

Um estudo teórico de dinâmica entre fragmentos de habitat

Luciana M. E. Assis¹, Raul A. Assis²

Fac. Ciências Exatas e Tecnológicas – UNEMAT, 78.550-000, Sinop/MT.

Odair J. T. Fonseca³

Dept^o Interdisc.Tecnol. e Ciências – UNIR, 76.872-848, Ariquemes/RO.

Resumo. Muitas vezes, espécies ameaçadas de extinção estão localizadas em locais onde seu habitat foi fragmentado, apresentando áreas favoráveis à manutenção da espécie e áreas desfavoráveis (ou impactadas). Apresentamos três modelos de dinâmica populacional entre fragmentos de habitats, utilizando sistemas de equações diferenciais ordinárias para descrever as dinâmicas. São apresentadas as análises de equilíbrio, de estabilidade, simulações numéricas, bifurcações e algumas considerações a respeito do comportamento dos modelos.

Palavras-chave: Modelagem matemática; Ecologia; Equações diferenciais, escalas; preservação

1 Introdução

A Ecologia é uma área da biologia que procura compreender as relações existentes entre seres vivos em um determinado ambiente e, também, garantir a manutenção do equilíbrio ecológico. Para proteger espécies da extinção, é fundamental entender a dinâmica de interação entre diferentes populações, geralmente relacionadas através de cadeias alimentares (Clark, 1990; Hixon, 1991).

Nesse contexto, nossa investigação possui um particular interesse para a preservação de espécies em que ocorre o fenômeno de fragmentação, onde uma

¹luciana.assis@unemat.br

²raul.assis@unemat.br

³odairfonseca@unir.br

área geográfica sofre um processo de perda de habitat original, que é então separado em fragmentos do habitat original, separados por um novo tipo de paisagem ecológica, normalmente uma plantação ou vias de acesso e transporte. Existem diversos índices que caracterizam a fragmentação de uma certa área geográfica, como número de fragmentos, proporção de área de habitat original, distância mínima, média ou máxima entre fragmentos, além de índices que buscam descrever a geometria dos fragmentos. Uma breve revisão de alguns índices de fragmentação pode ser consultada em (Rutledge, 2003).

A migração é um fenômeno biológico maravilhosamente diversificado que fascina cientistas e leigos há séculos (Dingle, 1996). Segundo Cavalli-Sforza e Cavalli-Sforza (2002), a migração é um agente evolucionário que pode assumir diversos aspectos e funções. Além disso, com o avanço dos métodos quantitativos em Ecologia, a descrição de variáveis numéricas da estrutura de um ecossistema é essencial para a análise, inferência e gestão de espécies que ocorrem na natureza. Em particular, com o advento da era da informação, um novo impulso foi fornecido a esta iniciativa de quantificação no campo de Ecologia (Kelly et al., 2011). Variáveis numéricas (que também podem ser denominadas métricas) associadas a ecossistemas e áreas geográficas podem ser utilizadas para diferentes escopos. Alguns exemplos são: avaliação de impacto por mudança de tipo de uso em áreas (Iverson, 1988), planejamento e gerenciamento.

Entretanto, tais variáveis podem ser muito sensíveis às escalas envolvidas nos estudos. Por exemplo, ao realizar um trabalho de campo, certas métricas podem depender da área abrangida no estudo (Simova e Gdulava, 2012).

É neste contexto que pretendemos utilizar modelos matemáticos como uma ferramenta auxiliar na compreensão das relações dos índices com a preservação das espécies. O desenvolvimento do modelo dar-se-á no contexto teórico de Matemática Biológica através de equações diferenciais para as dinâmicas populacionais (Murray, 1989; Edelstein-Keshet, 1998).

As simulações utilizarão técnicas clássicas de Análise Numérica (Burden e Faires, 2010) com implementação computacional por meio de softwares matemáticos (MATLAB e MATHEMATICA). Diferentes cenários, correspondendo a processos de fragmentação serão simulados utilizando o modelo. Com os resultados das simulações busca-se investigar os efeitos da fragmentação ou de características de certas áreas geográficas sobre a probabilidade de manutenção das espécies.

O artigo está organizado como segue: algumas premissas foram con-

sideradas na Seção 2 para estabelecer a formulação do modelo matemático geral que está apresentado na Seção 2.1 fazendo uma breve argumentação para os modelos bidimensional e tridimensionais analisados. A elaboração do modelo bidimensional, bem como sua adimensionalização, limitação superior e existência dos pontos de equilíbrio e suas respectivas estabilidades são examinadas na Seção 3, incluindo ainda, um resultado teórico para bifurcação transcítica existente entre os equilíbrios contendo uma ilustração numérica como exemplo, e para finalizar, uma discussão sobre os resultados numéricos obtidos para o modelo bidimensional. Nas Seções 4 e 5 realizamos as análises dos modelos tridimensionais, considerando duas fontes e um sorvedouro e uma fonte e dois sorvedouros, respectivamente. Para ambos os modelos, realizamos a adimensionalização, limitação superior, existência dos pontos de equilíbrio e suas respectivas estabilidades, incluindo exemplos numéricos para os resultados obtidos. Finalmente, na Seção 6 fazemos uma breve discussão acerca dos resultados teóricos obtidos.

2 Premissas básicas e formulação dos modelos

Nesta pesquisa, estamos interessados em desenvolver modelos de dinâmica temporal para investigar as relações entre fragmentos de habitat para as espécies. Dessa forma, consideraremos que o local de estudo em que se desenvolvem as relações ecológicas possa ser separado em m fragmentos. Para tanto, nossa proposta consiste em propor um sistema de Equações Diferenciais Ordinárias (EDOs) que possa representar as dinâmicas entre as populações de espécies que ocupam os fragmentos. Assim, definimos como $P_i(\tau)$, $i = 1, \dots, m$ a população em cada um dos fragmentos, no instante τ . Descreveremos cada dinâmica local com uma equação logística ou malthusiana decrescente, dependendo se cada fragmento tem a solução nula como estável ou não. Dessa forma, teremos como hipótese $k < m$ que representa o número de fragmentos no qual a espécie poderia sobreviver mesmo que não estivesse conectada com outros fragmentos e $n = m - k$ que representa o número de fragmentos no qual a população iria para a extinção se dependesse de sobreviver somente nele.

2.1 O modelo geral

Sejam $P_i(\tau)$, $i = 1, \dots, k$ as dinâmicas populacionais existentes nos fragmentos nos quais a população não vai para a extinção e $P_i(\tau)$, $i = k +$

$1, \dots, m$ as dinâmicas nos fragmentos nos quais a população vai para a extinção. Considerando essas hipóteses biológicas, propomos o seguinte modelo:

$$\begin{cases} \frac{dP_i}{d\tau} = r_i P_i (1 - P_i / K_i) + \sum_{j=1}^m M_{ji} P_j - \sum_{j=1}^m M_{ij} P_i, & i = 1, \dots, k \\ \frac{dP_i}{d\tau} = -\mu_i P_i + \sum_{j=1}^m M_{ji} P_j - \sum_{j=1}^m M_{ij} P_i, & i = k + 1, \dots, m \end{cases} \quad (2.1)$$

onde M_{ij} e M_{ji} são, respectivamente, as matrizes de coeficientes de migração dos fragmentos i para j e j para i . Além disso, consideraremos para o modelo proposto que $M_{ij} = 0$ e $M_{ji} = 0$ quando $i = j$.

A partir do modelo geral (2.1) investigaremos a dinâmica populacional de indivíduos que ocupam áreas de preservação ambiental considerando os casos bidimensional e tridimensional.

No modelo bidimensional, nossa hipótese biológica consiste em um fragmento representado pela população P_1 , que possui matematicamente um crescimento logístico, ou seja, a área de preservação possui recursos naturais para a manutenção e sobrevivência dos indivíduos da população, e ainda, por um fragmento que representa a população P_2 possuindo matematicamente um decaimento exponencial, isto é, nesta área de preservação não há recursos naturais suficientes para manutenção e sobrevivência dos indivíduos, sendo aqui chamado de sorvedouro. Tal hipótese biológica está ilustrada na Figura 1.

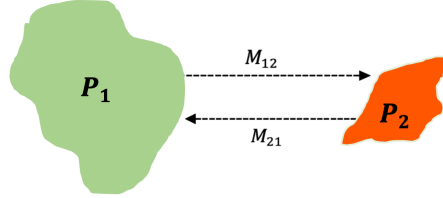


Figura 1: Fragmentos que representam as áreas de preservação ambiental ocupadas pelas populações P_1 e P_2 considerando-se que o fragmento ocupado pelos indivíduos da população P_1 possui crescimento logístico e o fragmento ocupado pela população P_2 possui decaimento populacional. Notações: P_1 , P_2 : populações presentes nos fragmentos; M_{12} e M_{21} : migração de indivíduos de $P_1 \rightarrow P_2$ e de $P_2 \rightarrow P_1$, respectivamente.

As hipóteses biológicas descritas na Figura 1 são representadas matematicamente pelo conjunto de equações diferenciais ordinárias (EDOs) em que

assumimos $m = 2$, $k = 1$ e $M_{11} = M_{22} = 0$ no modelo (2.1). Logo, obtemos o seguinte sistema:

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{d\tau} &= r_1 P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1}\right) - M_{12} P_1 + M_{21} P_2 \\ \frac{dP_2}{d\tau} &= -\mu_2 P_2 - M_{21} P_2 + M_{12} P_1\end{aligned}\quad (2.2)$$

Para o caso tridimensional, investigaremos dois modelos matemáticos considerando-se 3 fragmentos de áreas de preservação ambiental. No primeiro modelo tridimensional, os indivíduos que ocupam os fragmentos representados pelas populações P_1 e P_2 possuem matematicamente um crescimento logístico, ou seja, as áreas de preservação possuem recursos naturais para a manutenção e sobrevivência dos indivíduos das populações, e além disso, o fragmento que representa a população P_3 possui matematicamente um decaimento exponencial considerando a hipótese de que nesta área de preservação não há recursos naturais suficientes para manutenção e sobrevivência dos indivíduos (sorvedouro).

De forma análoga ao que foi feito no sistema bidimensional, tomando $m = 3$, $k = 2$ e $M_{11} = M_{22} = M_{33} = 0$ no modelo (2.1), obtemos o seguinte modelo:

$$\begin{aligned}\frac{dP_1}{d\tau} &= r_1 P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1}\right) - M_{12} P_1 - M_{13} P_1 + M_{21} P_2 + M_{31} P_3 \\ \frac{dP_2}{d\tau} &= r_2 P_2 \left(1 - \frac{P_2}{K_2}\right) - M_{21} P_2 - M_{23} P_2 + M_{12} P_1 + M_{32} P_3 \\ \frac{dP_3}{d\tau} &= -\mu_3 P_3 - M_{31} P_3 - M_{32} P_3 + M_{13} P_1 + M_{23} P_2\end{aligned}\quad (2.3)$$

No segundo modelo tridimensional, apenas um dentre os três fragmentos que representam áreas de preservação ambiental possui crescimento logístico, enquanto que os outros dois, possuem decaimento exponencial, ou seja, o segundo modelo possui dois sorvedouros.

