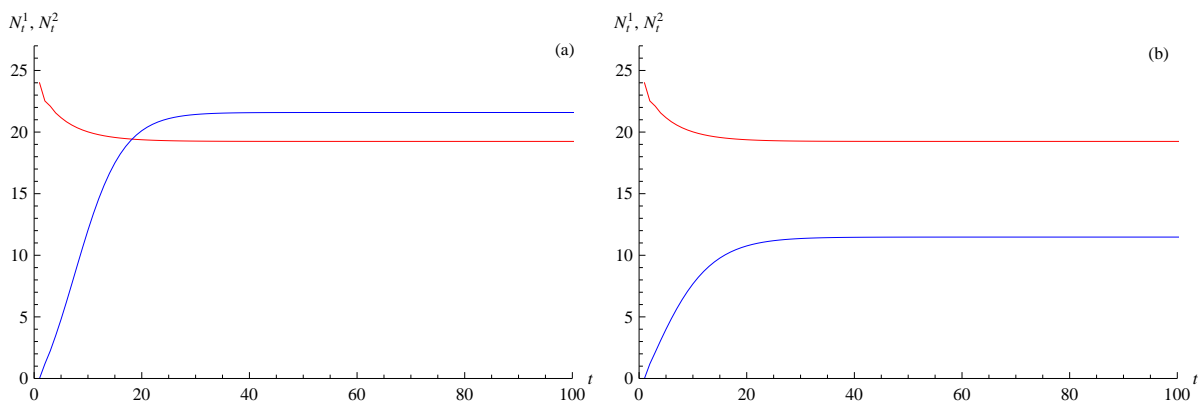
Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Note nos gráficos da Figura 3.4 que em aproximadamente 40 anos as populações atingem seu equilíbrio.

- $\mu = 0,05$

Neste caso, 5% da população de bugios emigram do patch 1 para o patch 2 ao ano. Observamos no gráfico (a) da Figura 3.5 que a densidade populacional do patch 2 ultrapassa a do patch 1.

Figura 3.5: Densidade da população de bugios considerando dois patches, onde a cor vermelha representa o patch 1 e a cor azul o patch 2, com $\mu = 0,05$, $\alpha_1 = 0,92$, $\beta_1 = 0,4$. Em (a) temos $\alpha_2 = 0,92$ e $\beta_2 = 0,28$, em (b) temos $\alpha_2 = 0,82$ e $\beta_2 = 0,21$.



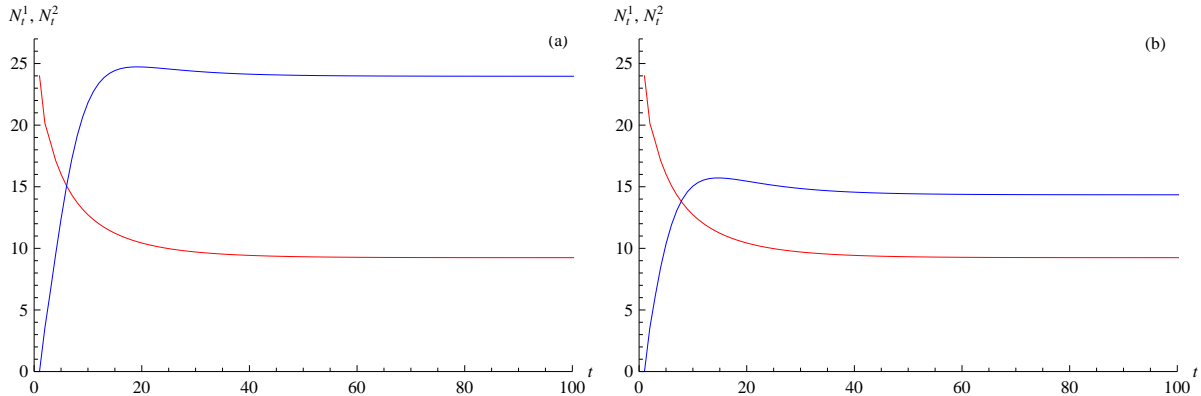
Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Neste caso, pelos gráficos da Figura 3.5, as populações atingem seu equilíbrio em aproximadamente 25 anos.

- $\mu = 0,15$

Agora consideramos saída do patch 1 de 15% e, neste caso, tanto no gráfico (a) quanto no (b) da Figura 3.6 a população do patch 2 ultrapassa a do patch 1.

Figura 3.6: Densidade da população de bugios considerando dois patches, onde a cor vermelha representa o patch 1 e a cor azul o patch 2, com $\mu = 0,15$, $\alpha_1 = 0,92$, $\beta_1 = 0,4$. Em (a) temos $\alpha_2 = 0,92$ e $\beta_2 = 0,28$, em (b) temos $\alpha_2 = 0,82$ e $\beta_2 = 0,21$.



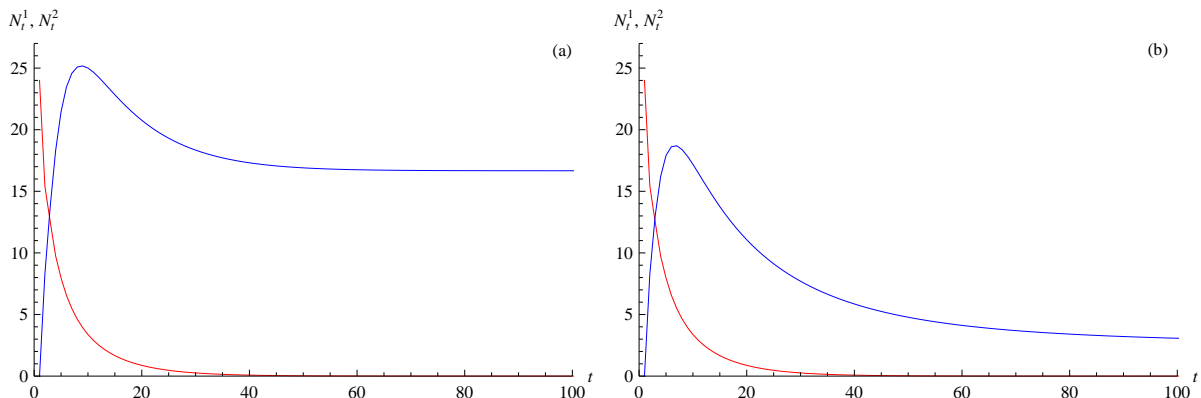
Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Neste caso, os gráficos da Figura 3.6 mostram que 20 anos em (a) e 30 anos em (b) as populações atingem seu equilíbrio.

- $\mu = 0,35$

Por fim consideramos a emigração de 35% do patch 1 para o patch 2. A figura 3.7 mostra que a população do patch 1 vai para a extinção, tanto em (a) como em (b).

Figura 3.7: Densidade da população de bugios considerando dois patches, onde a cor vermelha representa o patch 1 e a cor azul o patch 2, com $\mu = 0,35$, $\alpha_1 = 0,92$, $\beta_1 = 0,4$. Em (a) temos $\alpha_2 = 0,92$ e $\beta_2 = 0,28$, em (b) temos $\alpha_2 = 0,82$ e $\beta_2 = 0,21$.

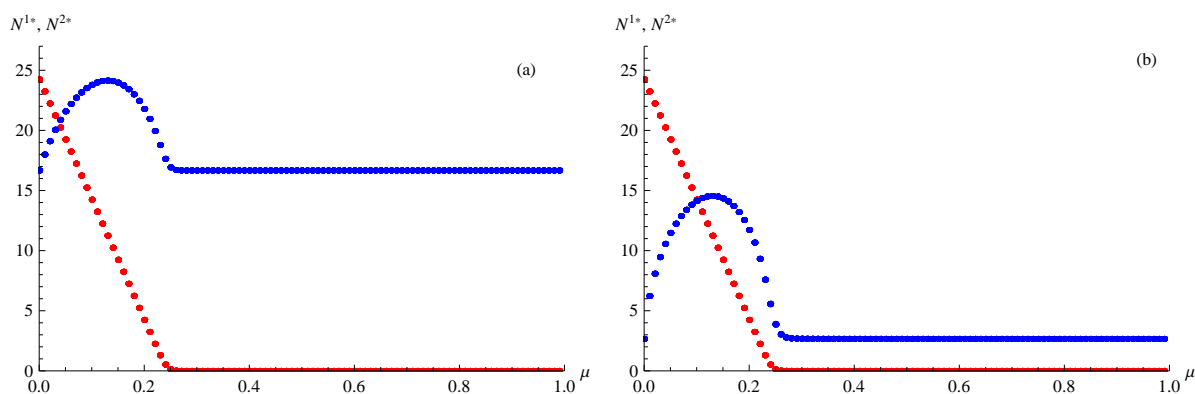


Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Note na Figura 3.7(a) que aproximadamente 40 anos as populações atingem seu equilíbrio, enquanto em 3.7(b) notamos 80 anos para o equilíbrio ser atingido.

Apenas na Figura 3.7 chegamos ao caso que a densidade populacional do patch 1 tende para a extinção, isso é justificado pelo critério de estabilidade, pois nesse caso $(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) < 1$. Podemos questionar: Para quais valores da taxa de migração μ a população do patch 1 vai para a extinção? Com os parâmetros que estamos considerando $\alpha_1 = 0,92$ e $\beta_1 = 0,4$ a população do patch 1 vai para extinção quando $\mu \gtrsim 0,32$, de fato podemos observar este efeito através dos diagramas de bifurcação na Figura 3.8.

Figura 3.8: Diagrama de Bifurcação em relação a μ onde a cor vermelha representa o patch 1 e a cor azul o patch 2. Em (a) temos $\alpha_2 = 0,92$ e $\beta_2 = 0,28$, em (b) mostra para $\alpha_2 = 0,82$ e $\beta_2 = 0,21$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

A população do patch 2 atinge seu máximo para $\mu \approx 0,15$. Observamos que a população do “patch”2, não tende para zero em nenhum dos casos analisados porque apresentamos as simulações para os casos em que $\alpha_2 + \beta_2 > 1$. Temos também que no gráfico (a) da Figura 3.8 as populações se igualam para $\mu \approx 0,036$, já no gráfico (b) para $\mu \approx 0,1$.

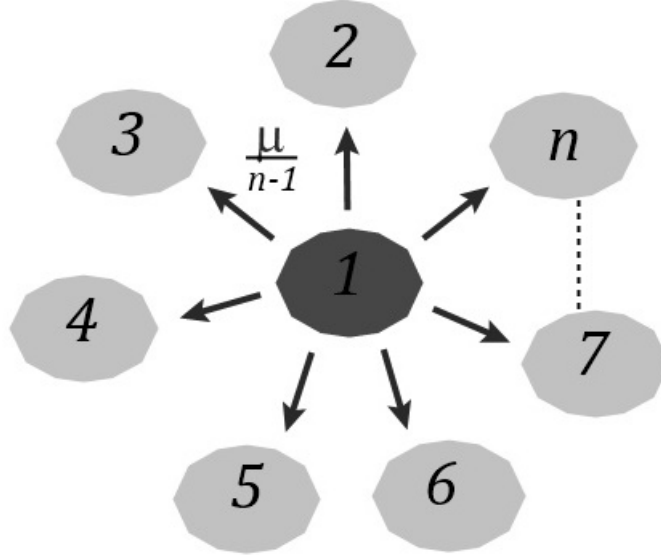
3.1.2 Caso $i = n$

Nesta subseção expomos o caso geral para $i = n$ “patches”, apresentamos as soluções de equilíbrio e sua estabilidade. Em seguida, exemplificamos para o caso $i = 3$.

Consideramos o “patch”1 está inicialmente com densidade igual à sua capacidade de suporte e os demais “patches” vazios. Cada sítio i , $i = 2, 3, \dots, n$, recebe uma fração $\frac{\mu}{n-1}$ de indivíduos, conforme mostra a Figura 3.9.

Seguindo a mesma ideia para o caso de dois “patches”, chegamos ao sistema (3.13), o qual já está transformado em um sistema de primeira ordem, com as mudanças de $I_t^i = \beta_i N_{t-1}^i$ para $i = 1, 2, \dots, n$.

Figura 3.9: Emigração do “patch” 1 para $n - 1$ “patches”, onde o primeiro apresenta inicialmente a densidade populacional igual sua capacidade de suporte e os demais estão vazios. Sendo μ a fração de indivíduos que sai do “patch” 1 e $\frac{\mu}{n-1}$ a fração que chega em cada um dos n “patch”es.



$$\left\{ \begin{array}{l} N_{t+1}^1 = (1 - \mu) \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + I_t^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + I_t^1)} \right), \\ N_{t+1}^2 = \frac{\mu}{n-1} \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + I_t^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + I_t^1)} \right) + \frac{\alpha_2 N_t^2 + I_t^2}{1 + C_2(\alpha_2 N_t^2 + I_t^2)}, \\ \vdots \\ N_{t+1}^n = \frac{\mu}{n-1} \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + I_t^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + I_t^1)} \right) + \frac{\alpha_n N_t^n + I_t^n}{1 + C_n(\alpha_n N_t^n + I_t^n)}, \\ I_{t+1}^1 = \beta_1 N_t^1, \\ I_{t+1}^2 = \beta_2 N_t^2, \\ \vdots \\ I_{t+1}^n = \beta_n N_t^n. \end{array} \right. \quad (3.13)$$

Como a migração ocorre apenas a partir do “patch” 1, não pode haver persistência neste “patch” e extinção nos demais. Por outro lado, mesmo que ocorra extinção no “patch” 1 a população pode persistir em um ou mais dos outros “patches”.

Assim, se $N^{1*} = 0$ e $I^{1*} = 0$, isto é, extinção no “patch” 1, então temos, para os demais sítios, as seguintes possibilidades:

$$N^{i*} = 0 \quad \text{e} \quad I^{i*} = 0,$$

para todo $i = 2, 3, \dots, n$, o que corresponde ao equilíbrio trivial, ou

$$N^{i*} = \frac{\alpha_i + \beta_i - 1}{C_i(\alpha_i + \beta_i)} \quad e \quad I^{i*} = \frac{\beta_i(\alpha_i + \beta_i - 1)}{C_i(\alpha_i + \beta_i)},$$

em um dos $(n - 1)$ “patches” ou em dois dos $(n - 1)$ “patches”, ..., ou nos $(n - 1)$ “patches”. Isto significa que pode ocorrer persistência em um, dois, três, ..., ou $(n - 1)$ “patches”. Todas estas possibilidades (incluindo o equilíbrio trivial) somam 2^{n-1} soluções de equilíbrio para o Sistema (3.13).

