

Dinâmica Populacional em Meios Periódicos: Um Modelo Efetivo

L. A. D. Rodrigues¹, D. C. Mistro²,

Depto. de Matemática, CCNE–UFSM, 97.105-900 – Santa Maria, RS.

V. N. Höpner,

Mestrado em Modelagem Matemática, UNIJUÍ, Ijuí, RS.

Resumo. Neste trabalho, formulamos e analisamos um modelo matemático para dispersão populacional de uma única espécie em um meio heterogêneo. O meio é periódico apresentando alternadamente uma região favorável e outra menos favorável.

Construímos um modelo discreto efetivo com o principal propósito de obter uma descrição macroscópica para a dispersão de uma população em uma plantação extensa e periódica.

Palavras-chave: Modelos Efetivos; Múltiplas Escalas; Meios Periódicos.

1. Introdução

Em alguns problemas científicos de Matemática Aplicada, é comum ter que lidar com situações que apresentam variações sub-estruturais, tais como materiais formados de múltiplas constituições, placas laminares, fluxo de fluido viscoso através de um meio poroso e, em dinâmica populacional, a dispersão de uma população em um habitat heterogêneo (Holmes, 1995; Keller, 1980, 1977).

As características comuns dos problemas deste tipo é que eles possuem duas escalas de comprimento muito diferentes. A menor escala de comprimento é aquela da heterogeneidade, enquanto a maior é a escala do comportamento macroscópico.

Muitas vezes as equações que descrevem tais fenômenos são conhecidas, mas são difíceis de analisar. Isto porque as equações “microscópicas” contêm mais informações do que as necessárias para resolver de fato um problema específico. Conseqüentemente, é de interesse caracterizar o comportamento macroscópico por meio de equações nas quais as variações na pequena escala tenham sido eliminadas através de algum tipo de “média” espacial.

A introdução de uma média depende do fato dos problemas envolverem duas escalas bem distintas. O propósito da média é eliminar as variações sobre a pequena escala. Portanto

¹luizdiaz@ccne.ufsm.br

²diomar@ccne.ufsm.br

a região sobre a qual uma média espacial é tomada deve ser grande comparada com a escala pequena e, pequena se comparada com a escala grande. Algumas vezes quando esse propósito é atingido, o comportamento macroscópico é descrito por equações com exatamente a mesma forma daquelas que descrevem o comportamento na microescala, mas com constantes ou coeficientes variando lentamente no lugar dos coeficientes que variam na pequena escala. Em tais casos os coeficientes que variam lentamente são denominados *parâmetros efetivos* do meio.

Neste contexto, equações simplificadas são freqüentemente denominadas “equações homogeneizadas”, e um procedimento de substituir as equações originais por elas, é denominado “homogeneização” (Keller, 1977).

Um exemplo em dinâmica de populações é a dispersão de uma espécie em um meio heterogêneo. O meio é periódico apresentando alternadamente uma região favorável e outra menos favorável com diferentes taxas de crescimento e dispersão (Shigesada e Kawasaki, 1997; Shigesada et al., 1986). A idéia é obter uma equação efetiva em um meio homogêneo (escala macroscópica) na qual o coeficiente de difusão e a taxa de crescimento são tomados como médias apropriadas.

Neste trabalho formulamos e analisamos um modelo discreto tipo autômatos celulares para descrever a dinâmica de uma população de insetos herbívoros em um meio periódico, mais precisamente, em uma plantação extensa que apresenta variação periódica das plantas. Construímos um modelo matemático discreto de comportamento microscópico com o principal propósito de produzir uma descrição macroscópica do fenômeno.

2. Formulação do Modelo Discreto para Dispersão

Desenvolvemos o presente modelo com o objetivo de estudar a movimentação de insetos herbívoros em uma plantação extensa com textura periódica. As plantas estão distribuídas em fileiras (sulcos) apresentando alternadamente faixas cultivadas e não cultivadas (Figura 1).