Dessa forma, tomando $m = 3$, $k = 1$ e $M_{11} = M_{22} = M_{33} = 0$ no modelo (2.1) obtemos o modelo a seguir:

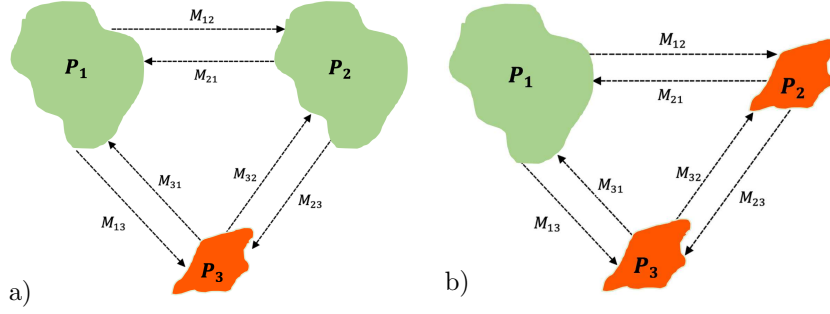


Figura 2: a) Fragmentos que representam as áreas de preservação ambiental ocupadas pelas populações P_1 , P_2 e P_3 considerando que os fragmentos de P_1 e P_2 possuem crescimento logístico e o fragmento de P_3 possui decaimento populacional. b) Análogo ao item (a), porém P_1 possui crescimento logístico e P_2 e P_3 possuem decaimento exponencial populacional. Notações: P_1 , P_2 , P_3 : populações presentes nos fragmentos; M_{12} , M_{21} , M_{13} , M_{31} , M_{23} , M_{32} : migrações de indivíduos de $P_1 \rightarrow P_2$, $P_2 \rightarrow P_1$, $P_1 \rightarrow P_3$, $P_3 \rightarrow P_1$, $P_2 \rightarrow P_3$, $P_3 \rightarrow P_2$, respectivamente.

$$\begin{aligned}
 \frac{dP_1}{d\tau} &= r_1 P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1} \right) - M_{12} P_1 - M_{13} P_1 + M_{21} P_2 + M_{31} P_3 \\
 \frac{dP_2}{d\tau} &= -\mu_2 P_2 - M_{21} P_2 - M_{23} P_2 + M_{12} P_1 + M_{32} P_3 \\
 \frac{dP_3}{d\tau} &= -\mu_3 P_3 - M_{31} P_3 - M_{32} P_3 + M_{13} P_1 + M_{23} P_2
 \end{aligned} \tag{2.4}$$

As hipóteses biológicas para os dois casos tridimensionais estão ilustradas na Figura 2 (a) e (b).

Em todos os modelos apresentados neste trabalho, assumiremos que todos os parâmetros são não-negativos. Além disso, a Tabela 1, apresenta os significados biológicos dos termos e parâmetros dos modelos (2.2), (2.3) e (2.4).

3 Análise do modelo bidimensional

3.1 Limitante superior

Com a finalidade de obtermos um modelo bem posicionado, as trajetórias do sistema devem estar contidas em um conjunto compacto.

Tabela 1: Parâmetros e/ou termos do modelo (2.3) e seus significados biológicos

Parâmetro	Significado biológico
r_1	taxa de reprodução per capita dos indivíduos da população P_1 presente nos modelos (2.2), (2.3) e (2.4)
$r_1 \frac{P_1}{K_1}$	mortalidade per capita dos indivíduos de P_1 devido a saturação do meio presente nos modelos (2.2), (2.3) e (2.4)
K_1	capacidade de suporte da população P_1 presente nos modelos (2.2), (2.3) e (2.4)
r_2	taxa de reprodução dos indivíduos da população P_2 presente nos modelo (2.3)
$r_2 \frac{P_2}{K_2}$	mortalidade per capita dos indivíduos de P_2 devido a saturação do meio presente no modelo (2.3)
K_2	capacidade de suporte da população P_2 presente no modelo (2.3)
μ_2	taxa de mortalidade per capita de indivíduos da população P_2 presente nos modelos (2.2) e (2.4)
μ_3	taxa de mortalidade per capita de indivíduos da população P_3 presente nos modelos (2.3) e (2.4)
$\mu_2 P_2$	taxa de mortalidade de indivíduos da população P_2 presente nos modelos (2.2) e (2.4)
$\mu_3 P_3$	taxa de mortalidade de indivíduos da população P_3 presente nos modelos (2.3) e (2.4)
M_{12}	migração de indivíduos de P_1 para P_2 presente nos modelos (2.2), (2.3) e (2.4)
M_{21}	migração de indivíduos de P_2 para P_1 presente nos modelos (2.2), (2.3) e (2.4)
M_{13}	migração de indivíduos de P_1 para P_3 presente nos modelos (2.3) e (2.4)
M_{31}	migração de indivíduos de P_3 para P_1 presente nos modelos (2.3) e (2.4)
M_{23}	migração de indivíduos de P_2 para P_3 presente nos modelos (2.3) e (2.4)
M_{32}	migração de indivíduos de P_3 para P_2 presente nos modelos (2.3) e (2.4)

Inicialmente, observe que as populações $P_1(\tau)$ e $P_2(\tau)$, não podem tornar-se negativas, visto que, por razões biológicas óbvias, assumimos valores iniciais positivos. Dessa forma, o sistema (2.2) é homogêneo, de modo que as são trajetórias de solução, pelo Teorema da Existência e Unicidade de problema de valor inicial (Boyce e DiPrima, 1978), não podem ser cruzadas por outras trajetórias.

De fato, $\dot{P}_1 = 0$ se $P_1(0) = 0$ e $\dot{P}_2 = 0$ se $P_2(0) = 0$ e quando não são extintas, as condições iniciais devem ser positivas para fazer sentido biológico.

Proposição 1. *Considere a população total da dinâmica dada por $\xi(\tau) = P_1(\tau) + P_2(\tau)$, no modelo (2.2). Então, existe $\eta \in \mathbb{R}_+$ para o qual*

$$\xi(\tau) \leq \left(\xi(0) - \frac{M}{\eta} \right) e^{-\eta\tau} + \frac{M}{\eta} \leq \max \left\{ \xi(0), \frac{M}{\eta} \right\}. \quad (3.5)$$

Portanto, para o modelo (2.2) as soluções são sempre não-negativas.

Demonstração. Tomando $0 < \eta < \nu$, somando as equações no modelo (2.2), obtemos

$$\frac{d\xi(\tau)}{d\tau} = r_1 P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1} \right) - \mu_2 P_2. \quad (3.6)$$

Somando $\eta\xi(\tau)$ e usando a definição de ξ em ambos os lados da equação (3.6) encontramos o seguinte resultado:

$$\frac{d\xi(\tau)}{d\tau} + \eta\xi(\tau) = r_1 P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1} + \frac{\eta}{r_1} \right) + P_2(-\mu_2 + \eta). \quad (3.7)$$

Supondo que $\eta < \mu_2$, então $P_2(-\mu_2 + \eta) < 0$. Assim, o último termo em (3.7) pode ser suprimido para obtermos

$$\begin{aligned} \frac{d\xi(\tau)}{d\tau} + \eta\xi(\tau) &\leq r_1 P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1} + \frac{\eta}{r_1} \right) \leq s(P_1), \\ s(P_1) &= r_1 P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1} + \frac{\nu}{r_1} \right). \end{aligned}$$

Como a função $s(P_1)$ é uma parábola côncava, com a máxima em P_1^* , o valor de máximo correspondente é dado por

$$M = s(P_1^*) = \frac{r_1 K_1}{4} \left(1 + \frac{\nu}{r_1} \right)^2.$$

Portanto,

$$\frac{d\xi(\tau)}{d\tau} + \eta\xi(\tau) \leq M. \quad (3.8)$$

Integrando a inequação diferencial (3.8) encontramos (3.5).

Deste resultado, considerando $0 \leq P_1, P_2 \leq \xi$, a limitação da dinâmica populacional original é imediata.

Pela não-negatividade das trajetórias, observadas antes da demonstração, e deste resultado, a solução do modelo (2.2) permanece limitada e as trajetórias permanecem não-negativas.

□

3.2 Adimensionalização do modelo

O modelo (2.2) pode ser adimensionalizado multiplicando suas equações por $1/(r_1 K_1)$. Considerando

$$x_1(t) = \frac{P_1(\tau)}{K_1}, x_2(t) = \frac{P_2(\tau)}{K_1}, t = r_1 \tau$$

e

$$m_{12} = \frac{M_{12}}{r_1}, m_{21} = \frac{M_{21}}{r_1}, \gamma = \frac{\mu_2}{r_1},$$

obtemos

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= x_1(1 - x_1) + m_{21}x_2 - m_{12}x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= -\gamma x_2 + m_{12}x_1 - m_{21}x_2. \end{aligned} \quad (3.9)$$

3.3 Pontos de equilíbrio e análise de estabilidade local

No modelo (3.9) todos os parâmetros são assumidos como não-negativos. Para os parâmetros que representam as migrações, usaremos, quando necessário, a notação $m_{ij}^{[2f,1s]}$ e $m_{ji}^{[2f,1s]}$, com $i, j = 1, 2$, onde “2f” representa um sistema com dois fragmentos e “1s” representa que há apenas um sorvedouro dentre os dois fragmentos. Do contrário, se não for necessário, usaremos simplesmente a notação m_{ij} e m_{ji} .

A matriz Jacobiana do sistema é dado por

$$J^{[2f,1s]} = \begin{pmatrix} 1 - m_{12} - 2x_1 & m_{21} \\ m_{12} & -m_{21} - \gamma \end{pmatrix} \quad (3.10)$$

Os pontos de equilíbrio de (3.9) são determinados pela solução do sistema

$$\begin{cases} x_1(1-x_1) + m_{21}x_2 - m_{12}x_1 = 0 \\ -\gamma x_2 + m_{12}x_1 - m_{21}x_2 = 0. \end{cases} \quad (3.11)$$

Do sistema de equações (3.11) segue que o modelo (3.9) possui 3 pontos de equilíbrio:

$$E_1^{[2f-1s]} = (0, 0, 0), \quad E_2^{[2f-1s]} = (1, 0), \quad E_3^{[2f-1s]} = \left(\frac{\gamma - \gamma m_{12} + m_{21}}{\gamma + m_{21}}, \frac{m_{12}}{\gamma + m_{21}} x_1 \right),$$

cujas estabilidade são sujeitas a condições adequadas nos parâmetros do sistema.

Proposição 2. *O ponto de equilíbrio trivial $E_1^{[2f-1s]} = (0, 0)$ é sempre viável e é estável quando satisfaz as seguintes condições:*

$$1 < \gamma + m_{12} + m_{21} \quad (3.12)$$

e

$$m_{12} > \frac{\gamma + m_{21}}{\gamma}. \quad (3.13)$$

Demonstração. Substituindo as coordenadas de $E_1^{[2f-1s]}$ na matriz Jacobiana (3.10) obtemos:

$$J_{E_1}^{[2f-1s]} = \begin{pmatrix} 1 - m_{12} & m_{21} \\ m_{12} & -m_{12} - \gamma \end{pmatrix},$$

cujos autovalores são dados por:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left(1 - m_{12} - m_{21} - \gamma \pm \sqrt{(m_{12} + m_{21} + \gamma - 1)^2 + 4(\gamma + m_{21} - m_{12}\gamma)} \right).$$

Note que $\lambda_{1,2}$ são reais e distintos. Neste caso, segundo Edelstein-Keshet (2005), para que $E_1^{[2f-1s]}$ seja estável devemos ter $\lambda_{1,2} < 0$, o que implica em $\text{tr}(J_{E_1}^{[2f-1s]}) < 0$ e $\det(J_{E_1}^{[2f-1s]}) > 0$, fornecendo assim, as condições de estabilidade (3.12) e (3.13) para a origem $E_1^{[2f-1s]}$. \square

Proposição 3. *O ponto de equilíbrio $E_2^{[2f-1s]} = (x_1^{E_2}, 0) = (1, 0)$ existe se $m_{12} = 0$. Além disso, quando existe, é sempre viável e estável.*

Demonstração. Substituindo $x_2^{E_2} = 0$ no sistema (3.11), obteremos um novo sistema cuja solução é possível somente quando $m_{12} = 0$. Vale lembrar que, o parâmetro $\gamma \neq 0$ visto que é adimensional. Dessa forma, com as condições impostas, garantimos a existência de um único ponto de equilíbrio $E_2^{[2f-1s]} = (1, 0)$, que é sempre viável.