Finalmente, o equilíbrio de persistência para os n “patches” é dado por

$$N^{1*} = \frac{(n-1)(1-\mu)}{\mu}r,$$

$$N^{i*} = \frac{r + N_1^{i*} + \sqrt{(r + N_{i-1}^{i*})^2 + \frac{4r}{C_i(\alpha_i + \beta_i)}}}{2}, \quad i = 2, \dots, n,$$

$$I^{1*} = \beta_1 \frac{(n-1)(1-\mu)}{\mu}r,$$

$$I^{i*} = \beta_i \left(\frac{r + N_1^{i*} + \sqrt{(r + N_{i-1}^{i*})^2 + \frac{4r}{C_i(\alpha_i + \beta_i)}}}{2} \right), \quad i = 2, \dots, n,$$

onde

$$N_1^{i*} = \frac{\alpha_i + \beta_i - 1}{C_i(\alpha_i + \beta_i)} \quad (3.14)$$

e

$$r = \frac{\mu}{(n-1)C_1} \left(1 - \frac{1}{(1-\mu)(\alpha_1 + \beta_1)} \right). \quad (3.15)$$

O critério de estabilidade para $i = n$ “patch” es segue a mesma ideia para $i = 2$, ou seja:

- $N^{1*} = 0$, $I^{1*} = 0$, $N^{i*} = 0$ e $I^{i*} = 0$ se, e somente se,

$$(1-\mu)(\alpha_1 + \beta_1) < 1 \quad e \quad \alpha_i + \beta_i < 1$$

para todo $i = 2, 3, \dots, n$.

- $N^{1*} = 0$, $I^{1*} = 0$, $N^{i*} \neq 0$ e $I^{i*} \neq 0$ se, e somente se,

$$(1-\mu)(\alpha_1 + \beta_1) < 1 \quad e \quad \alpha_i + \beta_i > 1$$

para cada $i = 2, 3, \dots, n$.

- $N^{i*} \neq 0$ e $I^{i*} \neq 0$ se, e somente se

$$(1-\mu)(\alpha_1 + \beta_1) > 1,$$

neste caso, para cada $i = 1, 2, 3, \dots, n$.

Como exemplo, apresentamos a seguir o caso $i = 3$, ilustrado na Figura 3.10.

Figura 3.10: Migração do “patch” 1 para os “patch” 2 e 3, onde o primeiro apresenta inicialmente a densidade populacional igual a sua capacidade de suporte e os demais estão vazios. μ é a fração de indivíduos que sai do “patch” 1 e $\frac{\mu}{2}$ chega em cada um dos outros dois “patch”es.



Por (3.13) temos o seguinte sistema de primeira ordem

$$\left\{ \begin{array}{l} N^{1*} = (1 - \mu) \left(\frac{\alpha_1 N^{1*} + I^{1*}}{1 + C_1(\alpha_1 N^{1*} + I^{1*})} \right), \\ N^{2*} = \frac{\mu}{2} \left(\frac{\alpha_1 N^{1*} + I^{1*}}{1 + C_1(\alpha_1 N^{1*} + I^{1*})} \right) + \frac{\alpha_2 N^{2*} + I^{2*}}{1 + C_2(\alpha_2 N^{2*} + I^{2*})}, \\ N^{3*} = \frac{\mu}{2} \left(\frac{\alpha_1 N^{1*} + I^{1*}}{1 + C_1(\alpha_1 N^{1*} + I^{1*})} \right) + \frac{\alpha_3 N^{3*} + I^{3*}}{1 + C_3(\alpha_3 N^{3*} + I^{3*})}, \\ I^{1*} = \beta_1 N^{1*}, \\ I^{2*} = \beta_2 N^{2*}, \\ I^{3*} = \beta_3 N^{3*}. \end{array} \right. \quad (3.16)$$

Neste caso, temos cinco pontos de equilíbrio, sendo

- Ponto de equilíbrio trivial:

$$(N_0^{1*}, N_0^{2*}, N_0^{3*}, I_0^{1*}, I_0^{2*}, I_0^{3*}) = (0, 0, 0, 0, 0, 0).$$

Este ponto será estável quando

$$(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) < 1; \alpha_2 + \beta_2 < 1 \text{ e } \alpha_3 + \beta_3 < 1.$$

- Persistência apenas no “patch” 2:

$$(N_0^{1*}, N_1^{2*}, N_0^{3*}, I_0^{1*}, I_1^{2*}, I_0^{3*}) = \left(0, \frac{\alpha_2 + \beta_2 - 1}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)}, 0, 0, \frac{\beta_2(\alpha_2 + \beta_2 - 1)}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)}, 0 \right),$$

estável quando

$$(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) < 1; \alpha_2 + \beta_2 > 1 \text{ e } \alpha_3 + \beta_3 < 1.$$

- Persistência apenas no “patch” 3:

$$(N_0^{1*}, N_0^{2*}, N_1^{3*}, I_0^{1*}, I_0^{2*}, I_1^{3*}) = \left(0, 0, \frac{\alpha_3 + \beta_3 - 1}{C_3(\alpha_3 + \beta_3)}, 0, 0, \frac{\beta_3(\alpha_3 + \beta_3 - 1)}{C_3(\alpha_3 + \beta_3)} \right),$$

que será estável quando

$$(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) < 1; \alpha_2 + \beta_2 < 1 \text{ e } \alpha_3 + \beta_3 > 1.$$

- Persistência nos “patches” 2 e 3:

$$\begin{aligned} & (N_0^{1*}, N_1^{2*}, N_1^{3*}, I_0^{1*}, I_1^{2*}, I_1^{3*}) = \\ & = \left(0, \frac{\alpha_2 + \beta_2 - 1}{C_1(\alpha_2 + \beta_2)}, \frac{\alpha_3 + \beta_3 - 1}{C_3(\alpha_3 + \beta_3)}, 0, \frac{\beta_2(\alpha_2 + \beta_2 - 1)}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)}, \frac{\beta_3(\alpha_3 + \beta_3 - 1)}{C_3(\alpha_3 + \beta_3)} \right), \end{aligned}$$

que será estável quando

$$(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) < 1; \alpha_2 + \beta_2 > 1 \text{ e } \alpha_3 + \beta_3 > 1.$$

- Persistência nos três “patches”:

$$N_1^{1*} = \frac{2(1 - \mu)}{\mu}r,$$

$$N_2^{2*} = \frac{r + N_1^{2*} + \sqrt{(r + N_1^{2*})^2 + \frac{4r}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)}}}{2},$$

$$N_2^{3*} = \frac{r + N_1^{3*} + \sqrt{(r + N_1^{3*})^2 + \frac{4r}{C_3(\alpha_3 + \beta_3)}}}{2},$$

$$I_1^{1*} = \beta_1 \frac{2(1 - \mu)}{\mu}r,$$

$$I_2^{2*} = \beta_2 \left(\frac{r + N_1^{2*} + \sqrt{(r + N_1^{2*})^2 + \frac{4r}{C_2(\alpha_2 + \beta_2)}}}{2} \right),$$

$$I_2^{3*} = \beta_3 \left(\frac{r + N_1^{3*} + \sqrt{(r + N_1^{3*})^2 + \frac{4r}{C_3(\alpha_3 + \beta_3)}}}{2} \right),$$

onde N_1^{2*} e N_1^{3*} são os pontos de equilíbrios apresentados acima dados por (3.14), além disso, por (3.15) temos

$$r = \frac{\mu}{2C_1} \left(1 - \frac{1}{(1-\mu)(\alpha_1 + \beta_1)} \right).$$

Finalmente a solução de persistência nos três “patches” será estável quando

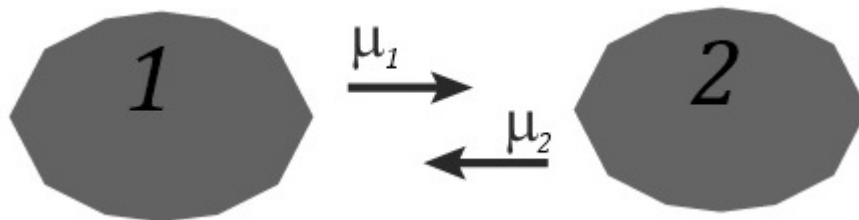
$$(1 - \mu)(\alpha_1 + \beta_1) > 1.$$

O modelo estudado nesta seção serve apenas para o caso de emigração ocorrendo em apenas um “patch”, mas podemos imaginar que em muitos casos a migração ocorre em todos os “patches”, pois alguns indivíduos tendem a se deslocar para fora de seu fragmento, a procura de alimentos ou de parceiros. Na seção seguinte analisamos migração entre dois “patches”.

3.2 MIGRAÇÃO EM DOIS “patches” COM μ CONSTANTE

Nesta seção vamos apresentar um modelo com dois “patches” suficientemente próximos, onde em ambos ocorre migração constante. Realizamos simulações considerando capacidade de suporte diferentes, o que pode caracterizar que o tamanho dos fragmentos não é o mesmo, ou que a disponibilidade de alimentos em cada “patch” é diferente. Nosso objetivo é verificar se a migração pode interferir na persistência da população de um “patch” com condições desfavoráveis para sobrevivência.

Figura 3.11: Migração entre o “patch” 1 e o “patch” 2, onde μ_1 é a fração da população que deixa o “patch” 1 e se desloca para o “patch” 2 e μ_2 a fração que deixa o “patch” 2 e emigra para o “patch” 1.



Fonte: do autor.

Através da equação de Beverton-Holt com retardamento (2.4) podemos modelar este caso, obtendo assim um sistema não-linear de segunda ordem, na forma

$$\begin{cases} N_{t+1}^1 = \mu_2 \left(\frac{\alpha_2 N_t^2 + \beta_2 N_{t-1}^2}{1 + C_2(\alpha_2 N_t^2 + \beta_2 N_{t-1}^2)} \right) + (1 - \mu_1) \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + \beta_1 N_{t-1}^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + \beta_1 N_{t-1}^1)} \right), \\ N_{t+1}^2 = \mu_1 \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + \beta_1 N_{t-1}^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + \beta_1 N_{t-1}^1)} \right) + (1 - \mu_2) \left(\frac{\alpha_2 N_t^2 + \beta_2 N_{t-1}^2}{1 + C_2(\alpha_2 N_t^2 + \beta_2 N_{t-1}^2)} \right), \end{cases}$$

onde μ_i é a fração da população que deixa o “patch” i e se desloca para o outro “patch”, com $i = 1, 2$.

Novamente podemos transformar o sistema acima em um novo sistema de primeira ordem, considerando a população de imaturos, com $I_t^1 = \beta_1 N_{t-1}^1$ e $I_t^2 = \beta_2 N_{t-1}^2$, assim temos

$$\begin{cases} N_{t+1}^1 = \mu_2 \left(\frac{\alpha_2 N_t^2 + I_t^2}{1 + C_2(\alpha_2 N_t^2 + I_t^2)} \right) + (1 - \mu_1) \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + I_t^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + I_t^1)} \right), \\ N_{t+1}^2 = \mu_1 \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + I_t^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + I_t^1)} \right) + (1 - \mu_2) \left(\frac{\alpha_2 N_t^2 + I_t^2}{1 + C_2(\alpha_2 N_t^2 + I_t^2)} \right), \\ I_{t+1}^1 = \beta_1 N_t^1, \\ I_{t+1}^2 = \beta_2 N_t^2. \end{cases} \quad (3.17)$$

Note que o modelo (3.17) possui dois pontos de equilíbrio, o trivial e o de persistência. Neste caso não podemos ter extinção em um “patch” e persistência em outro, isso decorre do fato de haver migração entre os fragmentos. Por se tratar de cálculos complexos não será possível apresentar as expressões das soluções de equilíbrio do modelo (3.17). Sendo assim, vamos apresentar algumas simulações para verificar o comportamento do modelo.

Para as simulações desta seção vamos supor que o “patch” 1 é maior que o “patch” 2. Dessa forma, alteramos os parâmetros relativos à competição C_1 e C_2 , pois embora o grau de competição não dependa exclusivamente do tamanho do fragmento, este é um dos fatores de grande importância para a determinação deste parâmetro: quanto menor o fragmento maior a competição entre os indivíduos. Sendo assim, consideramos $C_1 < C_2$, e obtemos seus valores da mesma forma que fizemos na Seção 2.3: fixamos as densidades iniciais como $N_0^1 = 34$, $I_0^1 = 14$, $N_0^2 = 15$ e $I_0^2 = 5$ e obtemos $C_1 = 0,007$ e $C_2 = 0,02$. Observe que fazendo isso não sabemos o tamanho de cada fragmento, nem quanto um é maior do que o outro, porém sabemos que no “patch” 2 a competição é maior e supomos que esse fato decorre do tamanho de cada um.