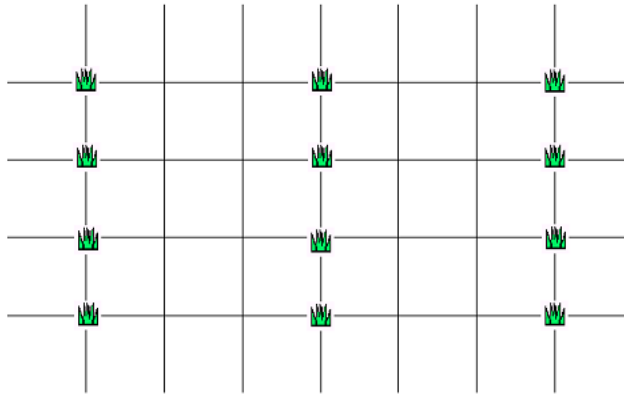


Figura 1: Plantação periódica em uma direção.

Consideramos o movimento dos insetos aleatório na procura de alimentos. Para levar em conta a tendência dos indivíduos permanecerem por mais tempo em regiões favoráveis, consideramos uma dispersão menor sobre as fileiras com plantas e maior nas regiões entre os sulcos.

Neste modelo inicial em que estamos mais interessados no processo dinâmico espacial da população, a dinâmica vital pode ser desprezada. O processo de interação será importante durante o período de colonização, o qual deve vir após a invasão. Portanto, a plantação será considerada estacionária, não há reposições ou perdas, e o número total de insetos permanece constante durante as simulações nesta primeira etapa.

O estado do sistema é representado atribuindo valores para a densidade populacional em cada vértice de um reticulado plano. A densidade de herbívoros no ponto (i, j) na etapa t é denotada por u_{ij}^t .

A regra de atualização para a densidade de insetos em cada célula levará em conta a movimentação dos indivíduos na direção de seus quatro vizinhos mais próximos. Portanto, a cada iteração, uma fração μ de insetos abandona sua posição distribuindo-se eqüitativamente entre os quatro vizinhos mais próximos, enquanto a fração restante $(1 - \mu)$ permanece na sua posição original.

A equação para a dispersão dos insetos é

$$u_{ij}^{t+1} = (1 - \mu)u_{ij}^t + \mu\bar{u}_{ij}^t, \quad (2.1)$$

onde \bar{u}_{ij}^t é a média da população de insetos dos quatro vizinhos mais próximos:

$$\bar{u}_{ij}^t = \frac{(u_{i-1,j} + u_{i+1,j} + u_{i,j-1} + u_{i,j+1})}{4}. \quad (2.2)$$

Diversos mecanismos são propostos na literatura especializada na tentativa de explicar a tendência dos insetos permanecerem por mais tempo em regiões favoráveis (Kareiva, 1983, 1986; Lewis e Schmitz, 1996; Rodrigues, 1998). Neste trabalho propomos uma alternativa simples: vamos considerar a fração de indivíduos que abandona sua posição, menor sobre as fileiras com plantas e maior nos espaços vazios entre as fileiras. Isto significa que os insetos se movimentam com menor intensidade nas regiões plantadas e, desta forma, acabam permanecendo mais sobre as plantas. Assim, tomamos a fração de abandono da posição dependente da posição, isto é,

$$\mu = \mu(i, j) = \begin{cases} \mu_1, & \text{nas posições com plantas;} \\ \mu_2, & \text{nas posições sem plantas,} \end{cases} \quad (2.3)$$

com $0 < \mu_1 < \mu_2$.

Para garantir uma maior confiabilidade nas predições do modelo, consideramos algumas funções de estado que são calculadas a cada etapa de tempo: número de indivíduos, distância quadrática média, distribuição espacial da população e velocidade de dispersão.

Como estamos interessados em analisar um processo de invasão, uma medida adequada da dispersão em processos de invasão iniciados pontualmente é a média ponderada do quadrado das distâncias, também chamada distância quadrática média e definida como:

$$\sigma^2 = \frac{\sum u_{ij}^t [(i - i_0)^2 + (j - j_0)^2]}{\sum u_{ij}^t}, \quad (2.4)$$

onde (i_0, j_0) representa a origem do processo de dispersão.