A matriz Jacobiana de $E_2^{[2f-1s]}$ é dada por

$$J_{E_2}^{[2f-1s]} = \begin{pmatrix} -1 & m_{21} \\ 0 & -\gamma - m_{21} \end{pmatrix},$$

na qual fornece dois autovalores negativos dados por -1 e $-\gamma - m_{21}$. Portanto, $E_2^{[2f-1s]}$ é estável. \square

Proposição 4. *A coexistência*

$$E_3^{[2f-1s]} = \left(\frac{\gamma - \gamma m_{12} + m_{21}}{\gamma + m_{21}}, \frac{m_{12}}{\gamma + m_{21}} x_1^{E_3} \right)$$

existe e é viável se

$$m_{12} \leq \frac{\gamma + m_{21}}{\gamma} \quad (3.14)$$

e é estável se satisfaz

$$m_{21}(m_{21} + 3\gamma) + \gamma^2 > \gamma m_{21}(m_{12} + 1) + \gamma^2 m_{12}. \quad (3.15)$$

Demonstração. Para mostrar que a coexistência existe, consideramos $x_1^{E_3} \neq 0$ e $x_2^{E_3} \neq 0$ no sistema (3.11) e resolvendo-o em relação a $x_1^{E_3}$ e $x_2^{E_3}$ encontramos

$$x_1^{E_3} = \frac{\gamma - \gamma m_{12} + m_{21}}{\gamma + m_{21}}, \quad x_2^{E_3} = \left(\frac{m_{12}}{\gamma + m_{21}} \right) x_1^{E_3} = \frac{m_{12}(\gamma - \gamma m_{12} + m_{21})}{(\gamma + m_{21})^2}$$

Para a viabilidade de $E_3^{[2f-1s]}$, em que $x_1^{E_3} \geq 0$ e $x_2^{E_3} \geq 0$ a condição (3.14) deve ser mantida.

A matriz jacobiana para $E_3^{[2f-1s]}$ é dada por

$$J_{E_3}^{[2f-1s]} = \begin{pmatrix} 1 - \frac{2(\gamma - \gamma m_{12} + m_{21})}{\gamma + m_{21}} - m_{12} & m_{21} \\ m_{12} & -\gamma - m_{21} \end{pmatrix},$$

cuja análise via autovalores torna-se inviável. Dessa forma, para as condições de Routh-Hurwitz (Gradshteyn e Ryzhik, 2000) sobre os menores principais da matriz Jacobiana (3.3), a condição $-\text{tr} \left(J_{E_3}^{[2f-1s]} \right) > 0$ é sempre satisfeita, pois

$$-\text{tr} \left(J_{E_3}^{[2f-1s]} \right) = \gamma(\gamma + 1) + 2\gamma(m_{12} + m_{21}) + m_{21}(m_{21} + 1) > 0.$$

Além disso, a condição para o determinante $\det \left(J_{E_3}^{[2f-1s]} \right) > 0$ é satisfeita se

$$m_{21}(m_{21} + 3\gamma) + \gamma^2 > \gamma m_{21}(m_{12} + 1) + \gamma^2 m_{12}.$$

Portanto, $E_3^{[2f-1s]}$ é estável se satisfaz (3.15). □

A tabela 2 apresenta um resumo de todos os pontos de equilíbrio do sistema (3.9) e suas respectivas condições de viabilidade e estabilidade.

Tabela 2: Comportamento e condições de viabilidade e estabilidade dos pontos de equilíbrio do modelo (3.9).

Ponto Equilíbrio	Existência	Viabilidade	Estabilidade
$E_1^{[2f-1s]}$	sempre	sempre	$1 < \gamma + m_{12} + m_{21}$ $m_{12} > \frac{\gamma + m_{21}}{\gamma}$.
$E_2^{[2f-1s]}$	$m_{12} = 0$	sempre	sempre
$E_3^{[2f-1s]}$	sempre	$m_{12} \leq \frac{\gamma + m_{21}}{\gamma}$	$m_{21}(m_{21} + 3\gamma) + \gamma^2 >$ $\gamma m_{21}(m_{12} + 1) + \gamma^2 m_{12}$

3.4 Bifurcação transcítica do modelo (3.9)

Nesta seção, vamos verificar as condições analíticas de transversalidade existentes para a bifurcação transcítica entre os pontos de equilíbrio $E_1^{[2f-1s]}$ e $E_3^{[2f-1s]}$. Tal bifurcação foi encontrada a partir das condições de viabilidade e estabilidade de $E_3^{[2f-1s]}$ e $E_1^{[2f-1s]}$, respectivamente. Por conveniência, vamos considerar m_{12} como parâmetro de bifurcação. O ponto de equilíbrio $E_1^{[2f-1s]}$ coincide com o equilíbrio de coexistência $E_3^{[2f-1s]}$ no limiar paramétrico m_{12}^* . Para o estudo da bifurcação demonstrada na Proposição a seguir, usamos o Teorema Sotomayor apresentado em (Perko, 2001).

Proposição 5. *Considere o sistema diferenciável (3.9), então, existe uma bifurcação transcítica entre os equilíbrios $E_1^{[2f-1s]}$ e $E_3^{[2f-1s]}$ quando m_{12} atravessa o valor crítico $m_{12}^* = \frac{\gamma + m_{21}}{\gamma}$.*

Demonstração. A coexistência $E_3^{[2f-1s]}$ coincide com a origem $E_1^{[2f-1s]}$ no limiar paramétrico $m_{12}^* = \frac{\gamma + m_{21}}{\gamma}$. Compare a condição de viabilidade (3.14) de $E_3^{[2f-1s]}$ com a condição de estabilidade (3.13) de $E_1^{[2f-1s]}$.

A matriz Jacobiana do sistema (3.9) substituída em $E_3^{[2f-1s]}$ e no parâmetro de bifurcação $m_{12}^* = \frac{\gamma + m_{21}}{\gamma}$ é dada por

$$J_{E_3}^{[3f-1s]}(m_{12}^*) = \begin{pmatrix} 1 - \frac{m_{21} + \gamma}{\gamma} & m_{21} \\ \frac{m_{21} + \gamma}{\gamma} & -\gamma - m_{21} \end{pmatrix}.$$

Calculando os autovalores de $J_{E_3}^{[3f-1s]}(m_{12}^*)$, um deles será igual a zero, e da mesma forma, para a matriz transposta $(J_{E_3}^{[3f-1s]}(m_{12}^*))^T$. Dessa forma, os autovalores iguais a zero em ambas as matrizes, $J_{E_3}^{[3f-1s]}(m_{12}^*)$ e $(J_{E_3}^{[3f-1s]}(m_{12}^*))^T$, possuem autovetores $V = \omega_1(1, 1/\gamma)^T$ e $\omega_2(1, \frac{m_{21}}{\gamma + m_{21}})^T$, respectivamente, onde ω_1 e ω_2 são números não nulos arbitrários. Derivando o lado direito das equações do sistema (3.9) em relação à m_{12} , encontramos

$$f_{m_{12}} = \begin{pmatrix} -x_1 \\ x_1 \end{pmatrix}.$$

Além disso, derivando os elementos da matriz Jacobiana do sistema (3.9) e substituindo em $E_3^{[2f-1s]}$ e m_{12}^* obtemos

$$Df_{m_{12}} = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}.$$

Calculando D^2f encontramos

$$D^2f(P; m_{12})(V, V) = \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f_1}{\partial X^2} \xi_1^2 + 2 \frac{\partial^2 f_1}{\partial X \partial Z} \xi_1 \xi_2 + \frac{\partial^2 f_1}{\partial Z^2} \xi_2^2 \\ \frac{\partial^2 f_2}{\partial X^2} \xi_1^2 + 2 \frac{\partial^2 f_2}{\partial X \partial Z} \xi_1 \xi_2 + \frac{\partial^2 f_2}{\partial Z^2} \xi_2^2 \end{pmatrix},$$

onde $P = (x_1, x_2)^T$, as componentes de $f = (f_1, f_2)^T$ são dadas pelo lado direito de (3.9), m_{12} é o parâmetro de bifurcação e ξ_1, ξ_2 são as componentes do autovetor $V = (\xi_1, \xi_2)^T$ de variações em x_1 e x_2 .

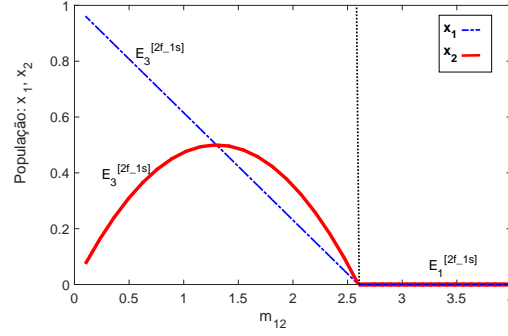


Figura 3: Bifurcação transcritical entre $E_3^{[2f,1s]}$ e $E_1^{[2f,1s]}$. O equilíbrio $E_3^{[2f,1s]}$ é estável para $0.1 < m_{12} < 2.6$ e $E_1^{[2f,1s]}$ é estável para $m_{12} > 2.6$. A linha vertical corresponde ao limiar da bifurcação transcritical no valor crítico $m_{12}^* = 2.6$ entre os equilíbrios. Os valores dos parâmetros são dados por: $\gamma = 0.5$, $m_{21} = 0.8$.

Podemos portanto, verificar as seguintes três condições:

$$\begin{aligned} Q^T f_{m_{12}}(E_3^{[3f,1s]}, m_{12}^*) &= 0, \\ Q^T [Df_{m_{12}}(E_3^{[3f,1s]}, m_{12}^*)V] &= -\omega_1 \omega_2 \left(\frac{\gamma}{\gamma + m_{21}} \right) \neq 0 \\ Q^T [D^2 f(E_3^{[3f,1s]}, m_{12}^*)(V, V)] &= -2\omega_1^2 \omega_2 \neq 0. \end{aligned}$$

□

A Figura 3 ilustra a simulação numérica da bifurcação transcritical entre $E_3^{[2f,1s]}$ e $E_1^{[2f,1s]}$ para a escolha de convenientes valores dos parâmetros (veja a legenda da Figura 3) quando o parâmetro m_{12} atravessa o valor crítico m_{12}^* .

3.5 Resultados numéricos

Nesta seção discutimos brevemente as simulações numéricas que representam os resultados obtidos na análise de estabilidade. Dividimos a análise numérica do sistema (3.9) em quatro casos distintos conforme ilustrado na Tabela 3.

No primeiro caso, em que não existe migração de indivíduos entre os fragmentos das populações P_1 e P_2 , ou seja, $m_{12} = 0$ e $m_{21} = 0$, para qualquer

Tabela 3: Comportamento biológico das populações em relação aos parâmetros de migração do modelo (3.9). Notação: m_{12} e m_{21} são os parâmetros de migração de P_1 para P_2 e de P_2 para P_1 , respectivamente.