Para a taxa de migração serão consideradas duas situações: na primeira, consi-

deramos que as taxas são iguais para ambos os “patches”, $\mu_1 = \mu_2 = \mu$ e na segunda, $\mu_1 \neq \mu_2$. Vejamos alguns resultados para cada uma das possibilidades:

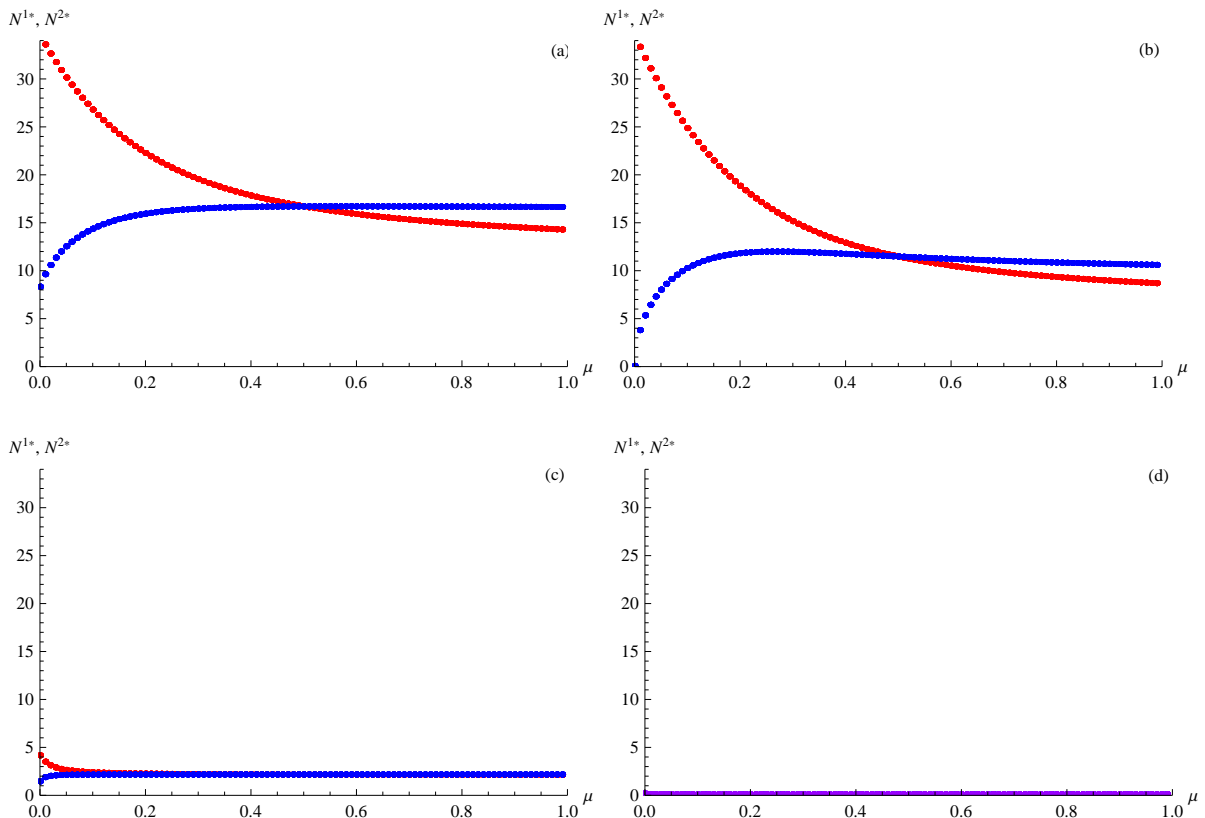
- $\mu_1 = \mu_2 = \mu$

Os parâmetros $\alpha_i, \beta_i, i = 1, 2$, serão considerados combinações dos valores da Tabela 2.1 analisando neste caso quatro possibilidades entre os “patches”, sendo

- “Patch”1 caso 1 e “Patch”2 caso 2;
- “Patch”1 caso 1 e “Patch”2 caso 4;
- “Patch”1 caso 3 e “Patch”2 caso 3;
- “Patch”1 caso 4 e “Patch”2 caso 4.

Antes de analisarmos a densidade populacional, devemos escolher um valor para a taxa de migração μ , mas para isso devemos saber como este parâmetro influencia a dinâmica da população de cada “patch”. Construímos então diagramas de bifurcação em relação à taxa de migração para cada uma das combinações (a), (b), (c) e (d). Ilustramos os resultados na Figura 3.12

Figura 3.12: Diagramas de Bifurcação em relação a μ onde a cor vermelha representa o “patch”1 e a cor azul o “patch”2. Em (a) temos $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,4, \alpha_2 = 0,92$ e $\beta_2 = 0,28$; em (b) $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,4, \alpha_2 = 0,78$ e $\beta_2 = 0,21$; em (c) $\alpha_1 = 0,82, \beta_1 = 0,21, \alpha_2 = 0,82$ e $\beta_2 = 0,21$; e em (d) $\alpha_1 = 0,78, \beta_1 = 0,21, \alpha_2 = 0,78$ e $\beta_2 = 0,21$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Podemos notar nos diagramas da Figura 3.12 que a estabilidade do modelo não depende da migração, pois em (a), (b) e (c) a população não vai para a extinção para nenhum valor de μ , ou seja, independente da porcentagem de macacos que migra de um “patch” para outro não haverá extinção, pois há uma “troca” de indivíduos entre os “patches”. Já para o caso (d) sempre há extinção, mas μ também não altera em nada a densidade populacional, para qualquer valor do parâmetro a população não consegue persistir.

Então, o que determina a estabilidade do equilíbrio? Podemos observar que são os parâmetros α_i e β_i , $i = 1, 2$, que determinam a estabilidade das soluções de equilíbrio, pois quando escolhemos os parâmetros acima da reta $\beta = 1 - \alpha$ da Figura 2.2 em pelo menos um dos “patches” a população persistiu, quando os dois parâmetros estavam abaixo desta mesma reta, a população foi à extinção, logo podemos concluir o seguinte resultado:

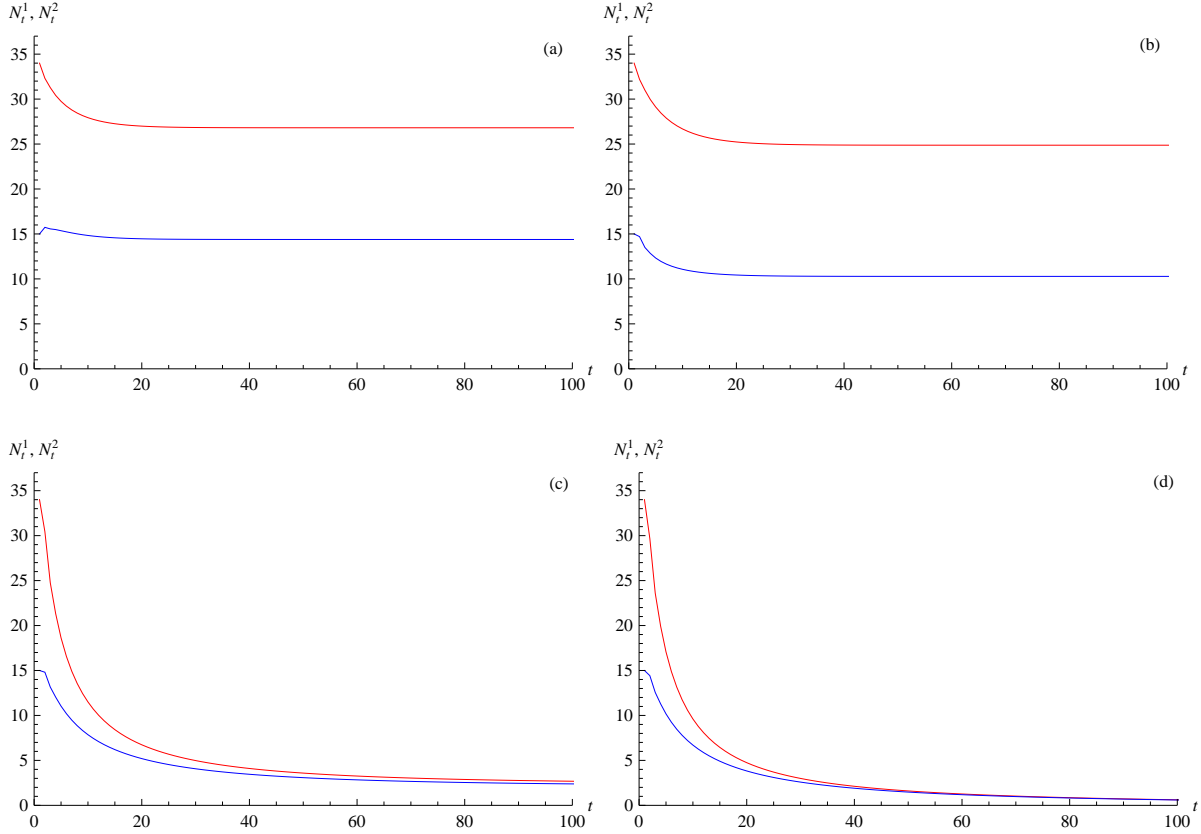
- Se $\alpha_1 + \beta_1 < 1$ e $\alpha_2 + \beta_2 < 1$, então a população tende à extinção, por exemplo no caso (d).
- Se $\alpha_1 + \beta_1 > 1$ ou $\alpha_2 + \beta_2 > 1$, então a população persiste, por exemplo nos casos (a), (b) e (c).

Embora o parâmetro μ não tenha influência na estabilidade, ele regula o valor da densidade da população em cada “patch”. Para $\mu > 0,5$, por exemplo, nos casos (a) e (b), a população do “patch” 2 se torna superior à do “patch” 1, porém não é razoável considerar valores grandes de μ pois, na prática, 50% ou mais da população de bugios não iria sair do seu habitat em condições normais. Portanto suponhamos que 10% da população de cada “patch” migre para o “patch” vizinho ao ano, número que pode ser considerado alto em alguns casos, (VEIGA, 2013).

A Figura 3.13 nos mostra as simulações para os casos (a), (b), (c) e (d). Observamos que para o caso (a) e (b) a população se estabiliza em aproximadamente 20 anos, enquanto no caso (c) a população leva aproximadamente 60 anos para se estabilizar e em (d) temos extinção em aproximadamente 80 anos.

No gráfico (b) da Figura 3.13 percebemos que há persistência em ambos os “patches”, mas podemos notar que nos estudos da dinâmica local no capítulo 2, a população do “patch” 2 iria para a extinção, o que não ocorre agora, visto que o “patch” 1 consegue manter a persistência da espécie nos dois fragmentos. Também observamos que em (c), a soma dos parâmetros α e β é um pouco maior que 1, isso faz com que ambas densidades caiam, porém ainda há persistência. Em (d) ambas populações vão para extinção, como esperado, pois a soma dos parâmetros é menor que 1, mostrando mais uma vez que a estabilidade depende apenas dos parâmetros α_i e β_i com $i = 1, 2$.

Figura 3.13: Densidade da população de bugios para $\mu = 0,1$, considerando dois “patches”, onde a cor vermelha representa o “patch”1 e a cor azul o “patch”2. Em (a) temos $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,4, \alpha_2 = 0,92$ e $\beta_2 = 0,28$; em (b) $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,4, \alpha_2 = 0,78$ e $\beta_2 = 0,21$; em (c) $\alpha_1 = 0,82, \beta_1 = 0,21, \alpha_2 = 0,82$ e $\beta_2 = 0,21$; e em (d) $\alpha_1 = 0,78, \beta_1 = 0,21, \alpha_2 = 0,78$ e $\beta_2 = 0,21$.



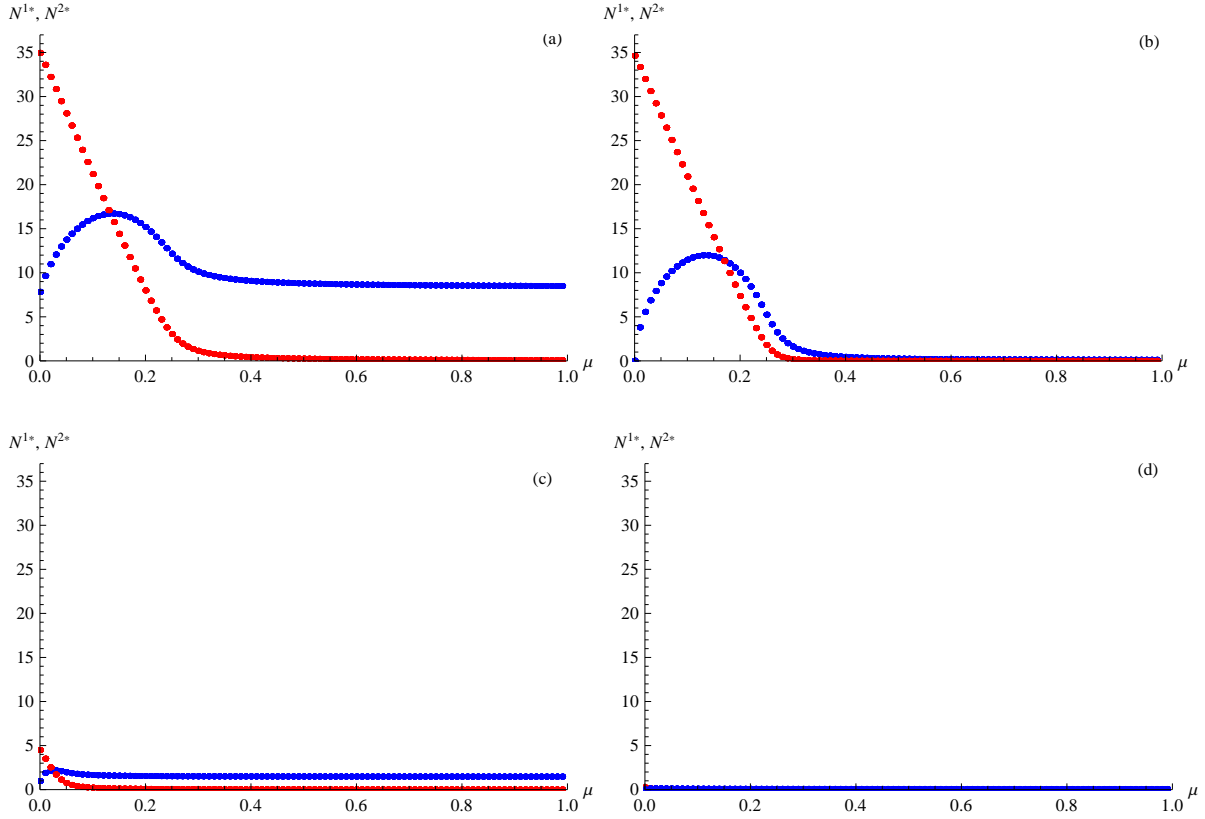
Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Nem sempre μ será igual em todos os “patches”, por exemplo, se o fragmento é menor e a densidade é alta podemos imaginar que a porcentagem de saída de indivíduos seja maior comparada com fragmentos grandes com a mesma densidade. Por isso, vamos analisar a dinâmica para taxas de migrações diferentes e verificar o que muda em relação a este caso estudado.