3. Simulações

As simulações foram realizadas em um reticulado de 80×80 com os indivíduos liberados em uma única posição no centro do domínio.

Inicialmente, determinamos o número de iterações para garantir que o processo de dispersão não sofresse influência das fronteiras, isto é, na escala de tempo considerada, os insetos não atingem as fronteiras.

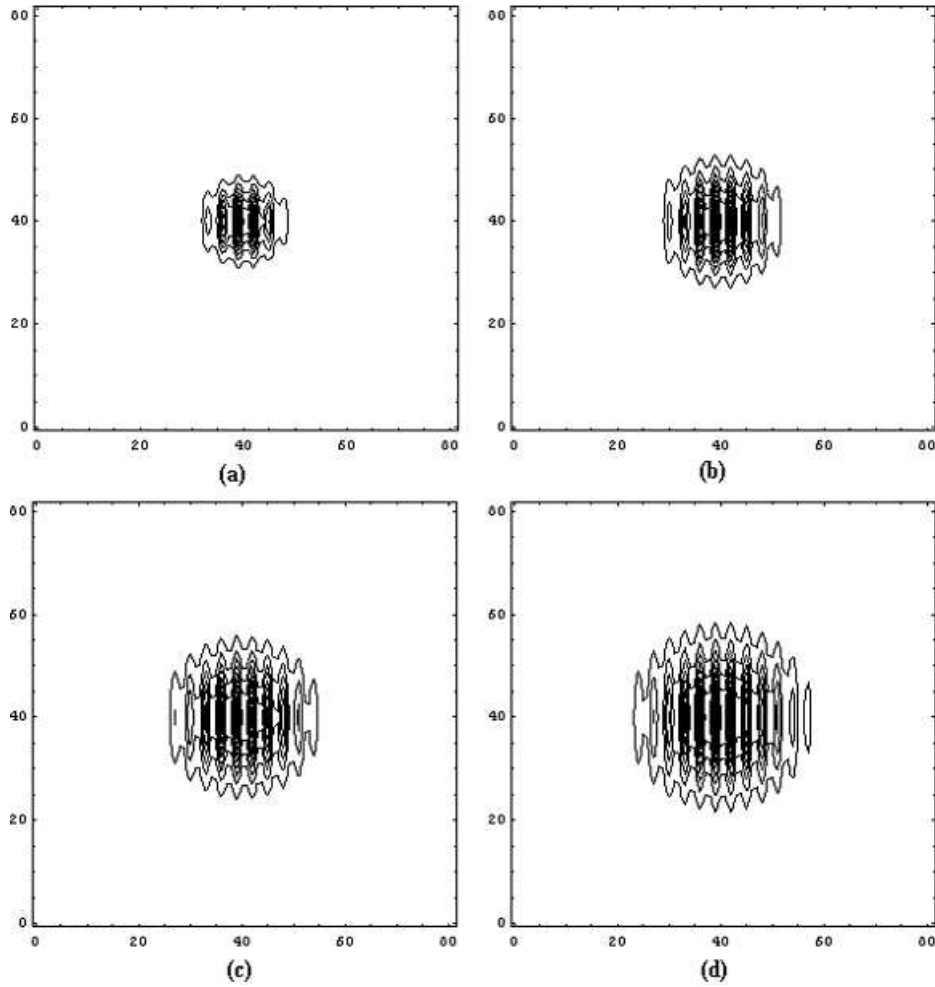


Figura 2: Densidade populacional representada em curvas de nível: (a) 50 iterações; (b) 100 iterações; (c) 150 iterações e (d) 200 iterações, para $\mu_1 = 0,4$ e $\mu_2 = 0,9$.