1º Caso: não existe migração entre os fragmentos ($m_{12} = 0$ e $m_{21} = 0$)		
Valores dos Parâmetros	Interpretação biológica	Equilíbrio / Proposição
$m_{12} = m_{21} = 0; \gamma > 0$	sobrevivência de P_1	$E_2^{[2f-1s]}$ / Prop. 3
2º Caso: existe migração do sorvedouro para a fonte ($m_{12} = 0$ e $m_{21} \neq 0$)		
Valores dos Parâmetros	Interpretação biológica	Equilíbrio / Proposição
$m_{12} = 0; m_{21} > 0; \gamma > 0$	sobrevivência de P_1	$E_2^{[2f-1s]}$ / Prop. 3
3º Caso: existe migração da fonte para o sorvedouro ($m_{12} \neq 0$ e $m_{21} = 0$)		
Valores dos Parâmetros	Interpretação biológica	Equilíbrio / Proposição
$m_{12} < 1; m_{21} = 0; \gamma > 0$	coexistência de P_1 e P_2	$E_3^{[2f-1s]}$ / Prop. 4
$m_{12} > 1; m_{21} = 0; \gamma > 0$	colapso de P_1 e P_2	$E_1^{[2f-1s]}$ / Prop. 2
4º Caso: existe migração da fonte para o sorvedouro e vice-versa ($m_{12} \neq 0$ e $m_{21} \neq 0$)		
Valores dos Parâmetros	Interpretação biológica	Equilíbrio / Proposição
$m_{12} < 1; m_{21} > 0; \gamma > 0$	coexistência de P_1 e P_2	$E_3^{[2f-1s]}$ / Prop. 4
$m_{12} > 1; m_{21} > 0; \gamma > \frac{m_{21}}{m_{12}-1}$	colapso de P_1 e P_2	$E_1^{[2f-1s]}$ / Prop. 2
$m_{12} > 1; m_{21} > 0; 0 < \gamma < \frac{m_{21}}{m_{12}-1}$	coexistência de P_1 e P_2	$E_3^{[2f-1s]}$ / Prop. 4

valor de atribuído para o parâmetro que representa a mortalidade ($\gamma > 0$) a única possibilidade é a convergência para o ponto de equilíbrio $E_2^{[2f-1s]} = (1, 0)$, já que o fragmento que abriga a população P_2 trata-se de um sorvedouro, levando assim, a população para a extinção. Note que, γ é um parâmetro adimensional e será sempre diferente de zero. Além disso, $\gamma \neq 0$ significa que sempre haverá morte dentre os indivíduos que ocupam o fragmento sorvedouro.

Um resultado análogo, ilustrado na Figura 4, é para o segundo caso da Tabela 3, cuja hipótese biológica é de que não há migração da fonte para o sorvedouro e há migração do sorvedouro para a fonte, ou seja, $m_{12} = 0$ e $m_{21} \neq 0$. Em todas as possibilidades exploradas, o resultado foi de extinção para a população P_2 do sorvedouro.

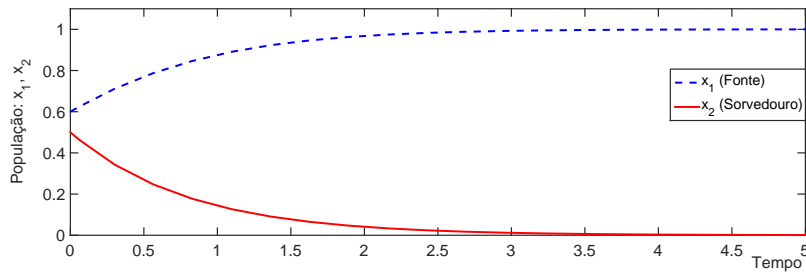


Figura 4: Solução do modelo (3.9). Estabilidade do equilíbrio $E_2^{[2f-1s]} = (1, 0)$ cuja estabilidade é dada pela Proposição 3. Valores numéricos considerados: $m_{12} = 0$, $m_{21} = 0,35$ e $\gamma = 0,9$.

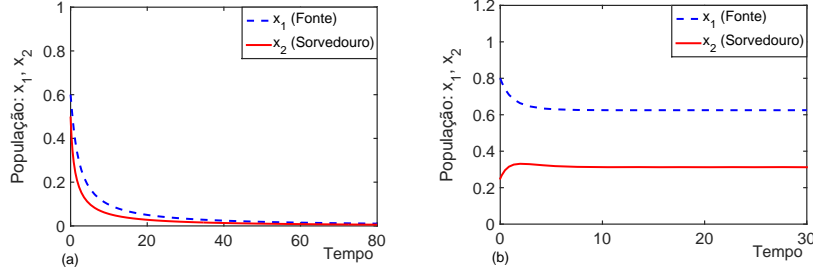


Figura 5: Solução do modelo (3.9) (a) estabilidade do equilíbrio $E_1^{[2f-1s]} = (0, 0)$ satisfazendo as condições de (3.12) e (3.13). Valores numéricos considerados: $m_{12} = 1.5$, $m_{21} = 0.9$ e $\gamma = 1.85$. (b) estabilidade do equilíbrio $E_3^{[2f-1s]} = \left(\frac{\gamma - \gamma m_{12} + m_{21}}{\gamma + m_{21}}, \frac{m_{12}}{\gamma + m_{21}} x_1^{E_3} \right)$ satisfazendo as condições de viabilidade (3.14) e estabilidade (3.15). Valores numéricos considerados: $m_{12} = 0.45$, $m_{21} = 0.15$ e $\gamma = 0.75$.

Para o terceiro caso da Tabela 3, em que a hipótese biológica estabelece que há migração somente da fonte para o sorvedouro, ou seja, $m_{12} \neq 0$ e $m_{21} = 0$, as simulações ilustram duas possibilidades biológicas que foram provadas analiticamente, ou seja, para $m_{12} > 1$; $m_{21} = 0$; $\gamma > 0$, haverá um colapso no sistema, levando ambas populações P_1 e P_2 à extinção e para $0 < m_{12} < 1$; $m_{21} = 0$; $\gamma > 0$, ambas populações P_1 e P_2 sobrevivem.

Finalmente, para o quarto e último caso da Tabela 3, consideraremos ambas migrações, ou seja, $m_{12} \neq 0$ e $m_{21} \neq 0$. Os resultados indicaram que para diferentes valores não-nulos atribuídos para os parâmetros de migração, o sistema terá sua convergência para o ponto de equilíbrio $E_3^{[2f-1s]}$ que representa a coexistência, exceto para o caso em que não ocorra migração do sorvedouro para a fonte, ou seja, $m_{21} = 0$. Neste caso, haverá um colapso no sistema cujo ponto de convergência é a origem $E_1^{[2f-1s]}$.

A figura 5 (a) ilustra o resultado da solução numérica para o cenário onde há extinção das populações em ambos os fragmentos. Na figura 5 (b) ilustramos a solução numérica para o cenário no qual a população sobrevive em ambos os fragmentos.

Vale salientar que neste contexto a coexistência significa que a população consegue povoar os dois fragmentos, em outras palavras, a migração pode permitir a manutenção da população no fragmento inóspito. Dessa forma, o fenômeno da migração torna-se essencial para preservação de determinadas

espécies que habitam cenários nos quais as florestas são fragmentadas e não há fontes suficientes de recursos naturais para a manutenção das espécies.

4 Análise do modelo tridimensional (2.3)

4.1 Limitante superior

Analogamente ao que foi feito para o modelo bidimensional, obteremos um modelo bem posicionado para os casos tridimensionais em que as trajetórias dos sistemas devem estar contidas em um conjunto compacto.

Observe que as populações $P_1(\tau)$, $P_2(\tau)$ e $P_3(\tau)$, não podem tornar-se negativas, visto que, por razões biológicas óbvias, assumimos valores iniciais positivos. Dessa forma, o sistema (2.3) é homogêneo, de modo que o subespaço das coordenadas são trajetórias de solução, e pelo Teorema da Existência e Unicidade de problema de valor inicial (Boyce e DiPrima, 1978), não podem ser cruzadas por outras trajetórias.

De fato, $\dot{P}_1 = 0$ se $P_1(0) = 0$, $\dot{P}_2 = 0$ se $P_2(0) = 0$ e $\dot{P}_3 = 0$ se $P_3(0) = 0$ e quando não são extintas, as condições iniciais devem ser positivas para fazer sentido biológico.

Proposição 6. *Considere a população total da dinâmica dada por $\varphi(\tau) = P_1(\tau) + P_2(\tau) + P_3(\tau)$, no modelo (2.3). Então, existe $\eta_1 \in \mathbb{R}_+$ para o qual*

$$\varphi(\tau) \leq \left(\varphi(0) - \frac{M}{\eta_1} \right) e^{-\eta_1 \tau} + \frac{M}{\eta_1} \leq \max \left\{ \varphi(0), \frac{M}{\eta_1} \right\}. \quad (4.16)$$

Portanto, para o modelo (2.3) as soluções são sempre não-negativas.

Demonstração. Tomando $0 < \eta_1 < \nu$, somando as equações no modelo (2.3), obtemos

$$\frac{d\varphi(\tau)}{d\tau} = r_1 P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1} \right) + r_2 P_2 \left(1 - \frac{P_2}{K_2} \right) - \mu_3 P_3. \quad (4.17)$$

Somando $\eta_1 \varphi(\tau)$ e usando a definição de φ em ambos os lados da equação (4.17) encontramos o seguinte resultado:

$$\begin{aligned} \frac{d\varphi(\tau)}{d\tau} + \eta_1 \varphi(\tau) &= r_1 P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1} + \frac{\eta_1}{r_1} \right) + r_2 P_2 \left(1 - \frac{P_2}{K_2} + \frac{\eta_1}{r_2} \right) \\ &\quad + P_3 (-\mu_3 + \eta_1). \end{aligned} \quad (4.18)$$

Supondo que $\eta_1 < \mu_3$, então $P_3(-\mu_3 + \eta_1) < 0$. Assim, o último termo em (4.18) pode ser suprimido para obtermos

$$\frac{d\varphi(\tau)}{d\tau} + \eta_1\varphi(\tau) \leq r_1P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1} + \frac{\eta_1}{r_1}\right) + r_2P_2 \left(1 - \frac{P_2}{K_2} + \frac{\eta_1}{r_2}\right) \leq q_1(P_1) + q_2(P_2),$$

$$q_1(P_1) = r_1P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1} + \frac{\nu}{r_1}\right), \quad q_2(P_2) = r_2P_2 \left(1 - \frac{P_2}{K_2} + \frac{\nu}{r_2}\right).$$

Como as funções $q_1(P_1)$ e $q_2(P_2)$ são parábolas concavas, com a máxima em P_1^* , P_2^* , os valores de máximo correspondente são dados por

$$M_1 = q_1(P_1^*) = \frac{r_1K_1}{4} \left(1 + \frac{\nu}{r_1}\right)^2, \quad M_2 = q_2(P_2^*) = \frac{r_2K_2}{4} \left(1 + \frac{\nu}{r_2}\right)^2.$$

Portanto,

$$\frac{d\varphi(\tau)}{d\tau} + \eta_1\varphi(\tau) \leq M; \quad M_1 + M_2 = M. \quad (4.19)$$

Integrando a inequação diferencial (4.19) encontramos (4.16).

Deste resultado, considerando $0 \leq P_1, P_2, P_3 \leq \varphi$, a limitação da dinâmica populacional original é imediata.

Pela não-negatividade das trajetórias, observadas antes da demonstração, e deste resultado, a solução do modelo (2.3) permanece limitada e as trajetórias permanecem não negativas.