- $\mu_1 \neq \mu_2$

Como no caso anterior, vamos analisar alguns diagramas de bifurcação em relação a μ_1 , queremos saber se agora a estabilidade depende da taxa de migração. Para isso, fixamos $\mu_2 = 0,1$. Os diagramas são mostrados na Figura 3.14, onde consideramos os parâmetros $\alpha_i, \beta_i, i = 1, 2$, como anteriormente em (a),(b),(c) e (d) .

Figura 3.14: Diagramas de Bifurcação em relação a μ_1 , com $\mu_2 = 0, 1$, onde a cor vermelha representa o “patch”1 e a cor azul o “patch”2. Em (a) temos $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,4, \alpha_2 = 0,92$ e $\beta_2 = 0,28$; em (b) $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,4, \alpha_2 = 0,78$ e $\beta_2 = 0,21$; em (c) $\alpha_1 = 0,82, \beta_1 = 0,21, \alpha_2 = 0,82$ e $\beta_2 = 0,21$; e em (d) $\alpha_1 = 0,78, \beta_1 = 0,21, \alpha_2 = 0,78$ e $\beta_2 = 0,21$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

A figura 3.14 (a) e (c) podem nos fazer pensar que a população do “patch”1 tende à extinção enquanto a população do “patch”2 persiste, porém não é isso que acontece pois as escalas dos gráficos estão grandes demais, embora tenhamos um valor pequeno (menor que um) ambas as densidades se estabilizam em um valor positivo.

Na figura (b), de fato, ambas densidades tendem a zero para valores de $\mu_1 \gtrsim 0,4$, o que não acontecia no modelo da Seção 3.1 e nem para $\mu_1 = \mu_2$. Assim, neste caso podemos notar que para μ_1 suficientemente grande e $\mu_2 = 0, 1$ as populações vão à extinção, mesmo que os parâmetros satisfaçam $\alpha_i + \beta_i > 1, i = 1, 2$.

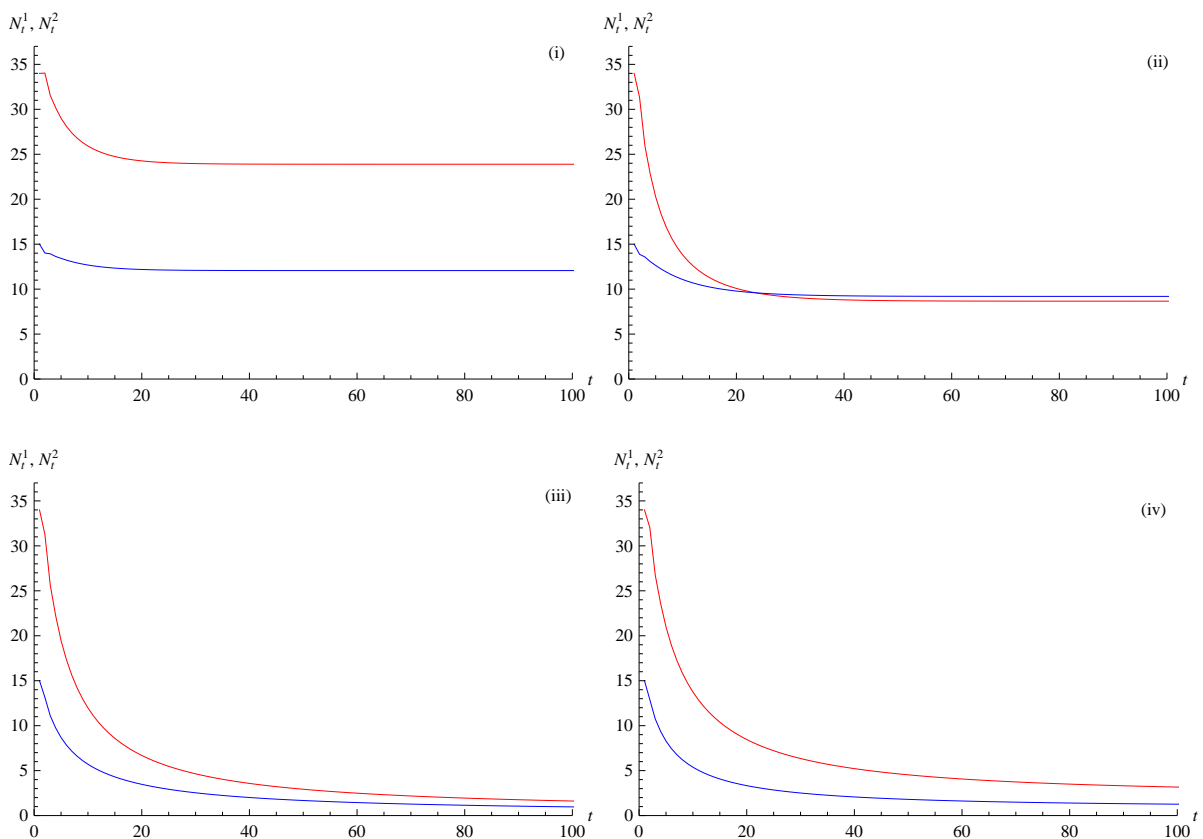
Para efeitos de simulações vamos utilizar parâmetros para μ_1 e μ_2 que sejam mais apropriados para descrever o comportamento dos bugios. Portanto, consideramos $\mu_1 = 0,05$ e $\mu_2 = 0,1$. As simulações para α_i e $\beta_i, i = 1, 2$ de acordo com (a), (b), (c) e (d) não diferem muito daquelas já apresentadas para $\mu_1 = \mu_2 = 0,1$; portanto, analisamos desta vez outras quatro combinações da Tabela 2.1, considerando:

- (i) **“Patch”1** caso 2 e **“Patch”2** caso 1;
- (ii) **“Patch”1** caso 4 e **“Patch”2** caso 1;

- (iii) “Patch” 1 caso 4 e “Patch” 2 caso 3;
- (iv) “Patch” 1 caso 3 e “Patch” 2 caso 4.

Os resultados são ilustrados na Figura 3.15. Observamos que para o caso (ii), em que os parâmetros α e β do “patch” 1 são menores que os do “patch” 2, a densidade populacional tem uma queda brusca. Este fato acontece porque o “patch” menor apresenta melhores condições de sobrevivência do que o “patch” maior.

Figura 3.15: Densidade da população de bugios para $\mu_1 = 0,05$ e $\mu_2 = 0,1$, considerando dois “patches”, onde a cor vermelha representa o “patch” 1 e a cor azul o “patch” 2. Em (i) temos $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,28, \alpha_2 = 0,92$ e $\beta_2 = 0,4$; em (ii) $\alpha_1 = 0,78, \beta_1 = 0,21, \alpha_2 = 0,92$ e $\beta_2 = 0,4$; em (iii) $\alpha_1 = 0,78, \beta_1 = 0,21, \alpha_2 = 0,82$ e $\beta_2 = 0,21$ e em (iv) $\alpha_1 = 0,82, \beta_1 = 0,21, \alpha_2 = 0,78$ e $\beta_2 = 0,21$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Em (iii) e (iv) onde os parâmetros são os mesmos porém em “patches contrários, percebemos que as densidades em ambos os “patches” da simulação (iv) são maiores que em (iii). Como esperado, a densidade populacional é maior em um fragmento maior com condições melhores do que em um fragmento menor.

Este modelo, por mais que possa parecer um pouco simples, já nos dá uma boa ideia de como um fragmento pode ajudar outro na persistência da espécie, mas nossa taxa de migração constante nos faz acreditar que talvez não ocorra isso na prática. Dependendo

das condições do habitat ou mesmo de condições no próprio bando podem provocar migrações com taxas diferentes a cada etapa de tempo t . Assim, vamos definir, na próxima seção, uma função migratória que modelará a taxa de migração dependente da densidade local.

3.3 MIGRAÇÃO EM DOIS “PATCHES” COM μ DEPENDENTE DA DENSIDADE LOCAL

Nesta seção vamos apresentar um modelo com migração dependente da densidade local em ambos os “patches”. Vamos considerar dois “patches” suficientemente próximos e supor que a migração ocorre com taxas dependentes da densidade local. Os cálculos para encontrar os pontos de equilíbrio são de grande complexidade assim, iremos analisar a dinâmica através de simulações.

O modelo proposto é semelhante ao sistema (3.17), porém assumimos μ_i dependente de N^i , com $i = 1, 2$.

$$\begin{cases} N_{t+1}^1 = \mu_2(N_t^2) \left(\frac{\alpha_2 N_t^2 + I_t^2}{1 + C_2(\alpha_2 N_t^2 + I_t^2)} \right) + (1 - \mu_1(N_t^1)) \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + I_t^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + I_t^1)} \right), \\ N_{t+1}^2 = \mu_1(N_t^1) \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + I_t^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + I_t^1)} \right) + (1 - \mu_2(N_t^2)) \left(\frac{\alpha_2 N_t^2 + I_t^2}{1 + C_2(\alpha_2 N_t^2 + I_t^2)} \right), \\ I_{t+1}^1 = \beta_1 N_t^1, \\ I_{t+1}^2 = \beta_2 N_t^2. \end{cases} \quad (3.18)$$

Nesse trabalho vamos considerar $\mu_i(N_i)$ como sendo a função de Hill dada por

$$\mu_i(N_t^i) = \frac{\bar{\mu}(N_t^i)^p}{A_i^p + (N_t^i)^p}. \quad (3.19)$$

onde $\bar{\mu}$ é a fração migratória máxima, p é o parâmetro que regula a forma de μ (p um valor inteiro maior que um), A é um valor positivo tal que $A^{\frac{1}{2}}$ é a densidade populacional para o qual a função migratória atinge metade do seu valor máximo (GIORDANI (2003) ou GONZÁLEZ-GUZMÁN (2001)).

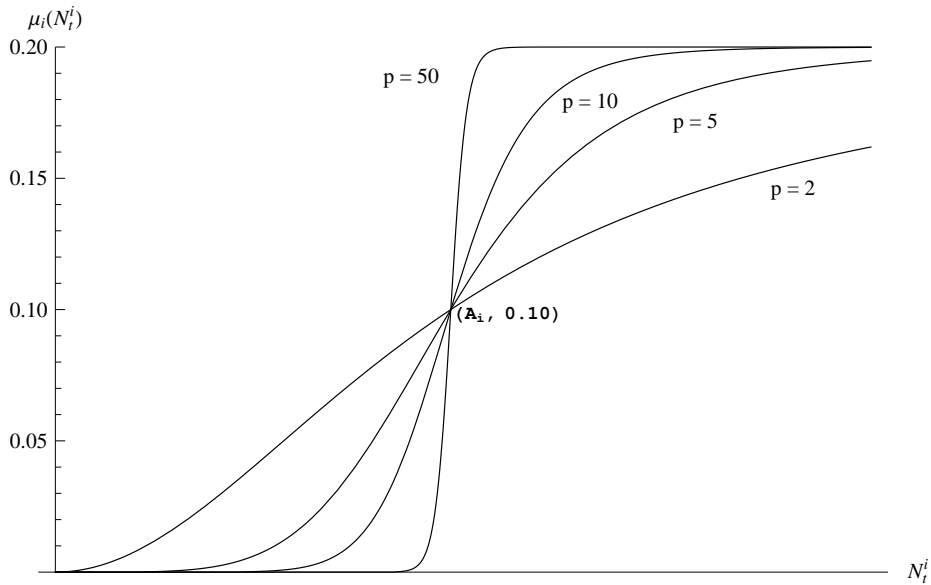
Vamos definir o parâmetro A_i para cada “patch” $i = 1, 2$, como sendo o ponto de equilíbrio da densidade de adultos em cada um dos “patches”, ou seja,

$$A_i = \frac{\alpha_i + \beta_i - 1}{C_i(\alpha_i + \beta_i)}. \quad (3.20)$$

Vamos considerar que a fração migratória máxima é de 20% em cada “patch”, ou seja, $\bar{\mu} = 0,2$. O valor máximo só será atingido quando a população estiver acima da capacidade de suporte estabelecida em (3.20). Para densidades muito baixas não ocorrerá migrações.

A Figura 3.16 mostra o comportamento da função migratória em relação à população N^i para diferentes valores de p .

Figura 3.16: Função migratória μ_i dependente da densidade para $\bar{\mu} = 0,2$ e considerando diferentes valores de p .