Consideramos uma plantação distribuída periodicamente no espaço, alternando fileiras com plantas e faixas vazias (Figura 1). Este padrão procura descrever macroscopicamente uma plantação regularmente espaçada e de grandes dimensões.

Escolhemos o valor $\mu_1 = 0,4$ nas posições ocupadas por plantas e $\mu_2 = 0,9$ para as posições sem plantas.

Observamos nas simulações que uma taxa de movimentação menor sobre as fileiras com plantas produz, de fato, uma maior concentração de insetos nas plantas hospedeiras (Figura 2).

A figura 3 mostra a distribuição espacial (densidade) dos insetos após 200 etapas de movimentação.

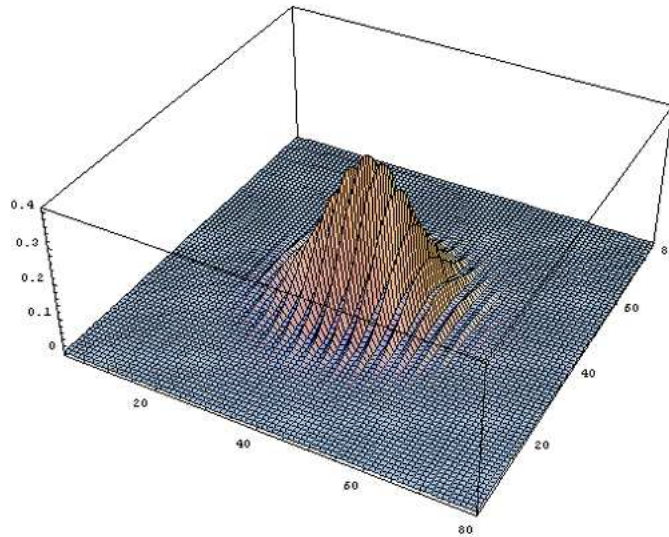


Figura 3: Densidade populacional de herbívoros após 200 iterações para $\mu_1 = 0,4$ e $\mu_2 = 0,9$.

Na figura 4 mostramos a comparação entre a distância quadrática média para difusão simples com coeficiente $\mu_1 = 0,4$ (linha preta) e $\mu_2 = 0,9$ (linha azul) em um meio homogêneo e a distância quadrática média em um meio periódico com $\mu_1 = 0,4$ e $\mu_2 = 0,9$ (linha vermelha).

Observamos que, do ponto de vista macroscópico, a distância quadrática média no meio periódico é linear em t , caracterizando um processo difusivo clássico com coeficiente de difusão "médio" $\bar{\mu}$. Portanto, calculamos o coeficiente médio a partir do coeficiente angular da reta correspondente na figura 4. A média obtida é a média harmônica entre μ_1 e μ_2 dada pela seguinte fórmula:

$$\bar{\mu} = \frac{(l_1 + l_2)\mu_1\mu_2}{l_1\mu_2 + l_2\mu_1}, \quad (3.5)$$

onde l_1 é a largura da faixa com plantas e l_2 é a largura da faixa não cultivada.

Assim, o modelo efetivo é dado pela equação

$$u_{ij}^{t+1} = (1 - \bar{\mu})u_{ij}^t + \bar{\mu}u_{ij}^t \quad (3.6)$$

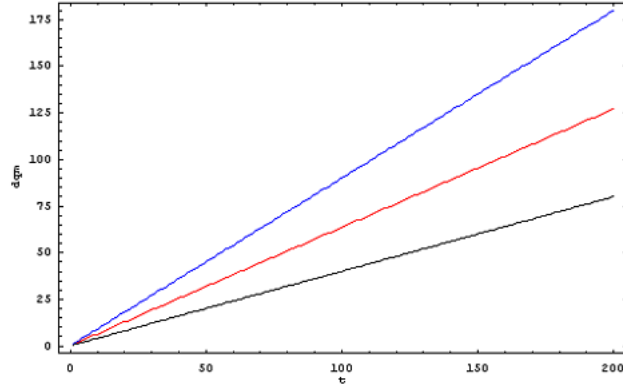


Figura 4: Distância quadrática média para difusão simples com coeficiente $\mu = 0,4$ (linha de baixo) e $\mu = 0,9$ (linha de cima) em um meio homogêneo e distância quadrática média em um meio periódico com $\mu = 0,4$ e $\mu = 0,9$ (linha do meio).