□

4.2 Adimensionalização

O modelo (2.3) pode ser adimensionalizado multiplicando a primeira e a terceira equações por $1/(r_1K_1)$ e segunda equação por $1/(r_1K_2)$. Considerando

$$y_1(t) = \frac{P_1(\tau)}{K_1}, y_2(t) = \frac{P_2(\tau)}{K_2}, y_3(t) = \frac{P_3(\tau)}{K_1}, t = r_1\tau$$

e

$$m_{12} = \frac{M_{12}}{r_1}, m_{21} = \frac{M_{21}}{r_1}, m_{13} = \frac{M_{13}}{r_1}, m_{31} = \frac{M_{31}}{r_1}, m_{23} = \frac{M_{23}}{r_1}, m_{32} = \frac{M_{32}}{r_1},$$

$$\alpha = \frac{K_2}{K_1}, r = \frac{r_2}{r_1}, \beta = \frac{K_1}{K_2}, \vartheta = \frac{\mu_3}{r_1},$$

obtemos

$$\begin{aligned}
\frac{dy_1}{dt} &= y_1(1 - y_1) + \alpha m_{21}y_2 + m_{31}y_3 - m_{12}y_1 - m_{13}y_1 \\
\frac{dy_2}{dt} &= ry_2(1 - y_2) + \beta m_{12}y_1 + \beta m_{32}y_3 - m_{21}y_2 - m_{23}y_2 \\
\frac{dy_3}{dt} &= -\vartheta y_3 + \alpha m_{23}y_2 + m_{13}y_1 - m_{31}y_3 - m_{32}y_3
\end{aligned} \tag{4.20}$$

4.3 Pontos de equilíbrio e análise de estabilidade local

No modelo (4.20) todos os parâmetros são assumidos como não-negativos. Para os parâmetros que representam as migrações, usaremos, quando necessário, a notação $m_{ij}^{[3f-1s]}$ e $m_{ji}^{[3f-1s]}$, com $i, j = 1, 2, 3$, onde “3f” representa um sistema com três fragmentos e “1s” representa que há apenas um sorvedouro dentre os três fragmentos. Do contrário, se não for necessário, usaremos simplesmente a notação m_{ij} e m_{ji} .

A matriz Jacobiana do sistema é dado por

$$J^{[3f-1s]} = \begin{pmatrix} 1 - 2y_1 - m_{12} - m_{13} & \alpha m_{21} & m_{31} \\ \beta m_{12} & r - 2ry_2 - m_{21} - m_{23} & \beta m_{32} \\ m_{13} & \alpha m_{23} & -\vartheta - m_{31} - m_{32} \end{pmatrix} \tag{4.21}$$

Nas proposições a seguir, veremos que existem sete pontos de equilíbrio para o sistema (4.20), em que três são inviáveis, outros três são condicionalmente estáveis sujeitos à condições adequadas nos parâmetros dos sistema e o outro, dado pela coexistência das três populações y_1, y_2, y_3 não é possível realizar uma análise analítica, tendo sua estabilidade explorada numericamente.

Proposição 7. *O ponto de equilíbrio trivial $E_1^{[3f-1s]} = (0, 0, 0)$ é sempre viável e é estável quando satisfaz as seguintes condições:*

$$1 < m_{12} + m_{13}, \tag{4.22}$$

$$(m_{12} + m_{13} - 1)(m_{23} - r) > -m_{21}(m_{12} + m_{13} - \alpha\beta m_{12} - 1), \tag{4.23}$$

$$\begin{aligned}
(m_{31} + m_{32} + \vartheta)((-1 + m_{12} + m_{13})(m_{21} + m_{23} - r) - \alpha\beta m_{12}) & \quad (4.24) \\
> \alpha\beta m_{23}((-1 + m_{13})m_{32} + m_{12}(m_{31} + m_{32})) \\
+ m_{13}(m_{31}(m_{23} - r) + m_{21}(m_{31} + \alpha\beta m_{32}))
\end{aligned}$$

Demonstração. Substituindo as coordenadas de $E_1^{[3f-1s]}$ na matriz Jacobiana do sistema obtemos:

$$J_{E_1}^{[3f-1s]} = \begin{pmatrix} 1 - m_{12} - m_{13} & \alpha m_{21} & m_{31} \\ \beta m_{12} & r - m_{21} - m_{23} & \beta m_{32} \\ m_{13} & \alpha m_{23} & -\vartheta - m_{31} - m_{32} \end{pmatrix}$$

Tomando $-J_{E_1}^{[3f-1s]}$, vamos verificar se se todos os menores principais possuem determinante positivo, ou seja, se $-J_{E_1}^{[3f-1s]}$ é definida positivo.

Calculando $\det(-1 + m_{12} + m_{13})$, $\det(-\bar{J}_{E_1}^{[3f-1s]})$, onde

$$\left(-\bar{J}_{E_1}^{[3f-1s]}\right) = \begin{pmatrix} -1 + m_{12} + m_{13} & -\alpha m_{21} \\ -\beta m_{12} & -r + m_{21} + m_{23} \end{pmatrix}$$

e também $\det(-J_{E_1}^{[3f-1s]})$, obtemos respectivamente, as condições de estabilidade (4.22), (4.23) e (4.24). \square

Proposição 8. *O ponto de equilíbrio $E_2^{[3f-1s]} = (y_1^{E_2}, 0, 0) = (1, 0, 0)$ existe se $m_{12} = m_{13} = 0$ e é sempre viável. Além disso, é condicionalmente estável quando satisfaz as seguintes condições:*

$$r < \vartheta + m_{21} + 2m_{23} + m_{31} \quad (4.25)$$

e

$$(m_{21}m_{23})(m_{31} + m_{32} + \vartheta) > r(m_{31} + m_{32} + \vartheta) + \alpha\beta m_{23}m_{32} \quad (4.26)$$

Demonstração. Substituindo $y_2^{E_2} = y_3^{E_2} = 0$ e igualando as equações a zero no sistema (4.20), obteremos um novo sistema cuja solução é possível somente quando $m_{12} = m_{13} = 0$. Vale lembrar que, o parâmetro $\beta \neq 0$ visto que é adimensional. Dessa forma, com as condições impostas, garantimos a existência de um único ponto de equilíbrio $E_2^{[3f-1s]} = (1, 0, 0)$, que é sempre viável.

A matriz Jacobiana de $E_2^{[3f-1s]}$ é dada por

$$J_{E_2}^{[3f-1s]} = \begin{pmatrix} -1 & \alpha m_{21} & m_{31} \\ 0 & r - m_{21} - m_{23} & \beta m_{32} \\ 0 & \alpha m_{23} & -\vartheta - m_{31} - m_{32} \end{pmatrix},$$

na qual fornece um autovalor explícito dado por -1 o qual é negativo. Em adição, desde que $-\text{tr}(\overline{J}_{E_2}^{[3f-1s]}) > 0$ e $\det(\overline{J}_{E_2}^{[3f-1s]}) > 0$ as condições de Routh-Hurwitz (Gradshteyn e Ryzhik, 2000) sobre os menores principais restantes de

$$\overline{J}_{E_2}^{[3f-1s]} = \begin{pmatrix} r - m_{21} - m_{23} & \beta m_{32} \\ \alpha m_{23} & -\vartheta - m_{31} - m_{32} \end{pmatrix}$$

são sempre satisfeitas, e portanto (4.25) e (4.26) são as condições para a estabilidade de $E_2^{[3f-1s]}$. \square

Proposição 9. *O ponto de equilíbrio $E_3^{[3f-1s]} = (0, y_2^{E_3}, 0) = (0, 1, 0)$ existe se $m_{21} = m_{23} = 0$ e é sempre viável. Além disso, é condicionalmente estável quando satisfaz as seguintes condições:*

$$1 < \vartheta + m_{12} + m_{13} + m_{31} + m_{32} \quad (4.27)$$

e

$$(m_{32} + \vartheta)(m_{12} + m_{13}) + (m_{12} + m_{31}) > m_{31} + m_{32} + \vartheta \quad (4.28)$$

Demonstração. Substituindo $y_1^{E_3} = y_3^{E_3} = 0$ e igualando a zero as equações do sistema (4.20), obteremos um novo sistema cuja solução é possível somente quando $m_{21} = m_{23} = 0$. Vale lembrar que, os parâmetros $\alpha \neq 0$ e $\beta \neq 0$ visto que são adimensionais. Dessa forma, com as condições impostas, garantimos a existência de um único ponto de equilíbrio $E_3^{[3f-1s]} = (1, 0, 0)$, que é sempre viável.

A matriz Jacobiana de $E_3^{[3f-1s]}$ é dada por

$$J_{E_2}^{[3f-1s]} = \begin{pmatrix} 1 - m_{12} - m_{13} & 0 & m_{31} \\ \beta m_{12} & -r & \beta m_{32} \\ m_{13} & 0 & -\vartheta - m_{31} - m_{32} \end{pmatrix},$$

na qual fornece um autovalor explícito dado por $-r$ o qual é negativo. Em adição, desde que $-\text{tr}(\overline{J}_{E_3}^{[3f-1s]}) > 0$ e $\det(\overline{J}_{E_3}^{[3f-1s]}) > 0$ as condições de Routh-Hurwitz sobre os menores principais restantes de

$$\overline{J}_{E_3}^{[3f-1s]} = \begin{pmatrix} 1 - m_{12} - m_{13} & m_{31} \\ m_{13} & -\vartheta - m_{31} - m_{32} \end{pmatrix}$$

são satisfeitas se (4.27) e (4.28), implicando na estabilidade de $E_3^{[3f-1s]}$. \square

Proposição 10. *Os pontos de equilíbrio*

$$E_4^{[3f-1s]} = (y_1^{E_4}, y_2^{E_4}, 0) = \left(-\frac{\alpha m_{23}}{m_{13}} y_2^{E_4}, \frac{m_{13}}{\alpha m_{23}} \left(-1 + m_{12} + m_{13} - \frac{m_{21} m_{13}}{m_{23}}\right), 0\right),$$

$$E_5^{[3f-1s]} = (y_1^{E_5}, 0, y_3^{E_5}) = \left(1 - m_{12} - m_{13} - \frac{m_{12} m_{31}}{m_{32}}, 0, -\frac{m_{12}}{m_{32}} y_1^{E_5}\right)$$

e

$$E_6^{[3f-1s]} = (0, y_2^{E_6}, y_3^{E_6}) = \left(0, 1 - \frac{\alpha \beta m_{21} m_{32}}{r m_{31}} - \frac{m_{21}}{r} - \frac{m_{23}}{r}, -\frac{\alpha m_{21}}{m_{31}} y_2^{E_6}\right)$$

são inviáveis.

Demonstração. Substituindo $y_3^{E_4} = 0$ e igualando a zero as equações do sistema (4.20) e resolvendo-o, obtemos o equilíbrio $E_4^{[3f-1s]}$ onde a coordenada $y_2^{E_4} = \frac{m_{13}}{\alpha m_{23}} \left(-1 + m_{12} + m_{13} - \frac{m_{21} m_{13}}{m_{23}}\right)$, cuja condição de viabilidade é dada por

$$m_{12} + m_{13} \geq \frac{m_{21} m_{13}}{m_{23}} + 1$$

e ainda, a coordenada $y_1^{E_4} = -\frac{\alpha m_{23}}{m_{13}} y_2^{E_4}$. Observe que considerando $y_2^{E_4} \geq 0$ é imediato que $y_1^{E_4} \leq 0$. Portanto, $E_4^{[3f-1s]}$ é inviável.