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Notamos na Figura 3.16 que aumentos no valor de p fazem com que a densidade de indivíduos que migram de um “patch” para outro se aproxime da fração migratória máxima $\bar{\mu}$, de forma mais abrupta. No limite, $p \rightarrow \infty$ temos

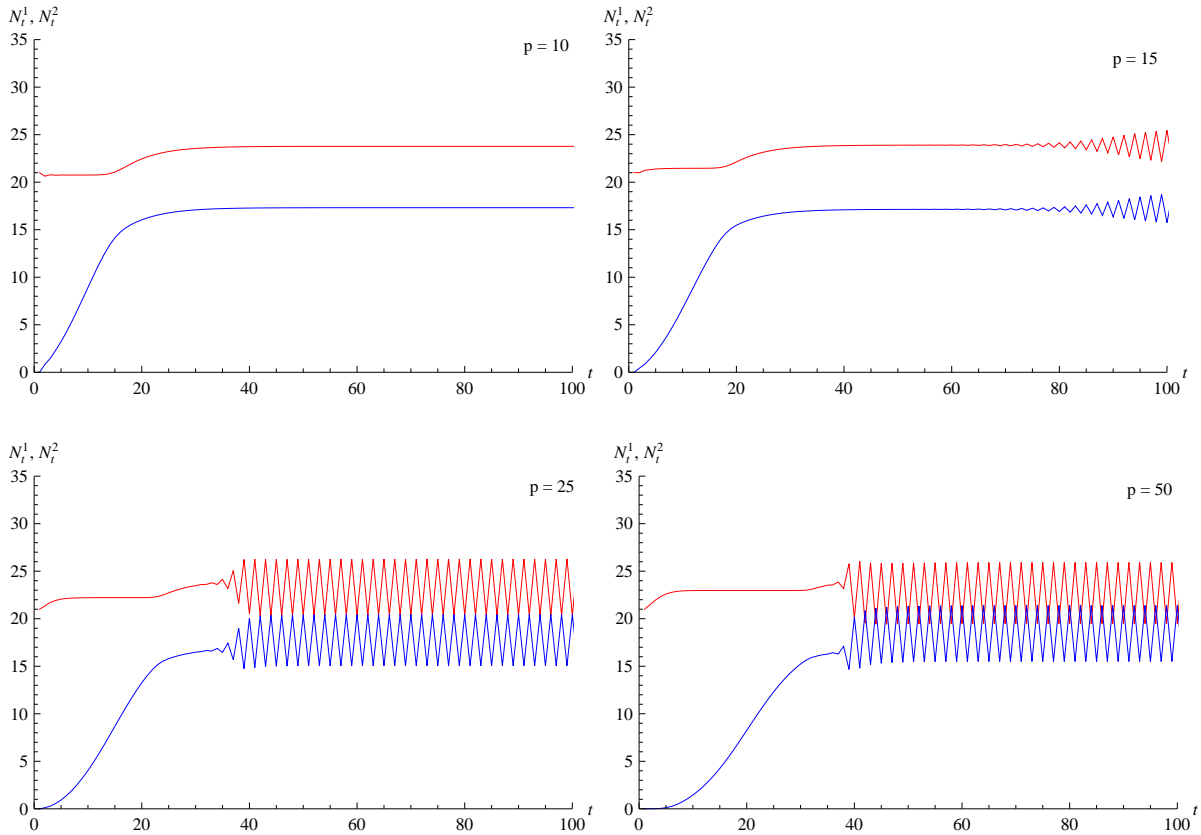
$$\mu_i(N_t^i) = \begin{cases} 0, & N^i < A_i, \\ \frac{\bar{\mu}}{2}, & N^i = A_i, \\ \bar{\mu}, & N^i > A_i. \end{cases} \quad (3.21)$$

Para $p \rightarrow \infty$, se a densidade da população do “patch” for menor que a sua capacidade de suporte, não ocorrerá migração; se for igual, a taxa de migração será a metade da taxa máxima $\bar{\mu}$ e se for maior, teremos a migração igual à taxa máxima.

Para realizarmos simulações do modelo (3.18) vamos considerar o caso em que o “patch” 1 esteja com a densidade inicial igual à sua capacidade de suporte e o “patch” 2 esteja vazio. Além disso, para os parâmetros α_i e β_i , $i = 1, 2$ consideramos para o “patch” 1

$\alpha_1 = 0,92$, $\beta_1 = 0,4$ e para o “patch” 2 $\alpha_2 = 0,92$ e $\beta_2 = 0,28$. A constante de competição será fixada em $C_1 = C_2 = 0,01$. Para o valor de p vamos considerar quatro valores diferentes, $p = 10$, $p = 15$, $p = 25$ e $p = 50$, como ilustra a Figura 3.17.

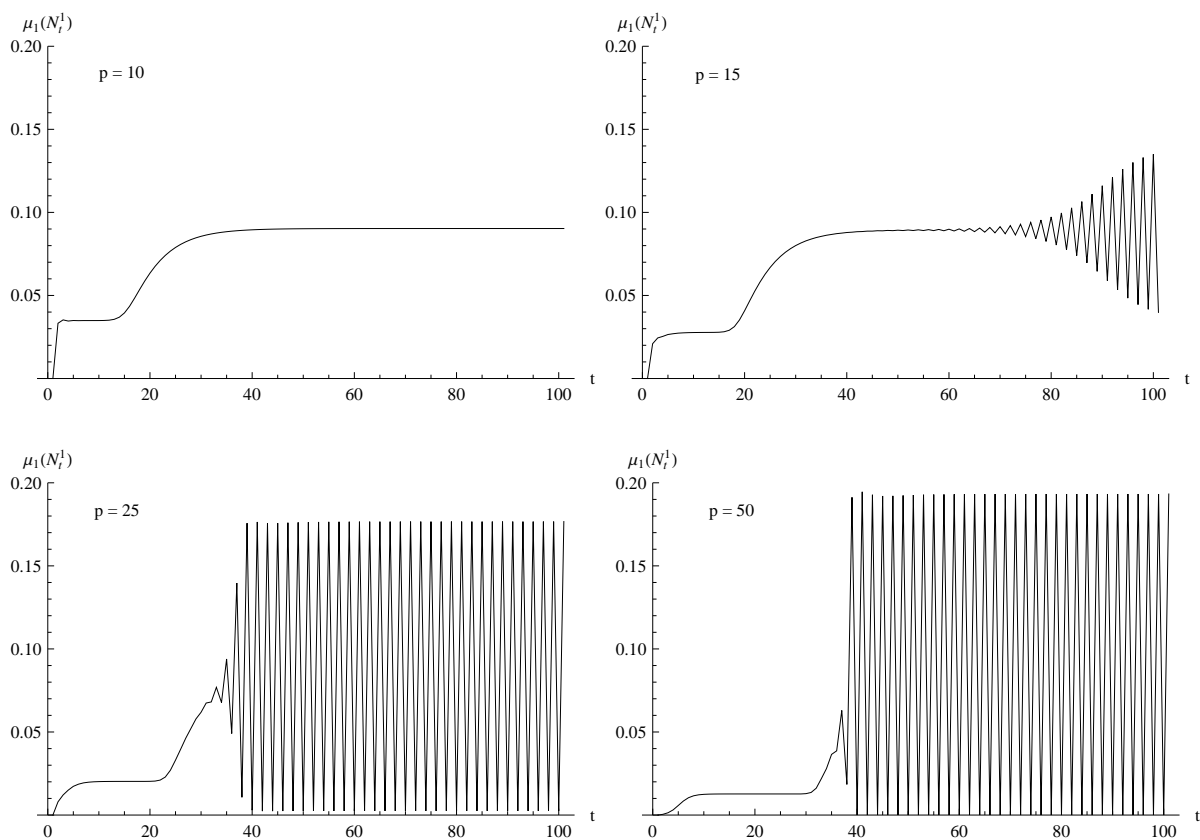
Figura 3.17: Gráfico para a densidade da população de bugios para $\bar{\mu} = 0,2$, onde a cor vermelha representa o “patch” 1 com os parâmetros $\alpha_1 = 0,92$, $\beta_1 = 0,4$ e $C_1 = 0,01$, já a cor azul representa o “patch” 2 com os parâmetros $\alpha_2 = 0,92$, $\beta_2 = 0,28$ e $C_2 = 0,01$. O parâmetro p está sendo variado em $p = 10$, $p = 15$, $p = 25$ e $p = 50$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Note que à medida que p aumenta, surgem oscilações nas densidades das populações. No caso $p = 10$, a população em casa “patch” se mantém em um único valor de equilíbrio. Assim, percebemos que a função migratória se torna constante. Já nos outros casos, a função faz com que as populações oscilem após um certo tempo t . Este efeito na Figura 3.18, que mostra os gráficos da função migratória $\mu_1(N_t^1)$ em relação ao tempo t , pode ser observado com os mesmos valores de p da Figura 3.17.

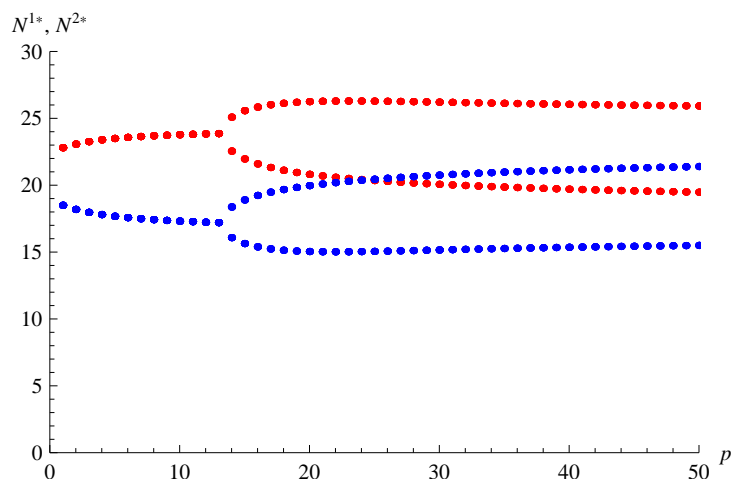
Figura 3.18: Gráfico para a função migratória $\mu_1(N_t^1)$ em relação ao tempo t , considerando $\bar{\mu} = 0,2$, $C_1 = C_2 = 0,01$, $\alpha_1 = \alpha_2 = 0,92$, $\beta_1 = 0,4$, $\beta_2 = 0,28$ e o parâmetro p sendo variado em $p = 10$, $p = 15$, $p = 25$ e $p = 50$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

A Figura 3.18(a) mostra que de fato, para $p = 10$, a função migratória se mantém constante após um certo tempo t , o que não acontece para os outros valores de p considerados. Para analisar o comportamento das soluções de equilíbrio em relação a p vamos construir um Diagrama de Bifurcação em relação a p (Figura 3.19).

Figura 3.19: Diagrama de Bifurcação das populações dos “patches” 1 e 2 em relação a p , com $\bar{\mu} = 0,2$, onde a cor vermelha representa o “patch” 1 com os parâmetros $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,4$ e $C_1 = 0,01$; já a cor azul representa o “patch” 2 com os parâmetros $\alpha_2 = 0,92, \beta_2 = 0,28$ e $C_2 = 0,01$.

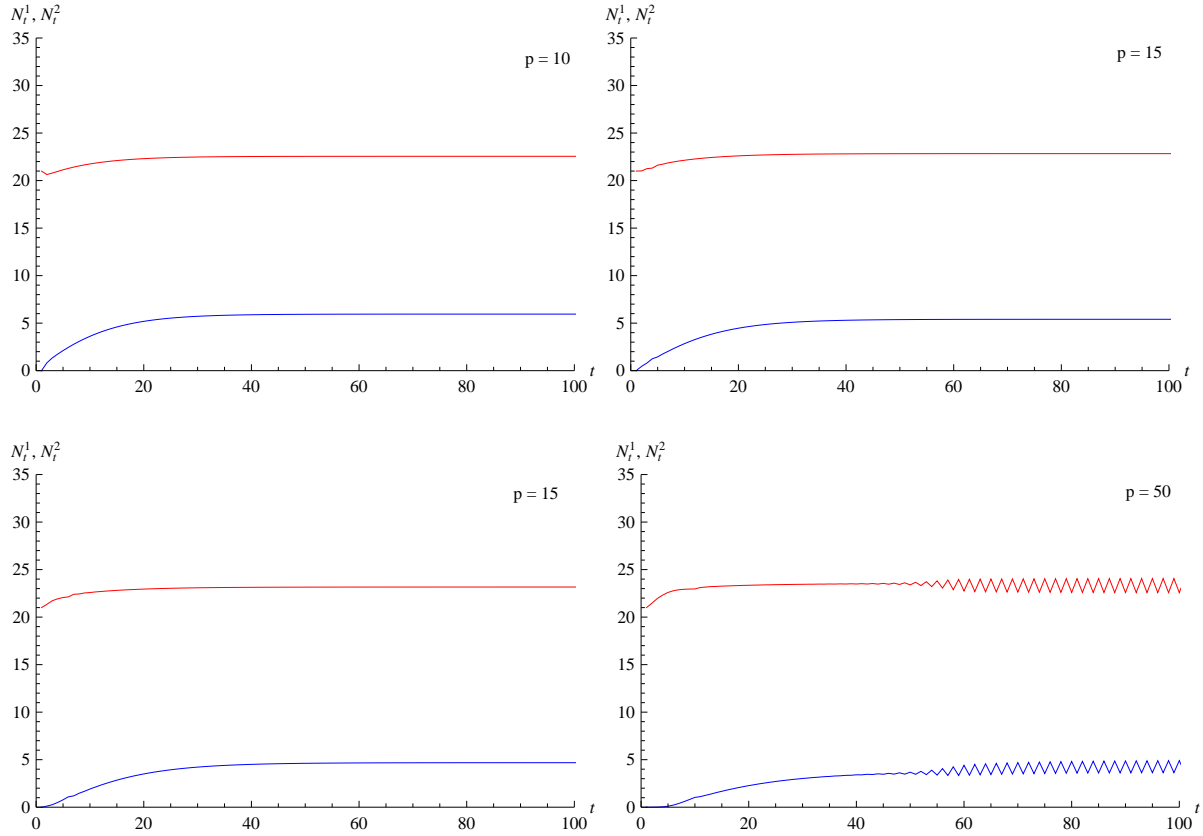


Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Notamos que para $p > 14$, as populações começam a oscilar entre dois valores. Neste caso, a movimentação entre os “patches” ocorre de maneira oscilatória, dependendo da densidade nas populações em cada fragmento.

A população do “patch” 1, o qual possui boas condições de sobrevivência, consegue colonizar o “patch” 2, mas devemos observar que as condições de sobrevivência do “patch” 2 são favoráveis. Vamos agora mudar as condições do “patch” 2 considerando $\alpha_2 = 0,78$ e $\beta_2 = 0,21$. Os demais parâmetros para esta nova simulação são os mesmos da simulação anterior. Os resultados das simulações estão ilustrados na Figura 3.20.