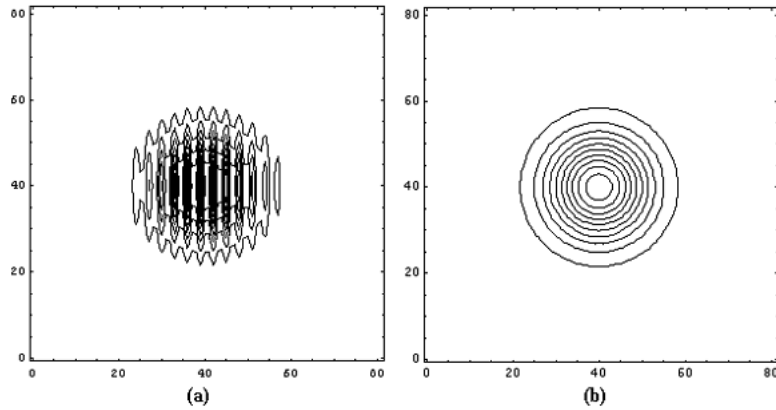


Figura 5: Curvas de nível da densidade populacional de insetos: (a) para $\mu = 0,4$ e $\mu = 0,9$ e (b) para $\bar{\mu} = 0,635234$.

onde $\bar{\mu}$ é calculado pela fórmula (2.3) e $\bar{u}_{i,j}^t$ é a média da população de insetos dos quatro vizinhos mais próximos.

Este resultado é análogo aos obtidos por (Shigesada et al., 1986) para a descrição macroscópica de fenômenos de múltiplas escalas espaciais nos quais os efeitos da heterogeneidade da microescala são incorporados através de médias apropriadas. O modelo efetivo na escala macroscópica representa a dispersão dos insetos herbívoros em um meio periódico com coeficiente de difusão médio dado pela média harmônica. Nesta escala de descrição, algumas informações são perdidas como, por exemplo, o padrão espacial da distribuição dos herbívoros que apresenta maiores concentrações sobre as fileiras com plantas. Isto é, quando observamos o processo na escala microscópica (Figura 5(a)) vemos as diferenças de

concentrações que não são observadas na escala macro (Figura 5(b)).

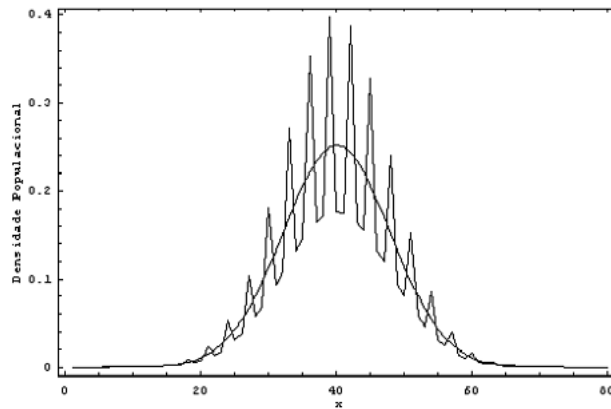


Figura 6: Corte transversal na distribuição espacial em um meio periódico e na correspondente distribuição com difusibilidade média.

A figura 6 mostra um corte transversal na distribuição espacial dos insetos nas duas escalas: a linha suave representa o processo de dispersão médio (escala macroscópica), enquanto o gráfico com oscilações indica a diferença de concentração entre os sulcos e as regiões sem plantas (escala microscópica).

O modelo macroscópico fornece, em geral, as informações suficientes para análise do fenômeno de invasão, como por exemplo, velocidade média de invasão e população total. Em outras palavras, o modelo com coeficiente de difusão periódico por ser substituído por um modelo (mais simples!) com coeficiente médio $\bar{\mu}$ no qual as informações microscópicas necessárias para descrever o processo de invasão são incorporadas através do coeficiente médio.