Procedendo da mesma maneira, encontraremos os equilíbrios

$$E_5^{[3f-1s]} = (y_1^{E_5}, 0, y_3^{E_5}) = \left(1 - m_{12} - m_{13} - \frac{m_{12} m_{31}}{m_{32}}, 0, -\frac{m_{12}}{m_{32}} y_1^{E_5}\right)$$

e

$$E_6^{[3f-1s]} = (0, y_2^{E_6}, y_3^{E_6}) = \left(0, 1 - \frac{\alpha \beta m_{21} m_{32}}{r m_{31}} - \frac{m_{21}}{r} - \frac{m_{23}}{r}, -\frac{\alpha m_{21}}{m_{31}} y_2^{E_6}\right).$$

Novamente, observamos que em ambos os equilíbrios $E_5^{[3f-1s]}$ e $E_6^{[3f-1s]}$, ao determinarmos as respectivas condições de viabilidade para as coordenadas $y_1^{E_5}$ de $E_5^{[3f-1s]}$ e $y_2^{E_6}$ de $E_6^{[3f-1s]}$, tais coordenadas tornam-se condicionalmente viáveis, entretanto, $y_3^{E_5}$ e $y_3^{E_6}$ serão sempre negativas, provando assim, a inviabilidade desses equilíbrios. \square

Proposição 11. *O ponto de equilíbrio que representa a coexistência no sistema (4.20) é dado por $E_7^{[3f-1s]} = (y_1^{E_7}, y_2^{E_7}, y_3^{E_7})$. Além disso, as coordenadas $y_3^{E_7}$ e $y_2^{E_7}$ são viáveis se satisfazem, respectivamente, as condições:*

$$m_{23} < m_{23}y_1 + m_{13}m_{23} + m_{12}m_{23} + m_{13}m_{21} \quad (4.29)$$

$$m_{13}m_{31} < (m_{31} + m_{32} + \vartheta)y_1 + (\vartheta + m_{31} + m_{32})(m_{12} + m_{13} - 1) \quad (4.30)$$

Demonstração. Nesta proposição, apresentaremos analiticamente as coordenadas da coexistência no sistema (4.20). Denotaremos as coordenadas do ponto de equilíbrio $E_7^{[3f-1s]} = (y_1^{E_7}, y_2^{E_7}, y_3^{E_7})$ por $E_7^{[3f-1s]} = (y_1, y_2, y_3)$. Assim,

$$y_2 = \frac{ay_1^2 + (ac - m_{13}m_{31})y_1}{\alpha(m_{23}m_{31} + m_{21}a)},$$

$$y_3 = \frac{m_{23}y_1^2 + (m_{23}c + m_{21}m_{13})y_1}{m_{23}m_{31} + m_{21}a}$$

e finalmente, a coordenada y_1 é dada pelas raízes reais positivas da seguinte equação cúbica:

$$(a^2r)y_1^3 + 2ar(ac - m_{31}m_{13})y_1^2 - (\alpha be - r(ac - m_{31}m_{13})^2)y_1 - d = 0$$

onde,

$$a = m_{31} + m_{32} + \vartheta, \quad b = ar + \alpha\beta m_{23}m_{32} - (m_{21} + m_{23})a,$$

$$c = m_{12} + m_{13} - 1, \quad e = m_{23}m_{31} + m_{21}a,$$

$$d = \alpha e((ac - m_{31}m_{13})(r - m_{21} - m_{23}) + \alpha\beta(m_{12}e + m_{32}(m_{23}c + m_{21}m_{13}))).$$

As viabilidades das coordenadas y_3 e y_2 são dadas, respectivamente, por (4.29) e (4.30).

A análise da coordenada y_1 terá sua viabilidade explorada numericamente, assim como, a estabilidade do ponto de equilíbrio $E_7^{[3f-1s]} = (y_1^{E_7}, y_2^{E_7}, y_3^{E_7})$ será analisada numericamente, visto que torna-se inviável fazê-la analiticamente.

□

Na tabela 4 ilustramos um resumo de todos os pontos de equilíbrio do sistema (4.20).

Tabela 4: Comportamento e condições de existência, viabilidade e estabilidade dos pontos de equilíbrio do modelo (4.20).

Ponto Eq.	Existência	Viabilidade	Estabilidade
$E_1^{[3f-1s]}$	sempre	sempre	(4.22), (4.23) e (4.24)
$E_2^{[3f-1s]}$	$m_{12} = m_{13} = 0$	sempre	(4.25) e (4.26)
$E_3^{[3f-1s]}$	$m_{21} = m_{23} = 0$	sempre	(4.27) e (4.28)
$E_4^{[3f-1s]}$	sempre	inviável	
$E_5^{[3f-1s]}$	sempre	inviável	
$E_6^{[3f-1s]}$	sempre	inviável	
$E_7^{[3f-1s]}$	análise numérica	análise numérica	análise numérica

4.4 Resultados numéricos do modelo (4.20)

Nesta seção discutimos brevemente as simulações numéricas que representam os resultados obtidos na análise de estabilidade. Dividimos a análise numérica do sistema (4.20) em quatro casos.

No primeiro caso, consideramos um cenário onde não existe migração de P_1 para P_2 nem de P_1 para P_3 ($m_{12} = 0$ e $m_{13} = 0$). Neste caso, as simulações indicam que para diferentes valores dos parâmetros que satisfizerem as desigualdades (4.25) e (4.26) temos a sobrevivência de P_1 , conforme ilustrado na figura 6 (a).

No segundo caso, onde não existe migração de P_2 para P_1 nem de P_2 para P_3 ($m_{21} = 0$ e $m_{23} = 0$). Os resultados indicam a sobrevivência de P_2 , para diferentes valores dos parâmetros que satisfizerem as desigualdades (4.27) e (4.28), veja figura 6(b).

No terceiro caso, discutimos o cenário em que não existe migração do sorvedouro para as fontes ($m_{12}, m_{13}, m_{21}, m_{23} > 0$ e $m_{31} = m_{32} = 0$). Neste caso, quando os parâmetros satisfazem as desigualdades (4.22), (4.23) e (4.24) as simulações indicam o colapso de P_1, P_2 e P_3 , portanto recaímos na proposição 7, veja a figura 7 (a). Por outro lado, para diferentes valores dos parâmetros nos quais as desigualdades (4.22), (4.23) e (4.24) não são satisfeitas as simulações indicam a coexistência de P_1, P_2 e P_3 e, portanto, recaímos na proposição 11

dependendo da combinação dos parâmetros.

Finalmente, no quarto caso consideramos a situação em que existe migração entre as fontes e o sorvedouro e vice-versa ($m_{12}, m_{13}, m_{21}, m_{23}, m_{31}, m_{32} > 0$). Neste cenário, as simulações indicam que uma combinação dos parâmetros levam à coexistência de P_1, P_2 e P_3 , ilustramos esse resultado na figura 7 (b).

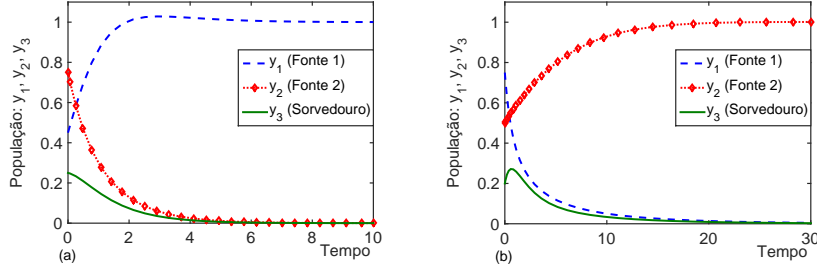


Figura 6: Solução do modelo (4.20): (a) estabilidade do equilíbrio $E_2^{[3f-1s]} = (1, 0, 0)$ satisfazendo as condições de estabilidade (4.25) e (4.26). Valores numéricos considerados: $m_{12} = 0$, $m_{13} = 0$, $m_{21} = 0,35$, $m_{23} = 0,75$, $m_{31} = 0,45$, $m_{32} = 0,35$, $r = 0,2$, $\alpha = 0,7$, $\beta = 0,5$ e $\vartheta = 0,9$. (b) estabilidade do equilíbrio $E_3^{[3f-1s]} = (0, 1, 0)$ satisfazendo as condições de estabilidade (4.27) e (4.28). Valores numéricos considerados: $m_{12} = 0,5$, $m_{13} = 0,7$, $m_{21} = m_{23} = 0$, $m_{31} = 0,15$, $m_{32} = 0,15$, $r = 0,2$, $\alpha = 0,2$, $\beta = 0,1$ e $\vartheta = 0,9$.

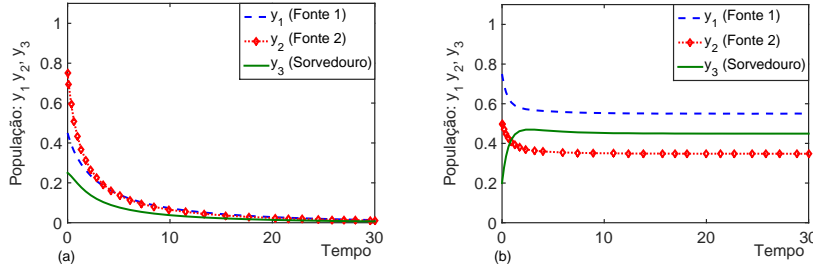


Figura 7: Solução do modelo (4.20): (a) estabilidade do equilíbrio $E_1^{[3f-1s]} = (0, 0, 0)$ satisfazendo as condições de estabilidade (4.22), (4.23) e (4.24). Valores numéricos considerados: $m_{12} = 0,75$, $m_{13} = 0,7$, $m_{21} = 0,5$, $m_{23} = 0,5$, $m_{31} = 0,7$, $m_{32} = 0,75$, $r = 0,8$, $\alpha = 0,1$, $\beta = 0,1$ e $\vartheta = 0,1$. (b) estabilidade do equilíbrio $E_7^{[3f-1s]} = (y_1, y_2, y_3)$. Valores numéricos considerados: $m_{12} = 0,7$, $m_{13} = 0,5$, $m_{21} = 0,6$, $m_{23} = 0,7$, $m_{31} = 0,5$, $m_{32} = 0,4$, $r = 0,5$, $\alpha = 0,9$, $\beta = 0,6$ e $\vartheta = 0,2$.

5 Análise do modelo tridimensional (2.4)

5.1 Limitante superior

Consideraremos as mesmas hipóteses matemáticas da limitação do modelo (2.3) para provar a proposição a seguir, cuja demonstração é feita de maneira similar.

Proposição 12. *Considere a população total da dinâmica dada por $\psi(\tau) = P_1(\tau) + P_2(\tau) + P_3(\tau)$ no modelo (2.4). Então, existe $\eta_2 \in \mathbb{R}_+$ para o qual*

$$\psi(t) \leq \left(\psi(0) - \frac{M}{\eta_2} \right) e^{-\eta_2 t} + \frac{M}{\eta_2} \leq \max \left\{ \psi(0), \frac{M}{\eta_2} \right\}. \quad (5.31)$$

Portanto, para o modelo (2.4) as soluções são sempre não-negativas.

Demonstração. Vamos proceder de modo similar ao que foi feito na demonstração da Proposição 6.

Tomando arbitrariamente $0 < \eta_2 < \nu$ e somando as equações no modelo (2.4), obtemos:

$$\frac{d\psi(\tau)}{d\tau} = r_1 P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1} \right) - \mu_2 P_2 - \mu_3 P_3. \quad (5.32)$$

Somando $\eta_2\psi(\tau)$ e usando a definição de ψ em ambos os lados da equação (5.32) encontramos o seguinte resultado:

$$\frac{d\psi(\tau)}{d\tau} + \eta_2\psi(\tau) = r_1P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1} + \frac{\eta_2}{r_1} \right) + P_2(-\mu_2 + \eta_2) + P_3(-\mu_3 + \eta_2) \quad (5.33)$$

Supondo que $\eta_2 < \mu_2$ e $\eta_2 < \mu_3$, então $P_2(-\mu_2 + \eta_2) < 0$ e $P_3(-\mu_3 + \eta_2) < 0$, respectivamente. Assim, os dois últimos termos em (5.33) podem ser suprimidos para obtermos

$$\begin{aligned} \frac{d\psi(\tau)}{d\tau} + \eta_2\psi(\tau) &\leq r_1P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1} \right) \leq h(P_1), \\ h(P_1) &= r_1P_1 \left(1 - \frac{P_1}{K_1} + \frac{\nu}{r_1} \right). \end{aligned}$$

Como a função $h(P_1)$ é uma parábola concava, com a máxima em P_1^* , o valor de máximo correspondente é dado por

$$M = h(P_1^*) = \frac{r_1K_1}{4} \left(1 + \frac{\nu}{r_1} \right)^2.$$

Portanto,

$$\frac{d\psi(\tau)}{d\tau} + \eta_2\psi(\tau) \leq M. \quad (5.34)$$

Integrando a inequação diferencial (5.34) encontramos (5.31).