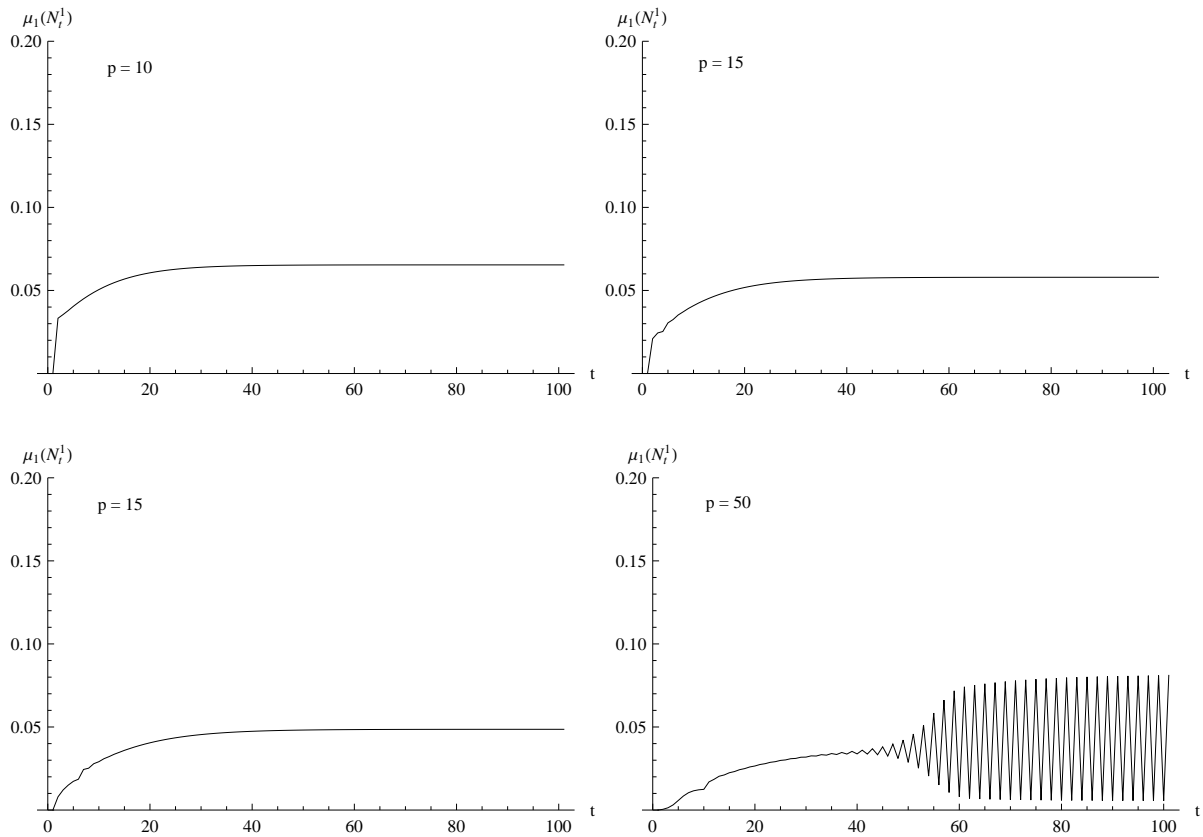
Figura 3.20: Gráfico para a densidade da população de bugios para $\bar{\mu} = 0,2$, onde a cor vermelha representa o “patch”1 com os parâmetros $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,4$ e $C_1 = 0,01$, já a cor azul representa o “patch”2 com os parâmetros $\alpha_2 = 0,78, \beta_2 = 0,21$ e $C_2 = 0,01$. O parâmetro p está sendo variado em $p = 10, p = 15, p = 25$ e $p = 50$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Neste caso as oscilações são observadas apenas para $p = 50$. Nos outros casos, a função migratória permanece constante, observamos este fato também na Figura 3.21, a qual nos mostra o comportamento de $\mu_1(N_t^1)$ em função do tempo t , para os quatro valores de p fixados.

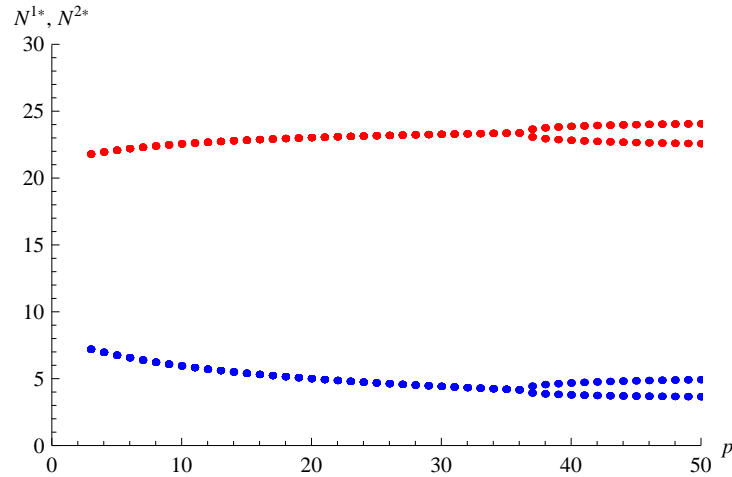
Figura 3.21: Gráfico para a função migratória $\mu_1(N_t^1)$ em relação ao tempo t , considerando $\bar{\mu} = 0,2$, $C_1 = C_2 = 0,01$, $\alpha_1 = 0,92$, $\alpha_2 = 0,78$, $\beta_1 = 0,4$, $\beta_2 = 0,21$ e o parâmetro p sendo variado em $p = 10$, $p = 15$, $p = 25$ e $p = 50$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Neste caso, para $p = 10$, $p = 15$ e $p = 25$ não ocorrem oscilações, que são observadas para $p = 50$. Diagramas de Bifurcação das populações de equilíbrio estão apresentadas na Figura 3.22.

Figura 3.22: Diagrama de Bifurcação em relação a p , com $\bar{\mu} = 0,2$, onde a cor vermelha representa o “patch”1 com os parâmetros $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,4$ e $C_1 = 0,01$, já a cor azul representa o “patch”2 com os parâmetros $\alpha_2 = 0,78, \beta_2 = 0,21$ e $C_2 = 0,01$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Observamos que as oscilações só começam aparecer para $p > 37$, pois os parâmetros do “patch”2 forçam a sua densidade ficar baixa ocorrendo assim pouca emigração para o “patch”1. Observamos também que, mesmo com densidades baixas, o “patch”1 consegue manter a sobrevivência da população do “patch”2.

Nestas três primeiras seções vimos modelos que consideram migrações entre os “patches”, mas não incluímos fatores externos influenciando na sobrevivência da espécie. Veremos, na próxima seção, o caso da ocorrência da febre amarela nas populações de bugios.

3.4 SIMULAÇÕES CONSIDERANDO MORTALIDADE DECORRENTE DA FEBRE AMARELA EM MODELOS METAPOPOPULACIONAIS

Nesta seção, vamos supor que as populações de bugios distribuídas em dois “patches” são acometidas por surtos de febre amarela a cada sete anos. Além disso, consideramos a taxa de migração dependente da densidade, como estudado na seção anterior.

O modelo proposto é

- Se $t = 7n$ para algum $n \in \mathbb{N}$

$$\left\{ \begin{array}{l} N_{t+1}^1 = k_2 \mu_2(N_t^2) \left(\frac{\alpha_2 N_t^2 + I_t^2}{1 + C_2(\alpha_2 N_t^2 + I_t^2)} \right) + k_1(1 - \mu_1(N_t^1)) \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + I_t^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + I_t^1)} \right), \\ N_{t+1}^2 = k_1 \mu_1(N_t^1) \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + I_t^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + I_t^1)} \right) + k_2(1 - \mu_2(N_t^2)) \left(\frac{\alpha_2 N_t^2 + I_t^2}{1 + C_2(\alpha_2 N_t^2 + I_t^2)} \right), \\ I_{t+1}^1 = k_1 \beta_1 N_t^1, \\ I_{t+1}^2 = k_2 \beta_2 N_t^2, \end{array} \right. \quad (3.22)$$

onde k_i , $i = 1, 2$ é a taxa de sobrevivência à febre amarela.

- Se $t \neq 7n$ para todo $n \in \mathbb{N}$

$$\left\{ \begin{array}{l} N_{t+1}^1 = \mu_2(N_t^2) \left(\frac{\alpha_2 N_t^2 + I_t^2}{1 + C_2(\alpha_2 N_t^2 + I_t^2)} \right) + (1 - \mu_1(N_t^1)) \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + I_t^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + I_t^1)} \right), \\ N_{t+1}^2 = \mu_1(N_t^1) \left(\frac{\alpha_1 N_t^1 + I_t^1}{1 + C_1(\alpha_1 N_t^1 + I_t^1)} \right) + (1 - \mu_2(N_t^2)) \left(\frac{\alpha_2 N_t^2 + I_t^2}{1 + C_2(\alpha_2 N_t^2 + I_t^2)} \right), \\ I_{t+1}^1 = \beta_1 N_t^1, \\ I_{t+1}^2 = \beta_2 N_t^2. \end{array} \right. \quad (3.23)$$

A função para $\mu_i(N_t^i)$ será dado por (3.19) e a expressão de A_i , $i = 1, 2$ por

$$A_i = r_i \left(\frac{\alpha_i + \beta_i - 1}{C_i(\alpha_i + \beta_i)} \right), \quad (3.24)$$

onde $r_i \in [0, 1]$, $i = 1, 2$ é uma constante que mudará a capacidade de suporte de acordo com o local e a força da epidemia da doença, ou seja, ela depende do número de sobreviventes da população em relação ao surto da doença. Usamos esse parâmetro pois com a morte decorrente à febre amarela, a capacidade de suporte local nunca será atingida, embora alguns indivíduos sobreviventes de bandos extintos possam migrar para outros fragmentos, assim é necessário utilizar a constante r_i para baixar o valor de A_i .

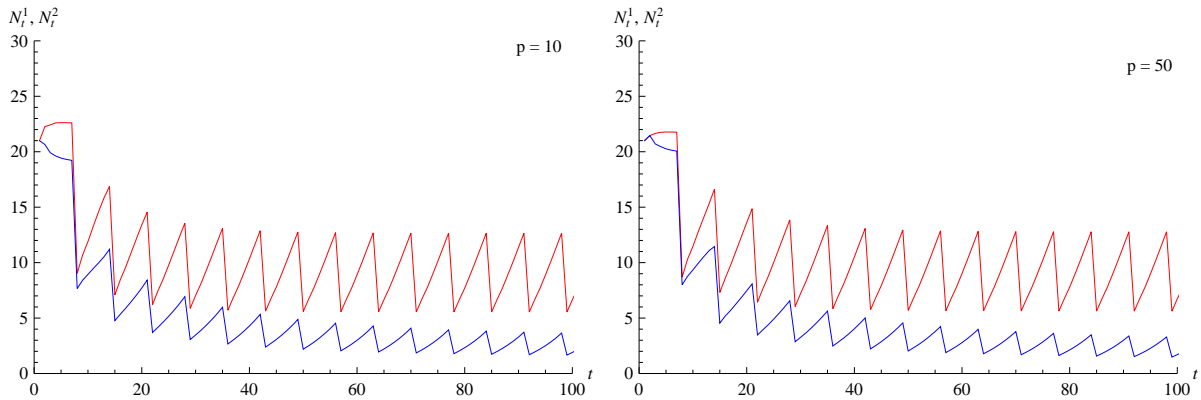
Para as simulações fixamos $\bar{\mu} = 0, 2$, $C_1 = C_2 = 0, 01$, já α_1 , β_1 para o “patch” 1, α_2 e β_2 para o “patch” 2, usamos os casos 1 e 2 da Tabela 2.1, respectivamente. Para p vamos utilizar $p = 10$ e $p = 50$, omitiremos as simulações para $p = 15$ e $p = 25$, pois nesse caso são semelhantes os caso para $p = 10$ ou $p = 50$. Vamos analisar também para três valores de k_i : primeiramente $k_1 = k_2 = 0, 4$; também para $k_1 = 0, 75$, $k_2 = 0, 4$ e por fim

para $k_1 = 1, k_2 = 0, 4$. Vejamos cada caso separadamente:

(I) $k_1 = k_2 = 0, 4$.

Estamos considerando aqui uma mortalidade de 60% em cada um dos “patches”. Neste caso ocorre uma epidemia nos dois fragmentos, porém as condições de sobrevivência do “patch”1 são melhores do que as do “patch”2. Fixamos $r_1 = 0,75$ e $r_2 = 0,7$ e ilustramos os resultados das simulações na Figura 3.23.

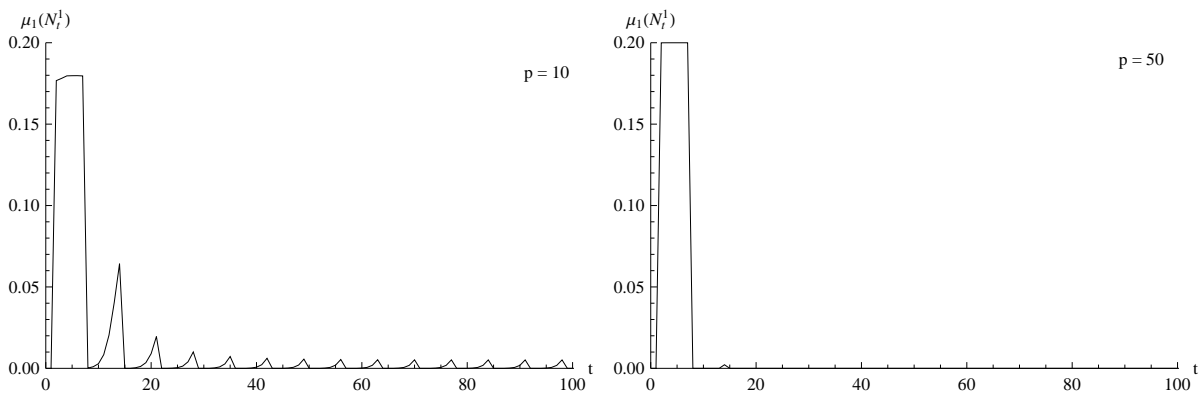
Figura 3.23: Gráfico para a densidade da população de bugios com mortalidade de 60% da população em cada “patch” a cada 7 anos, considerando $\bar{\mu} = 0,2$, onde a cor vermelha representa o “patch”1 com os parâmetros $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,4$ e $C_1 = 0,01$, já a cor azul representa o “patch”2 com os parâmetros $\alpha_2 = 0,92, \beta_2 = 0,28$ e $C_2 = 0,01$. O parâmetro p está sendo variado em $p = 10$ e $p = 50$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Note que tanto para $p = 10$ quanto para $p = 50$, a dinâmica populacional dos “patches”1 e 2 são semelhantes às dinâmicas locais da Figura 2.7. Ou seja, observamos, neste caso, que a migração é extremamente baixa, assim cada “patch” depende apenas das condições locais. A Figura 3.24 mostra os valores da função migratória em relação ao tempo t .