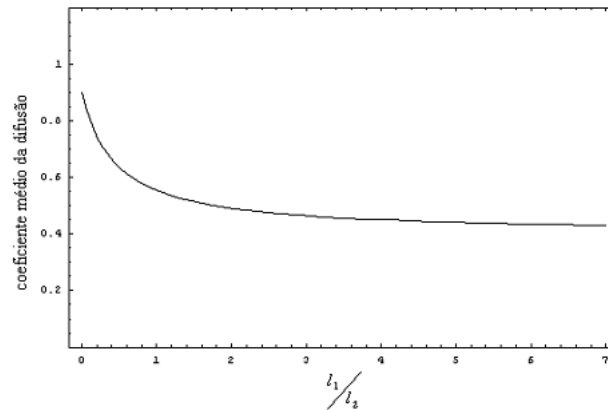


Figura 7: Difusibilidade média em função da razão entre as larguras das faixas.

Na figura 7, mostramos a variação do coeficiente médio $\bar{\mu}$ em função da razão entre as larguras das faixas l_1 e l_2 da plantação, para $\mu_1 = 0,4$ e $\mu_2 = 0,9$. Para $\frac{l_1}{l_2} \cong 0$ ($l_1 \ll l_2$), o coeficiente médio é aproximadamente igual a $\bar{\mu} \cong \mu_2 = 0,9$. Isto significa que, se a largura das faixas sem plantas é muito maior do que a largura das faixas com plantas, o processo de dispersão dos insetos é aproximado por um modelo difusivo clássico com coeficiente de difusão médio aproximadamente igual ao coeficiente da região sem plantas. Por outro lado, quando a razão $\frac{l_1}{l_2} > 1$, o coeficiente médio aproxima-se rapidamente de $\bar{\mu} \cong \mu_1 = 0,4$. Isto quer dizer que quando a largura das faixas sem plantas é pequena em relação às faixas plantadas, os insetos se movimentam por difusão simples com coeficiente médio aproximadamente igual ao coeficiente de movimentação da região com vegetação, pois há uma maior permanência dos insetos sobre as plantas. Portanto, em uma plantação esparsa, a dispersão será mais rápida do que em uma plantação cujas fileiras com plantas estão mais próximas.

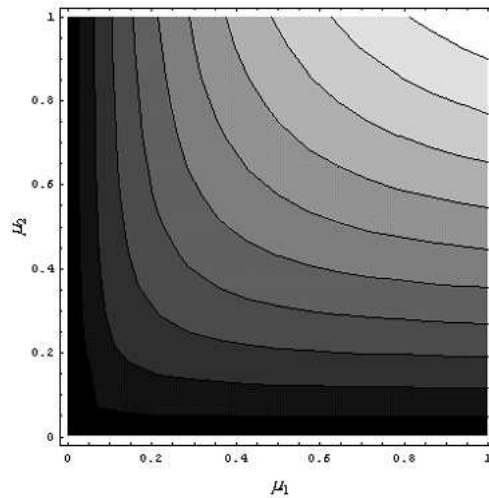


Figura 8: Curvas de nível de mesma difusibilidade.

A figura 8 mostra as curvas de mesmo coeficiente de difusão médio, para l_1 e l_2 fixos. Sobre cada curva de nível da figura, o coeficiente de difusão médio é o mesmo. Isto é, para diferentes pares de μ_1 e μ_2 , temos o mesmo coeficiente médio. Assim, diferentes combinações das taxas de movimentação no meio periódico podem ser representadas pelo mesmo modelo efetivo na macroescala e, portanto apresentar a mesma velocidade média de invasão.

4. Conclusões

O principal resultado deste trabalho é a determinação de modelos efetivos para a dispersão de insetos herbívoros em plantações extensas e com distribuição periódica das plantas. Consideramos uma plantação suficientemente grande em comparação com a escala espacial de variação periódica da distribuição das plantas.