Deste resultado, considerando $0 \leq P_1, P_2, P_3 \leq \psi$, a limitação da dinâmica populacional original é imediata.

Pela não-negatividade das trajetórias, observadas antes da demonstração, e deste resultado, a solução do modelo (2.4) permanece limitada e as trajetórias permanecem não negativas. \square

5.2 Adimensionalização

O modelo (2.4) pode ser adimensionalizado multiplicando todas as equações por $1/(r_1K_1)$. Considerando

$$z_1(t) = \frac{P_1(\tau)}{K_1}, \quad z_2(t) = \frac{P_2(\tau)}{K_1}, \quad z_3(t) = \frac{P_3(\tau)}{K_1}, \quad t = r_1\tau$$

e

$$m_{12} = \frac{M_{12}}{r_1}, \quad m_{21} = \frac{M_{21}}{r_1}, \quad m_{13} = \frac{M_{13}}{r_1}, \quad m_{31} = \frac{M_{31}}{r_1}, \quad m_{23} = \frac{M_{23}}{r_1}, \quad m_{32} = \frac{M_{32}}{r_1},$$

$$\omega = \frac{\mu_2}{r_1}, \quad \kappa = \frac{\mu_3}{r_1},$$

obtemos

$$\begin{aligned} \frac{dz_1}{dt} &= z_1(1 - z_1) + m_{21}z_2 + m_{31}z_3 - m_{12}z_1 - m_{13}z_1 \\ \frac{dz_2}{dt} &= -\omega z_2 + m_{12}z_1 + m_{32}z_3 - m_{21}z_2 - m_{23}z_2 \\ \frac{dz_3}{dt} &= -\kappa z_3 + m_{13}z_1 + m_{23}z_2 - m_{31}z_3 - m_{32}z_3 \end{aligned} \quad (5.35)$$

5.3 Pontos de equilíbrio e análise de estabilidade local

No modelo (5.35) todos os parâmetros são assumidos como não-negativos. Para os parâmetros que representam as migrações, usaremos, quando necessário, a notação $m_{ij}^{[3f-2s]}$ e $m_{ji}^{[3f-2s]}$, com $i, j = 1, 2, 3$, onde “3f” representa um sistema com três fragmentos e “2s” representa que há dois sorvedouros dentre os três fragmentos. Do contrário, se não for necessário, usaremos simplesmente a notação m_{ij} e m_{ji} .

A matriz Jacobiana do sistema é dado por

$$J^{[3f-2s]} = \begin{pmatrix} 1 - 2z_1 - m_{12} - m_{13} & m_{21} & m_{31} \\ m_{12} & -\omega - m_{21} - m_{23} & m_{32} \\ m_{13} & m_{23} & -\kappa - m_{31} - m_{32} \end{pmatrix} \quad (5.36)$$

Nas proposições a seguir, veremos que existem cinco pontos de equilíbrio para o sistema (5.35), em que dois são inviáveis, um é incondicionalmente estável e os outros dois são condicionalmente estáveis sujeitos à condições adequadas nos parâmetros dos sistema.

Proposição 13. *O ponto de equilíbrio trivial $E_1^{[3f-2s]} = (0, 0, 0)$ é sempre viável e é estável quando satisfaz as seguintes condições:*

$$1 < m_{12} + m_{13}, \quad (5.37)$$

$$(m_{12} + m_{13})(\omega + m_{23}) + m_{13}m_{21} > \omega + m_{21} + m_{23}, \quad (5.38)$$

$$\begin{aligned} (m_{12} + m_{13})(\omega m_{32} + \kappa m_{23} + \kappa \omega) + \kappa m_{13}m_{21} + \omega m_{12}m_{31} \\ > (\omega + m_{21})(\kappa + m_{31} + m_{32}) + m_{23}(\kappa + m_{31}) \end{aligned} \quad (5.39)$$

Demonstração. Substituindo as coordenadas de $E_1^{[3f-2s]}$ na matriz Jacobiana do sistema obtemos:

$$J^{[3f-2s]} = \begin{pmatrix} 1 - m_{12} - m_{13} & m_{21} & m_{31} \\ m_{12} & -\omega - m_{21} - m_{23} & m_{32} \\ m_{13} & m_{23} & -\kappa - m_{31} - m_{32} \end{pmatrix}$$

Tomando $-J_{E_1}^{[3f-2s]}$, vamos verificar se se todos os menores principais possuem determinante positivo, ou seja, se $-J_{E_1}^{[3f-2s]}$ é definida positivo.

Calculando $\det(-1 + m_{12} + m_{13})$, $\det(-\bar{J}_{E_1}^{[3f-2s]})$, onde

$$\left(-\bar{J}_{E_1}^{[3f-2s]}\right) = \begin{pmatrix} -1 + m_{12} + m_{13} & -m_{21} \\ -m_{12} & \omega + m_{21} + m_{23} \end{pmatrix}$$

e também $\det(-J_{E_1}^{[3f-2s]})$, obtemos respectivamente, as condições de estabilidade (5.37), (5.38) e (5.39). \square

Proposição 14. *O ponto de equilíbrio $E_2^{[3f-2s]} = (z_1^{E_2}, 0, 0) = (1, 0, 0)$ existe se $m_{12} = m_{13} = 0$ e é sempre viável e incondicionalmente estável.*

Demonstração. Substituindo $z_2^{E_2} = z_3^{E_2} = 0$ e igualando as equações a zero no sistema (5.35), obteremos um novo sistema cuja solução é possível somente quando $m_{12} = m_{13} = 0$. Dessa forma, com as condições impostas, garantimos a existência de um único ponto de equilíbrio $E_2^{[3f-2s]} = (1, 0, 0)$, que é sempre viável.

A matriz Jacobiana de $E_2^{[3f-2s]}$ é dada por

$$J_{E_2}^{[3f-2s]} = \begin{pmatrix} -1 & m_{21} & m_{31} \\ 0 & -\omega - m_{21} - m_{23} & m_{32} \\ 0 & m_{23} & -\kappa - m_{31} - m_{32} \end{pmatrix},$$

na qual fornece um autovalor explícito dado por $-1 < 0$. Em adição, como $-\text{tr}(\bar{J}_{E_2}^{[3f-2s]}) > 0$ e $\det(\bar{J}_{E_2}^{[3f-2s]}) > 0$ as condições de Routh-Hurwitz (Gradsh-teyn e Ryzhik, 2000) sobre os menores principais restantes de

$$\bar{J}_{E_2}^{[3f-2s]} = \begin{pmatrix} -\omega - m_{21} - m_{23} & m_{32} \\ m_{23} & -\kappa - m_{31} - m_{32} \end{pmatrix}$$

são sempre satisfeitas, e portanto, $E_2^{[3f-2s]}$ é incondicionalmente estável. \square

Proposição 15. *Os pontos de equilíbrio*

$$E_3^{[3f-2s]} = (z_1^{E_3}, z_2^{E_3}, 0) = \left(1 - \frac{m_{13}m_{21}}{m_{23}} - m_{12} - m_{13}, -\frac{m_{13}}{m_{23}}z_1^{E_3}, 0\right),$$

e

$$E_4^{[3f-2s]} = (z_1^{E_4}, 0, z_3^{E_4}) = \left(1 - \frac{m_{12}m_{31}}{m_{32}} - m_{12} - m_{13}, 0, -\frac{m_{12}}{m_{32}}z_1^{E_4}\right),$$

são inviáveis.

Demonstração. Substituindo $z_3^{E_3} = 0$ e igualando a zero as equações do sistema (5.35) e resolvendo-o, obtemos o equilíbrio $E_3^{[3f-2s]}$ onde a coordenada $z_1^{E_3} = 1 - \frac{m_{13}m_{21}}{m_{23}} - m_{12} - m_{13}$, cuja condição de viabilidade é dada por

$$m_{23} \geq m_{23}(m_{12} + m_{13}) + m_{13}m_{21}$$

e ainda, a coordenada $z_2^{E_3} = -\frac{m_{13}}{m_{23}}z_1^{E_3}$.

Observe que, considerando $z_1^{E_3} \geq 0$ é imediato que $z_2^{E_3} \leq 0$. Portanto, $E_3^{[3f-2s]}$ é inviável.

Procedendo da mesma maneira, encontraremos o equilíbrio

$$E_4^{[3f-2s]} = (z_1^{E_4}, 0, z_3^{E_4}) = \left(1 - \frac{m_{12}m_{31}}{m_{32}} - m_{12} - m_{13}, 0, -\frac{m_{12}}{m_{32}}z_1^{E_4}\right).$$

Novamente, observamos que em $E_4^{[3f-2s]}$, ao determinarmos a condição de viabilidade para a coordenada $z_1^{E_4}$ de $E_4^{[3f-12s]}$ dada por,

$$1 \geq \frac{m_{12}m_{31}}{m_{32}} + m_{12} + m_{13},$$

resulta em $z_3^{E_4} \leq 0$ sempre que $z_1^{E_4} \geq 0$. Portanto, $E_4^{[3f-2s]}$ é inviável. \square

Proposição 16. *O ponto de equilíbrio que representa a coexistência no sistema (5.35) é dado por $E_5^{[3f-2s]} = (z_1^{E_5}, z_2^{E_5}, z_3^{E_5})$ onde,*

$$z_1^{E_5} = \frac{(\omega + m_{21})(\kappa + m_{31} + m_{32}) + m_{23}(\kappa + m_{31})}{(\omega + m_{21})(\kappa + m_{31} + m_{32}) + m_{23}(\kappa + m_{31})} - \frac{(m_{12} + m_{13})(\kappa\omega + m_{32}\omega + m_{23}\kappa) - m_{12}m_{31}\omega - m_{13}m_{21}\kappa}{(\omega + m_{21})(\kappa + m_{31} + m_{32}) + m_{23}(\kappa + m_{31})},$$

$$z_2^{E_5} = \frac{(m_{12}(\kappa + m_{31}) + m_{32}(m_{12} + m_{13}))z_1^{E_5}}{(\omega + m_{21})(\kappa + m_{31} + m_{32}) + m_{23}(\kappa + m_{31})}$$

e

$$z_3^{E_5} = \frac{(m_{13}(\omega + m_{21}) + m_{23}(m_{12} + m_{13}))z_1^{E_5}}{(\omega + m_{21})(\kappa + m_{31} + m_{32}) + m_{23}(\kappa + m_{31})}.$$

O equilíbrio $E_5^{[3f-2s]}$ é viável se satisfaz

$$\begin{aligned} & (\omega + m_{21})(\kappa + m_{31} + m_{32}) + m_{23}(\kappa + m_{31}) \\ & \geq (m_{12} + m_{13})(\kappa\omega + m_{32}\omega + m_{23}\kappa) + m_{12}m_{31}\omega + m_{13}m_{21}\kappa \end{aligned} \quad (5.40)$$

Além disso, sempre que viável, $E_5^{[3f-2s]}$ é estável se

$$2z_1^{E_5} + m_{12} + m_{13} > 1, \quad (5.41)$$

$$\begin{aligned} 2z_1^{E_5}(\omega + m_{21} + m_{23}) + \omega(m_{12} + m_{13}) + m_{13}(m_{21} + m_{23}) + m_{12}m_{23} \\ > \omega + m_{21} + m_{23}, \end{aligned} \quad (5.42)$$

e

$$\begin{aligned} & 2z_1^{E_5}((\omega + m_{21} + m_{23})(\kappa + m_{31} + m_{32}) - m_{23}m_{32}) \\ & + (m_{12} + m_{13} - 1)(\omega + m_{21} + m_{23})(\kappa + m_{31} + m_{32}) > \\ & m_{21}(m_{32}m_{13} + m_{12}(\kappa + m_{31} + m_{32})) + m_{23}m_{32}(m_{12} + m_{13} - 1) \\ & + m_{31}(m_{12}m_{23} + m_{13}(\omega + m_{21} + m_{23})). \end{aligned} \quad (5.43)$$

Demonstração. Para a coexistência encontramos as coordenadas enunciadas nesta Proposição. Observe que se $z_1^{E_5} \geq 0$ dada pela condição (5.40) então $E_5^{[3f-2s]}$ será viável. A matriz Jacobiana de $E_5^{[3f-2s]}$ é dada por

$$J_{E_5}^{[3f-2s]} = \begin{pmatrix} 1 - 2z_1^{E_5} - m_{12} - m_{13} & m_{21} & m_{31} \\ m_{12} & -\omega - m_{21} - m_{23} & m_{32} \\ m_{13} & m_{23} & -\kappa - m_{31} - m_{32} \end{pmatrix},$$

daí, pelas condições de Routh-Hurwitz (Gradshteyn e Ryzhik, 2000) sobre os menores principais de $-J_{E_5}^{[3f-2s]}$ dadas por (5.41), (5.42) e (5.43), quando satisfeitas o equilíbrio será estável. \square

A condição de estabilidade (5.39) do ponto $E_1^{[3f-2s]}$ e a condição de viabilidade (5.40) de $E_5^{[3f-2s]}$ indicam a existência de uma bifurcação transcítica entre esses dois equilíbrios. A demonstração analítica para tal bifurcação é análoga ao que foi feito para o modelo bidimensional utilizando o Teorema de Sotomayor (Perko, 2001).