Figura 3.24: Gráfico para a função migratória $\mu_1(N_t^1)$ em relação ao tempo t , considerando $k_1 = k_2 = 0,4, \bar{\mu} = 0,2, \alpha_1 = \alpha_2 = 0,92, \beta_1 = 0,4, \beta_2 = 0,28, C_1 = C_2 = 0,01$ e o parâmetro p sendo variado em $p = 10$ e $p = 50$.

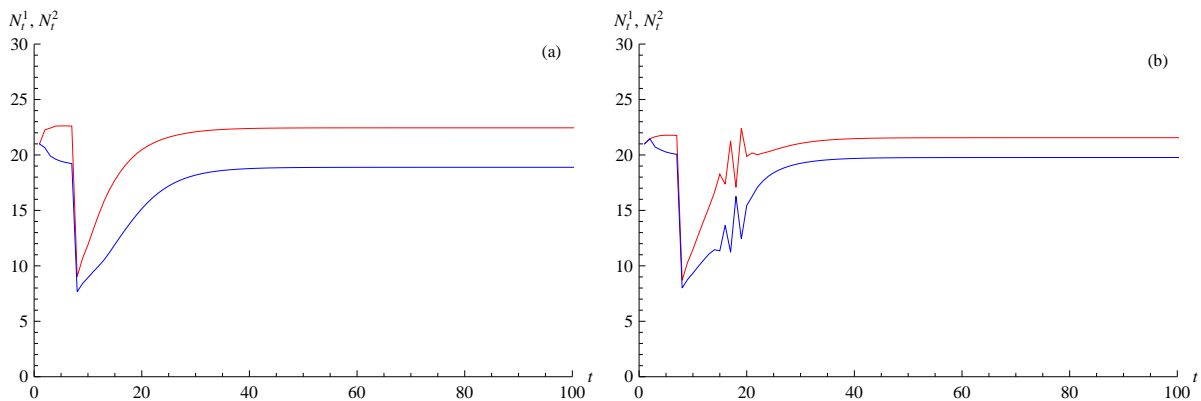


Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Veja na Figura 3.24 que, de fato, após os primeiros surtos de febre amarela, a função migratória é muito próxima de zero. Ou seja, se a doença matar drasticamente a população de bugios o sistema se comportará de acordo com a dinâmica local.

Ainda neste caso, apresentamos um gráfico de simulações do modelo considerando apenas um surto de febre amarela no ano $t = 7$. Nosso objetivo é verificar quanto tempo as populações levam para atingir novamente sua capacidade de suporte. Vejamos esse gráfico na Figura 3.25.

Figura 3.25: Gráfico para a densidade da população de bugios com mortalidade de 60% da população em cada “patch” no ano $t = 7$, considerando $\bar{\mu} = 0,2$, onde a cor vermelha representa o “patch”1 com os parâmetros $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,4$ e $C_1 = 0,01$, já a cor azul representa o “patch”2 com os parâmetros $\alpha_2 = 0,92, \beta_2 = 0,28$ e $C_2 = 0,01$. O parâmetro p está sendo variado em $p = 10$ e $p = 50$.



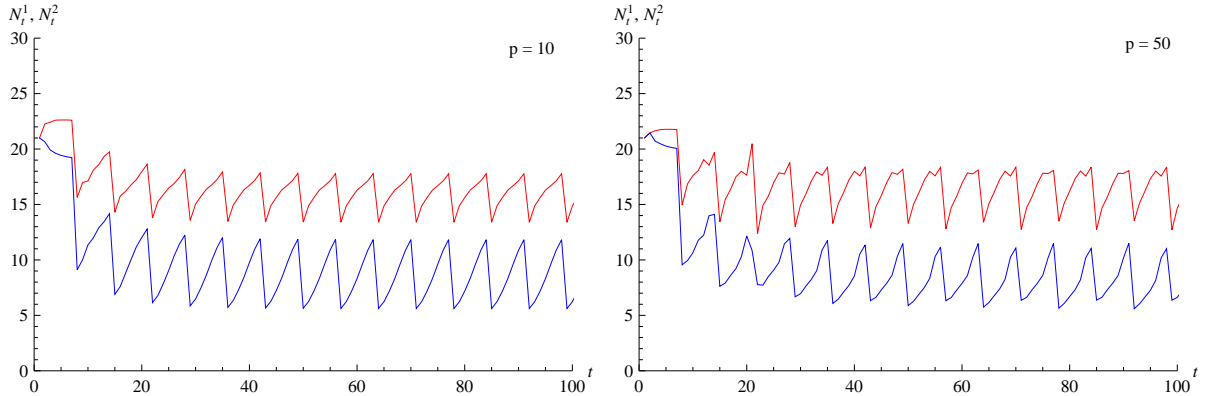
Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Observamos que, tanto em (a) como em (b), as populações levam aproximadamente 30 anos para voltar à sua capacidade de suporte. Ou seja, no caso de ocorrência de apenas um surto de febre amarela, a população atingirá seu valor de equilíbrio após 30 anos.

$$(II) \quad k_1 = 0,75, \quad k_2 = 0,4$$

Neste caso estamos considerando que com surtos periódicos a cada 7 anos, 75% da população do “patch”1 sobrevive enquanto a sobrevivência do “patch”2 é de 40%. mantemos fixados $r_1 = 0,75$ e $r_2 = 0,7$ e apresentamos os resultados das simulações nos gráficos da Figura 3.26.

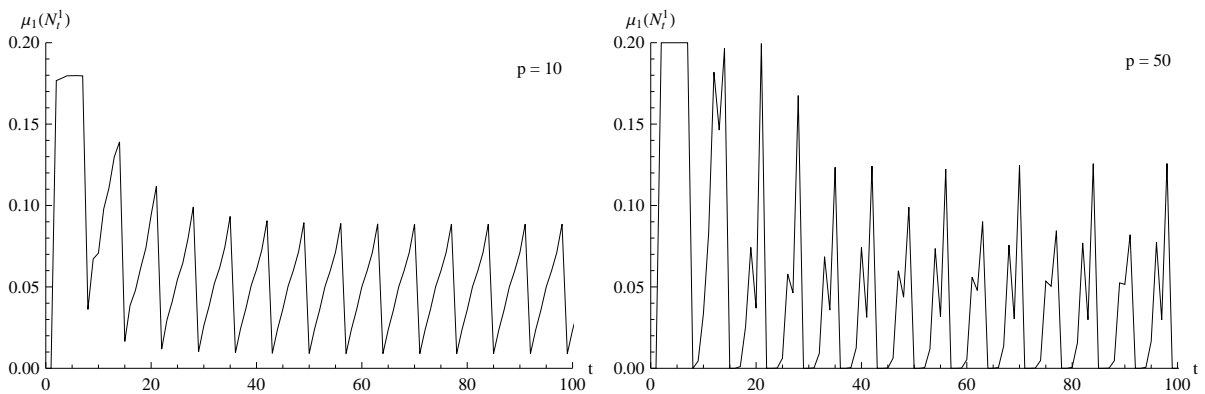
Figura 3.26: Gráfico para a densidade da população de bugios com mortalidade de 25% no “patch”1 e de 60% no “patch”2, considerando $\bar{\mu} = 0,2$, onde a cor vermelha representa o “patch”1 com os parâmetros $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,4$ e $C_1 = 0,01$, já a cor azul representa o “patch”2 com os parâmetros $\alpha_2 = 0,92, \beta_2 = 0,28$ e $C_2 = 0,01$. O parâmetro p está sendo variado em $p = 10$ e $p = 50$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Como a mortalidade do “patch”1 não é tão alta, a densidade populacional tende a se manter mais alta do que o caso (I). Além disso, a densidade do “patch”2 também aumenta, em decorrência da migração entre os “patches”. A Figura 3.27 mostra que, neste caso, ocorre emigração do “patch”1 para o “patch”2, tanto para $p = 10$ quanto para $p = 50$.

Figura 3.27: Gráfico para a função migratória $\mu_1(N_t^1)$ em relação ao tempo t , considerando $k_1 = 0,75, k_2 = 0,4, \bar{\mu} = 0,2, \alpha_1 = \alpha_2 = 0,92, \beta_1 = 0,4, \beta_2 = 0,28, C_1 = C_2 = 0,01$ e o parâmetro p sendo variado em $p = 10$ e $p = 50$.

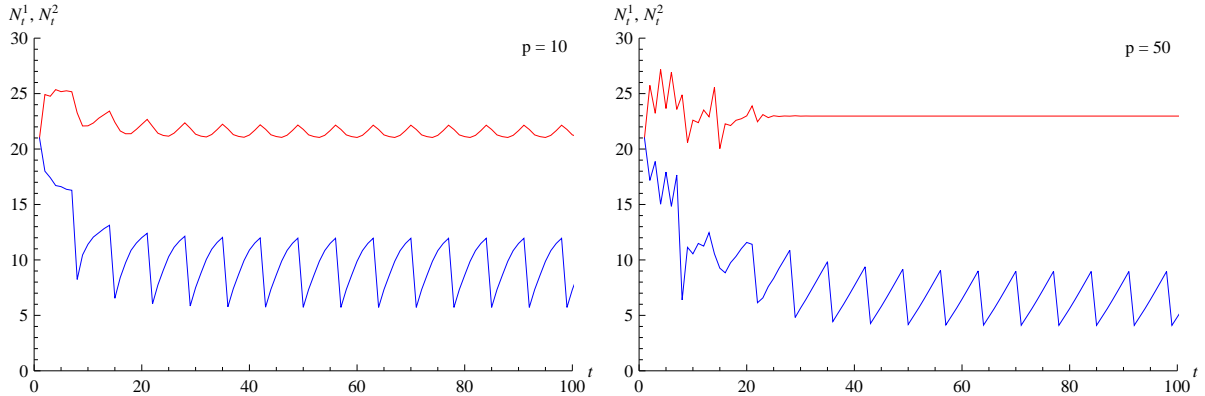


Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

(II) $k_1 = 1, k_2 = 0,4$

Neste caso estamos considerando a hipótese de não ocorrer mortes por febre amarela no “patch”1. Por algum motivo o vetor transmissor da doença não está presente ou não foi infectado neste fragmento. Entretanto, o surto acontece no “patch”2 provocando a morte de 60% dos indivíduos. Fixamos $r_1 = 1$ e $r_2 = 0,7$. A Figura 3.28 mostra a densidade populacional em cada “patch” para valores diferentes de p .

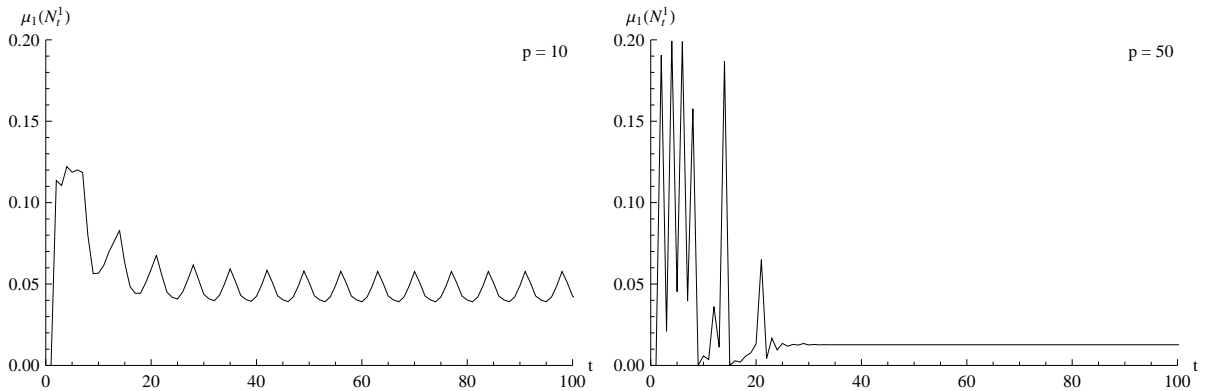
Figura 3.28: Gráfico para a densidade da população de bugios sem mortalidade da febre amarela no “patch”1 e com mortalidade de 60% da população no “patch”2, considerando $\bar{\mu} = 0,2$, onde a cor vermelha representa o “patch”1 com os parâmetros $\alpha_1 = 0,92, \beta_1 = 0,4$ e $C_1 = 0,01$, já a cor azul representa o “patch”2 com os parâmetros $\alpha_2 = 0,92, \beta_2 = 0,28$ e $C_2 = 0,01$. O parâmetro p está sendo variado em $p = 10$ e $p = 50$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Observamos que para $p = 10$, a população do “patch”1 oscila em virtude da migração, pois, à medida que a febre amarela atinge o “patch”2, a população do “patch”1 decresce, pois neste caso a função migratória decresce. Para $p = 50$, ambas populações apresentam oscilações bruscas até as primeiras 25 gerações. Em seguida, a população do “patch”1 se mantém constante, como ilustra a Figura 3.29.