Observamos, através das simulações, que uma redução na taxa de movimentação dos insetos sobre as fileiras com plantas representa um mecanismo efetivo para descrever uma maior fixação dos insetos nas plantas. Este mecanismo é consideravelmente mais simples do que os propostos na literatura para explicar este comportamento dos insetos.

Verificamos ainda que o processo de dispersão em um meio periódico (com coeficiente de difusão variável) pode ser representado macroscopicamente por uma difusão clássica com coeficiente de difusão médio. O coeficiente médio, calculado a partir do coeficiente angular da reta que representa a distância quadrática média de dispersão no meio periódico, coincide com a média harmônica do coeficiente de difusão no meio periódico. O resultado é equivalente ao determinado por (Shigesada et al., 1986) utilizando um modelo contínuo para descrever a dispersão populacional em um meio heterogêneo.

O modelo efetivo discreto tem a mesma forma que o modelo no meio periódico correspondente, porém com a taxa de movimentação periódica substituída por sua média harmônica. Ainda que se percam informações microscópicas da distribuição espacial dos insetos (tomada em média pelo modelo macroscópico), no processo inicial de invasão, o modelo efetivo é uma excelente representação de seus aspectos macroscópicos.

Em um processo de invasão, a razão entre as larguras das faixas plantadas e sem plantas é determinante para o cálculo do coeficiente médio do modelo efetivo e, portanto, para a velocidade de invasão. Em uma plantação em que as fileiras estão mais afastadas o modelo prevê uma dispersão mais rápida enquanto em uma plantação com sulcos mais próximos a dispersão é mais lenta.

A fórmula (3.5) para o cálculo do coeficiente médio de difusão, foi estabelecida para domínios unidimensionais. No entanto, mesmo sem oferecer uma prova rigorosa, os resultados numéricos obtidos sugerem que a fórmula pode ser usada no cálculo de coeficientes médios para plantações periódicas nas duas direções do domínio, considerando a razão entre as posições plantadas e não plantadas. Portanto, o mesmo modelo efetivo pode representar diferentes distribuições espaciais da plantação, basta que a razão entre as posições com plantas e sem plantas seja a mesma.

Referências

- Holmes, M. H. (1995). *Introduction to Perturbation Methods*. Springer-Verlag.
- Kareiva, P. (1983). *Influence of Vegetation Texture on Herbivore Populations: Resource Concentration and Herbivore Movement in Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*, R. F. Denno & M. S. McClure (eds.), páginas 259–289. Academic Press.
- Kareiva, P. (1986). *Trivial Movement and Foraging by Crop Colonizers in Ecological Theory and Integrated Pest Management Practice*, M. Kogan (ed.), páginas 59–82. John Wiley & Sons.
- Keller, J. B. (1977). *Effective Behavior of Heterogeneous Media in Statistical Mech. and Statist. Meth. in Th. and Application*, U. Landman (ed.), páginas 631–644. Plenum.

- Keller, J. B. (1980). *Darcy's Law for Flow in Porous Media and the Two-Space Method in Nonlinear Problems in Mechanics*, R. Sternberg (ed.), páginas 429–443. Springer.
- Lewis, M. A. e Schmitz, G. (1996). Biological invasion of an organism with separate mobile and stationary states: Modeling and analysis. *Forma*, 11:1–25.
- Rodrigues, L. A. D. (1998). *O Acaso e a Decisão: Modelos Matemáticos para Dispersão Populacional*. PhD thesis, Matemática Aplicada, IMECC-UNICAMP, Campinas/SP.
- Shigesada, N. e Kawasaki, K. (1997). *Biological Invasions: Theory and Practice*. Oxford University Press.
- Shigesada, N., Kawasaki, K., e Teramoto, E. (1986). Traveling periodic waves in heterogeneous environments. *Theoretical Population Biology*, 30:143–160.