5.4 Resultados numéricos do modelo (5.35)

Nesta seção apresentamos uma breve discussão sobre as simulações numéricas que representam os resultados obtidos na análise de estabilidade do modelo (5.35). Dividimos a análise em quatro casos.

No primeiro caso, consideramos um cenário onde não existe migração da fonte para os sorvedouros ($m_{12} = 0$ e $m_{13} = 0$). As simulações indicam a sobrevivência da fonte e o colapso dos sorvedouros, veja uma ilustração na figura 9.

No segundo caso, onde não existe migração de P_2 para P_1 nem de P_2 para P_3 ($m_{21} = 0$ e $m_{23} = 0$). Os resultados indicam que para diferentes valores dos parâmetros (quando satisfazem as condições (5.37), (5.38) e (5.39)) podemos ter o colapso de P_1, P_2 e P_3 , portanto recaímos na proposição 13. Por outro lado, considerando uma combinação conveniente dos parâmetros, as simulações indicam a sobrevivência de P_1, P_2 e P_3 , o que nos leva à proposição 16. Assim, neste cenário, dependendo da combinação dos parâmetros temos casos particulares das proposições 13 e 16. Uma interpretação análoga pode ser feita para o caso em que não existe migração de P_3 para P_1 nem de P_3 para P_2 ($m_{31} = 0$ e $m_{32} = 0$).

No terceiro caso, em que não existe migração dos sorvedouros para a fonte ($m_{12}, m_{13}, m_{23}, m_{32} > 0$ e $m_{21} = m_{31} = 0$). As simulações indicam um comportamento análogo ao caso anterior. Portanto, este cenário conduz a casos particulares das proposições 13 e 16, ilustrado nas figuras 8 (a) e (b) respectivamente.

No quarto caso, em que existe migração entre a fonte e os sorvedouros e vice-versa ($m_{12}, m_{13}, m_{21}, m_{23}, m_{31}, m_{32} > 0$). Neste cenário, as simulações indicam que uma combinação dos parâmetros levam à coexistência de P_1, P_2 e P_3 , conforme ilustrado na figura 8 (b).

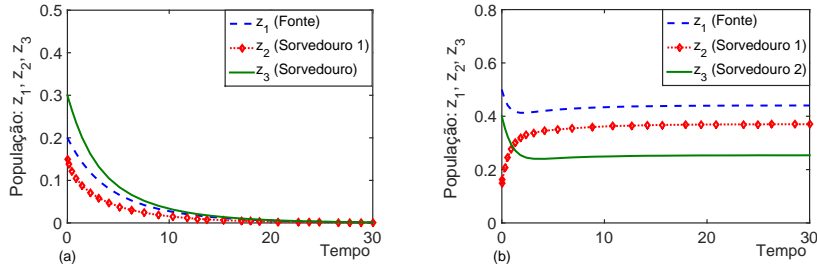


Figura 8: Solução do modelo (5.35): (a) estabilidade do equilíbrio $E_1^{[3f-2s]} = (0, 0, 0)$ satisfazendo as condições de estabilidade (5.37), (5.38) e (5.39). Valores numéricos considerados: $m_{12} = 0,8$, $m_{13} = 0,75$, $m_{21} = 0,4$, $m_{23} = 0,45$, $m_{31} = 0,15$, $m_{32} = 0,1$, $\omega = 0,95$ e $\kappa = 0,75$. (b) estabilidade do equilíbrio $E_5^{[3f-2s]} = (z_1, z_2, z_3)$ satisfazendo as condições de estabilidade (5.41), (5.42) e (5.43). Valores numéricos considerados: $m_{12} = 0,25$, $m_{13} = 0,75$, $m_{21} = 0,5$, $m_{23} = 0,05$, $m_{31} = 0,035$, $m_{32} = 0,5$, $\omega = 0,09$ e $\kappa = 0,84$.

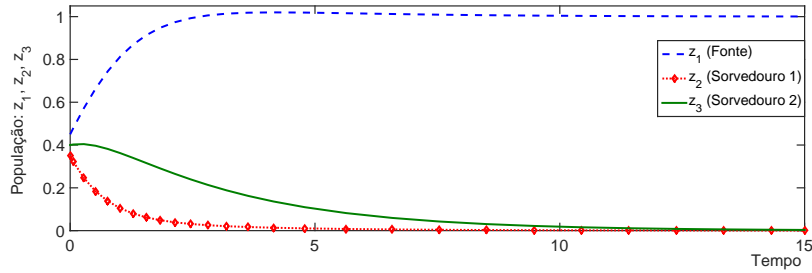


Figura 9: Solução do modelo (5.35): estabilidade do equilíbrio $E_2^{[3f-2s]} = (1, 0, 0)$. Valores numéricos considerados: $m_{12} = 0$, $m_{13} = 0$, $m_{21} = 0,5$, $m_{23} = 0,6$, $m_{31} = 0,1$, $m_{32} = 0,1$, $\omega = 0,3$ e $\kappa = 0,2$.

6 Conclusões

Nosso objetivo com este trabalho consistiu em propor um modelo matemático que pudesse descrever as relações de preservação ambiental de forma a esclarecer os contextos nos quais algumas variáveis assumem maior ou menor importância na preservação de determinada espécie. Em especial, concentramos nossa atenção no fenômeno de migração entre fragmentos de florestas de forma que fosse possível avaliar as condições em que a conexão entre fragmentos

possam favorecer a preservação de uma determinada espécie.

Discutimos vários cenários para o modelo, cujas simulações permitiram compreender como a fragmentação de habitat pode interferir na preservação de espécies ameaçadas. As simulações também evidenciaram a importância dos fragmentos estarem conectados por corredores estreitos de habitat, pois essa conexão pode permitir a sobrevivência de espécies em fragmentos inóspitos, ou seja, a migração de indivíduos da fonte para um sorvedouro pode ser suficiente para manter a sobrevivência da população em ambos os habitats.

Por exemplo, considere o cenário com uma fonte e dois sorvedouros em que não exista migração da fonte para os sorvedouros (veja o modelo(5.35)). Neste caso, tomando $m_{12} = m_{13} = 0$, $m_{21} = 0,5$, $m_{23} = 0,6$, $m_{31} = m_{32} = 0,1$, $\omega = 0,3$ e $\kappa = 0,2$ as simulações indicam o colapso dos sorvedouros e a sobrevivência da fonte. Por outro lado, se tomarmos $m_{12} = 0,3$ (caso em que existe migração da fonte para um dos sorvedouros) e mantendo os valores dos demais parâmetros, as simulações indicam que a solução do modelo converge para o equilíbrio $(z_1; z_2; z_3) = (0,85; 0,20; 0,30)$, ou seja, a migração da fonte para um dos sorvedouros pode levar à coexistência de P_1 , P_2 e P_3 . Portanto, a conexão entre os habitats pode ser um fator importante no que se refere à preservação de possíveis espécies ameaçadas.

Uma questão não abordada neste trabalho está relacionada com a importância que a geometria dos fragmentos e suas dimensões podem exercer na manutenção das espécies. É natural pensarmos que tanto o formato quanto as dimensões do habitat exerçam um papel importante na dinâmica da população. Assim, uma questão essencial seria discutir se existe um formato e um tamanho crítico que estabeleça condições suficientes para a sobrevivência em um determinado habitat. Outra questão não explorada diz respeito à análise numérica das condições de estabilidade do ponto de equilíbrio que representa a coexistência do modelo (4.20). Essas discussões ficam reservadas para estudos futuros.

Agradecimentos

Raul Abreu de Assis e Luciana Mafalda Elias de Assis agradecem o apoio da Universidade Estadual de Mato Grosso para a realização da pesquisa. Odair José Teixeira da Fonseca agradece ao Departamento Interdisciplinar de Tecnologia e Ciências, da Universidade Federal de Rondônia, pelo apoio no desenvolvimento da pesquisa.

Referências

- Boyce, W. E. e DiPrima, R. C. (1978). *Equações Diferenciais Elementares e Problemas de Valores de Contorno*, 6^a ed. Livros Técnicos e Científicos Editora S. A., Rio de Janeiro.
- Burden, R. e Faires, J. D. (2010). *Numerical Analysis*. Cengage, Boston, ninth edition edition.
- Cavalli-Sforza, L. e Cavalli-Sforza, F. (2002). *Quem Somos? História da Diversidade Humana*. Editora UNESP.
- Clark, C. W. (1990). *Mathematical bioeconomics: the optimal management of renewable resources*. Wiley Series, New York.
- Dingle, H. (1996). *Migration: The Biology of Life on the Move*. Oxford University Press, USA, 1 edition.
- Edelstein-Keshet, L. (1998). A mathematical approach to cytoskeletal assembly. *Eur Biophys J*, 24:521–531.
- Edelstein-Keshet, L. (2005). Mathematical models in biology (classics in applied mathematics). *Society for Industrial and Applied Mathematics, New York*.
- Gradshteyn, I. S. e Ryzhik, I. M. (2000). *Tables of Integrals, Series, and Products*. Academic Press, San Diego.
- Hixon, M. A. (1991). Species diversity: prey refuges modify the interactive effects of predation and competition. *Theor Popul Biol*, 39(2):178–200.
- Iverson, L. R. (1988). Land-use changes in illinois, asa: the influence of landscape attributes on current and historic land use. *Landscape Ecology*, 2(1):45–61.
- Kelly, M., Tuxen, K. A., e Stralberg, D. (2011). Mapping changes to vegetation pattern in a restoring wetland: Finding pattern metrics that are consistent across spatial scale and time. *Ecological Indicators*, 11(2):263–273.
- Murray, J. D. (1989). *Mathematical Biology*. Springer, New York.
- Perko, L. (2001). *Differential equations and dynamical systems*. Springer-Verlag, New York.

Rutledge, D. T. (2003). *Landscape indices as measures of the effects of fragmentation: can pattern reflect process? Em Doc Science Internal Series, vol. 98*. Wellington: Department of Conservation.

Simova, P. e Gdulava, K. (2012). Landscape indices behavior: a review of scale effects. *Applied geography*, 34:385–394.