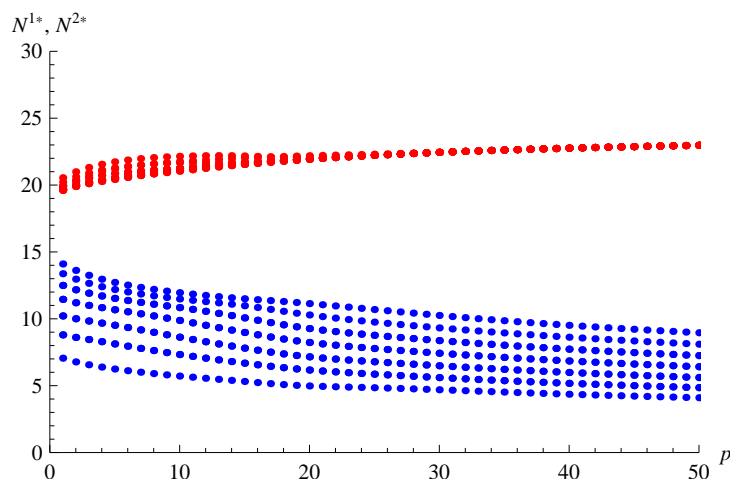
Figura 3.29: Gráfico para a função migratória $\mu_1(N_t^1)$ em relação ao tempo t , considerando $k_1 = 1, k_2 = 0,4, \bar{\mu} = 0,2, \alpha_1 = \alpha_2 = 0,92, \beta_1 = 0,4, \beta_2 = 0,28, C_1 = C_2 = 0,01$ e o parâmetro p sendo variado em $p = 10$ e $p = 50$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Diferente dos casos (I) e (II), a função migratória agora muda de comportamento para diferentes valores de p . Para analisar os efeitos de p sobre o equilíbrio, construímos um Diagrama de Bifurcação em relação a p , como nos mostra a Figura 3.30.

Figura 3.30: Diagrama de Bifurcação em relação a p , com $\bar{\mu} = 0,2$, onde a cor vermelha representa o “patch” 1 com os parâmetros $k_1 = 1$, $\alpha_1 = 0,92$, $\beta_1 = 0,4$ e $C_1 = 0,01$, já a cor azul representa o “patch” 2 com os parâmetros $k_2 = 0,4$, $\alpha_2 = 0,92$, $\beta_2 = 0,28$ e $C_2 = 0,01$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Observamos que para $p \geq 25$ a população do “patch” 1 se estabiliza em apenas um valor, ou seja, nesse caso as oscilações só ocorrem para $p < 25$.

3.5 CONCLUSÕES

Neste capítulo analisamos quatro situações considerando, além da dinâmica local, diferentes formas de migração entre “patches” próximos.

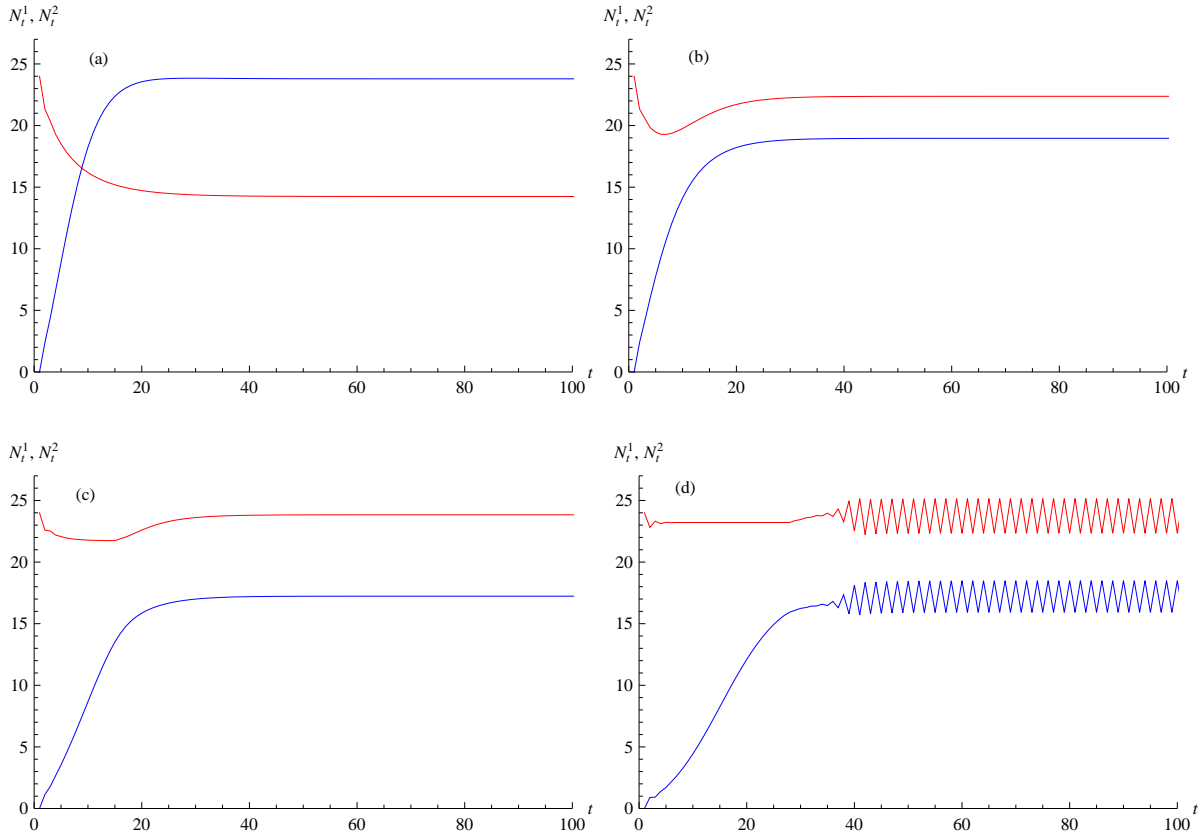
No primeiro caso, apresentado na Seção 3.1, a migração ocorre de um “patch”, com população inicial igual a sua capacidade de suporte, para um “patch” desabitado. Verificamos que a colonização sempre ocorre quando as condições locais do “patch” inicialmente vazio são favoráveis, isto é, quando a dinâmica local é estável.

Na Seção 3.2, consideramos a migração constante entre dois “patches”: uma fração μ_1 dos indivíduos do “patch” 1 migra para o “patch” 2 e uma fração μ_2 dos indivíduos em 2 migra para 1, a cada etapa de tempo. Neste caso, observamos que a persistência da espécie nos dois “patches” é possível quando a dinâmica local é estável em pelo menos um deles (Figura 3.13 e 3.15).

No terceiro caso (Seção 3.3) analisamos um modelo com migração dependente da densidade populacional local. A recolonização de um “patch” inicialmente vazio também é possível quando a dinâmica local dos dois “patches” é estável. A diferença é que, neste caso, a migração dependente da densidade pode provocar oscilações nas populações de cada “patch”. O tempo para alcançar uma solução estável (constante ou periódica) de persistência é de aproximadamente 30 anos.

Para realizar uma comparação entre os casos apresentados nas três primeiras seções, fixamos os mesmos parâmetros para todos os casos. Consideramos para as equações (3.2), (3.17) e (3.18) os parâmetros $N_0^1 = 24$, $I_0^1 = 9$, $N_0^2 = 0$, $I_0^2 = 0$, $C_1 = C_2 = 0,01$, $\alpha_1 = \alpha_2 = 0,92$, $\beta_1 = 0,4$, $\beta_2 = 0,28$, $\mu_1 = \mu_2 = \bar{\mu} = 0,1$.

Figura 3.31: Gráfico para comparação dos modelos da seção 3.1, 3.2 e 3.3, onde (a) ilustra para a equação (3.2), (b) ilustra para (3.17), (c) ilustra para (3.18) com $p = 10$ e (d) ilustra para (3.18) com $p = 50$.



Fonte: do autor, gerado no *Wolfram Mathematica 10.0*.

Na Figura 3.31 ilustramos quatro situações: (a) migração constante somente do patch “patch”1 para o “patch”2; (b) migração constante entre os dois “patches”; (c) migração dependente da densidade para $p = 10$. Em todos os casos, o “patch”1 coloniza o 2 e promove a persistência da espécie. Para este conjunto de parâmetros considerado, a migração dependente da densidade para p pequeno não altera o comportamento qualitativo do modelo com μ_1 e μ_2 constantes (compare as figuras 3.31(b) e 3.31(c)). Para p suficientemente grande ($p > 37$), ocorre também a recolonização do segundo “patch” porém as populações de ambos os sítios oscilam no tempo de maneira limitada (Figura 3.31 (d)). Observamos que em todas as situações uma solução de persistência nos dois “patches” é atingida em aproximadamente 30 anos.

Finalmente, na Seção 3.4, consideramos a morte decorrente da febre amarela. A migração entre os dois “patches” é denso-dependente. Observamos que mesmo com surtos

periódicos de febre amarela ainda é possível a persistência da espécie. Também, neste caso, após um surto único de febre amarela as populações levam em torno de 30 anos para retornar aos níveis populacionais anteriores.

Num modo geral, em média 30 anos é o tempo suficiente para um “patch” colonizar outro inicialmente vazio e também o mesmo tempo para que uma população atingida por um surto de febre amarela retorne para sua capacidade de suporte inicial.

Capítulo 4

SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS

Sendo este trabalho um modelo inicial para os estudos das populações do Bugio Ruivo do CISM, podemos ainda fazer algumas considerações que podem melhorar as equações, aproximando mais da dinâmica da espécie.

Algo que podemos considerar para a sequência deste trabalho são modelos meta-populacionais supondo mais de dois “patches”, para os casos das seções 3.2, 3.3 e 3.4, pois apenas o caso da seção 3.1 que exploramos o modelo geral para n “patches”. Este estudo visa verificar o comportamento das densidades populacionais com n fragmentos.

Outro fator importante que pode ser considerado é a função migratória depender também da densidade a qual migra e não apenas da densidade local, por exemplo, ao se mover em direção a um determinado fragmento pode ocorrer que o indivíduo não permanecer neste local, podendo retornar ao “patch” de origem ou se mover para um terceiro “patch” suficientemente próximo, neste caso a função migratória dependerá de mais variáveis, a variável da densidade local e também das densidades para qual o indivíduo está se direcionando.

Para o estudo considerando a febre amarela, incluímos a taxa de sobrevivência k explicitamente, ou seja, como uma constante multiplicando a população em tal época do surto, podemos pensar numa forma de incluir esta taxa de forma implícita na equação (2.4), assim poderíamos variá-la considerando fatores presentes no vetor do vírus, o modelo teria mais variáveis e seria mais complexo, porém poderíamos chegar em resultados ainda mais exato.

Referências Bibliográficas

- [1] ALLEN, L. J. **An Introduction to Mathematical Biology**. Pearson Prentice Hall, Upper Saddle River-NJ, 2007.
- [2] BICCA-MARQUES J. C.; FREITAS, D. S. de. **The role of monkeys, mosquitoes, and humans in the occurrence of a yellow fever outbreak in a fragmented landscape in south Brazil**: protecting howler monkeys is a matter of public health. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Tropical Conservation Science, Porto Alegre, 2010.
- [3] FORTES, V. B. **Ecologia e comportamento do Bugio Ruivo (*Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940) em fragmentos florestais na depressão central do Rio Grande do Sul, Brasil**. Tese de Doutorado, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2008.
- [4] GIORDANI, F. T. **A Instalibilidade causada pela migração dependente da densidade em metapopulações**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2003.
- [5] GONZÁLEZ-GUZMÁN, J. **Ecología matemática, modelos de tiempo discreto de poblaciones sin estructura**, Tomo 1, Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, 1999.
- [6] _____ . **Ecología matemática, modelos de tiempo discreto con estructura etárea, genética y espacial**. Tomo II, Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, 2001.
- [7] GREGORIN, R. **Taxinomia e variação geográfica das espécies do gênero *Alouatta Lacépède* (Primates, Atelidae) no Brasil**. Universidade Federal de Lavras, Revista Brasileira de Zoologia, Lavras, v.23, n.1, p.64-144, mar. 2006.
- [8] GROVES, C.P. **Order Primates**. apud WILSON, D.E.; REEDER, D.M. (eds.). **Mammal Species of the World**. A Taxonomic and Geographic reference (3rd ed). Baltimore: Johns Hopkins University Press, p. 148–152, 2005. Disponível em: <<http://www.departments.bucknell.edu/biology/resources/msw3/>>. Acesso em 30 out. 2015.

- [9] HANSKI, I.; GILPIN, M. **Metapopulation Dynamics**: brief history and conceptual domain. University of Helsinki, Biological Journal of the Linnean Society, Helsinki, v.42, p.3-16, 1991.
- [10] HERVÉ, J. et al. **Ecologia da Febre Amarela silvestre no Brasil**. Revista da Fundação SESP, Ministério da Saúde. Fundação Serviços de Saúde Pública, Rio de Janeiro, v.31, n.2, p.131-134, 1986.
- [11] JENNINGS, S.; DULVY, N. K. **Beverton and Holt's insights into life history theory**: influence, application and future use. Centre for environment, fisheries and aquaculture Science, Pakefield Road, Advances In Fisheries Science: 50 Years on From Beverton And Holt, Lowestoft, p.434-451, 2008.
- [12] LEVINS, R., **Some Demographic and Genetic consequences of environmental heterogeneity for Biological control**. Bulletin of the Entomological Society of America, v.15, p.237-240, 1969.
- [13] MARQUES, A. A. B. de. et. al. **Lista das espécies da fauna ameaçadas de extinção no Rio Grande do Sul. Decreto nº 41.672, de 11 de junho de 2002**. Porto Alegre: FZB/MCTPUCRS/ PANGEA, 2002. 52p. (Publicações Avulsas FZB, 11)
- [14] MURRAY, J.D. **Mathematical Biology**: I. An Introduction, Third Edition. University of Oxford and University of Washington, Washington, 2002.
- [15] RAMBALDI, D. M.; OLIVEIRA, D. A. S. de. **Fragmentação de ecossistemas**: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas. Brasília/DF: Ministério do Meio Ambiente/SBF, 2003. 510 p.
- [16] SILVESTRE, T. **Ciclo ovariano e comunicação sexual em Bugios Ruivos (*Alouatta clamitans* Cabrera 1940) (Primates, Atelidae)**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2012.
- [17] STROSCHEIN, S. D. **Sincronização em um modelo metapopulacional com a migração dependente do tempo**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2009.
- [18] VASCONCELOS, P. F. C. da. **Febre Amarela**. Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical, Belém, v.36, n.2, p.275-293, mar-abr, 2003.
- [19] VEIGA, J. B. da. **Tamanho e densidade das populações de *Alouatta guariba clamitans* cabrera, 1940 (Primates, Atelidae) no Campo de Instrução de Santa Maria e Áreas Vizinhas**. Dissertação de Mestrado Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2013.