

# Dispersão de longo alcance e Efeito Allee

Salvador Lou Vega<sup>1</sup>,

Lab. Epifisma, IMECC – UNICAMP, 13.083-859, Campinas/SP.

Wilson Castro Ferreira Jr.<sup>2</sup>,

DMA-IMECC – UNICAMP, 13.083-859, Campinas/SP.

**Resumo.** Apresentamos um modelo matemático que acopla uma dinâmica de reprodução com Efeito Allee e a dispersão de longa distância. Analisamos a dinâmica local do modelo determinando os pontos de equilíbrio e as suas estabilidades, para então analisar o processo de dispersão. Analisamos o modelo de dispersão por meio de simulação numérica, com o objetivo de observar o deslocamento da população e obter a velocidade de expansão da frente da invasão. O Efeito Allee no modelo gerou velocidades constantes de expansão. Observamos que a velocidade de expansão depende do valor da densidade crítica introduzida pelo Efeito Allee. Embora a dispersão de longa distância aumente a velocidade de expansão, um Efeito Allee muito forte reduz a diferença entre as velocidades de expansão por dispersão local e a longa distância.

**Palavras-chave:** *Efeito Allee, Dispersão a longa distância, equações de integro-diferença.*

## 1. Introdução

O Efeito Allee *demográfico* (de aqui em diante Efeito Allee) é definido como uma relação positiva entre a aptidão reprodutiva dos indivíduos de uma espécie e a densidade ou frequência de conspecíficos (Taylor e Hastings, 2005) (Stephens e Sutherland, 1999). Em outras palavras, um indivíduo de uma população sujeita ao Efeito Allee, diminuirá a sua aptidão reprodutiva quando a densidade de conspecíficos for baixa.

Além de desempenhar um papel potencial na extinção de espécies raras ou em perigo, a relevância do Efeito Allee nos processos invasivos esta sendo reconhecida nos últimos anos (Taylor e Hastings, 2005),(Parker, 2004).

---

<sup>1</sup>slouvega@gmail.com

<sup>2</sup>wilson@ime.unicamp.br

Baixas densidades populacionais na frente de uma invasão apresenta uma oportunidade para a ocorrência do Efeito Allee, e assim alterar a dinâmica de invasão. Vários fenômenos podem dar origem ao Efeito Allee, embora uma das causas principais, seja a redução da probabilidade de acasalamento em espécies sexuadas, devido à diminuição da taxa de encontros entre indivíduos (Boukal e Berec, 2002). Este tipo de Efeito Allee é comum em espécies animais, embora seja natural que ocorra também em plantas, especialmente aquelas polinizadas por intermédio do vento (Groom, 1998; Davis et al., 2005).

Quando modelamos uma invasão, o espaço se torna importante, e o Efeito Allee em conjunto com os processos espaciais (dispersão), nos revelam o seu impacto no processo biológico. O processo de dispersão de organismos pode ser modelado de forma determinística por meio de equações de reação - difusão (RD) ou por equações integro-diferenciais (IDE) (Hastings et al., 2005).

Os modelos RD assumem que os organismos se dispersam de acordo com uma distribuição normal, e predizem velocidades constantes de invasão (Murray, 1989). Os modelos IDE são mais flexíveis, no sentido de que eles incorporam de forma explícita núcleos de dispersão (distribuições de probabilidade de dispersão), o que permite modelar uma maior variedade de padrões de dispersão dos organismos (Kot, 1996). Estes modelos podem gerar velocidades constantes ou aceleradas de invasão dependendo do núcleo de dispersão. Além disso, os modelos IDE, oferecem a opção de introduzir a dispersão a longa distância (LD). Os modelos IDE que consideram a dispersão LD geram velocidades maiores de expansão.

Um núcleo de dispersão Gaussiano, representa bem vários processos de dispersão local. A dispersão a LD é modelada utilizando distribuições de probabilidade com maior "kurtosis" do que a Gaussiana. A kurtosis é uma medida da espessura da extremidade da distribuição (Clark, 1998; Lutscher, 2007).

A dispersão LD é considerada como um processo eventual ou estocástico (Higgins, 2003), e os mecanismos de dispersão podem ser diferentes para a dispersão local. Uma abordagem para modelar o processo de dispersão LD, é considerar que uma pequena fração da população se dispersa como LD, devido a fatores eventuais. Este fato pode favorecer a ocorrência do Efeito Allee na frente da invasão. Existe evidência de limitação na reprodução em plantas, na frente de invasão, devido à limitação de pólen (Davis et al., 2005) que está relacionado com baixas densidades

(Davis et al., 2005; Groom, 1998). Neste estudo abordamos este tema, analisando um modelo de dispersão a longa distância de uma planta invasora sujeita a Efeito Allee. O modelo foi elaborado utilizando equações de Integro-diferença e incorporando o Efeito Allee na dinâmica reprodutiva. Assumimos que o Efeito Allee é consequência da limitação de pólen, e modelamos tal efeito, por meio de uma função que descreve a probabilidade de encontro pólen-óvulo segundo a densidade de plantas. Através do modelo, procuramos determinar o impacto do Efeito Allee na velocidade de expansão da população da planta.

## **2. Objetivos**

- Elaborar um modelo de dispersão de longo alcance de uma planta invasora sujeita a Efeito Allee;
- Determinar a influência da capacidade reprodutiva e o Efeito Allee sobre a velocidade de expansão;
- Determinar a influência do Efeito Allee sobre a fração da população que se dispersa longas distâncias.

## **3. Metodologia**

Apresentamos um modelo de reprodução e dispersão de uma planta invasora sujeita a Efeito Allee. A construção do modelo é feita em duas etapas: a) formulação do modelo de crescimento populacional local da população, e b) incorporação do processo de dispersão.

Para o modelo consideramos uma planta com fases bem definidas, uma de crescimento e outra de reprodução e dispersão. Portanto é razoável que utilizemos equações de diferença e integro-diferença para a modelagem das dinâmicas de reprodução e dispersão respectivamente.

### 3.1. Modelo discreto de crescimento populacional local denso-dependente com Efeito Allee

Para a modelagem da dinâmica populacional local dividimos a população de plantas em duas subpopulações: a) as plantas reprodutivas, as quais se reproduzem e geram as sementes, e b) as sementes. Tomamos uma escala de tempo de forma que o tempo de geração seja unitário, e assumimos que uma semente leva uma geração para torna-se reprodutiva. Escrevendo  $n_t$  como a densidade de plantas no começo da época reprodutiva da geração  $t$ , e  $s_t$  como a quantidade de sementes que as plantas produzem durante a época reprodutiva, modelamos a densidade populacional na seguinte geração  $t + 1$  como:

$$n_{t+1} = n_t - \mu n_t + \beta s_t \quad (3.1)$$

onde  $\mu$  é a proporção de mortes de plantas durante uma geração e  $\beta$  é a proporção de sementes que germinam e se estabelecem como plântulas. O termo  $s_t$  representa a taxa de reprodução da população. Supondo que cada planta reprodutiva produz em média  $f$  óvulos por época reprodutiva, definimos a taxa de reprodução per capita ( $r$ ) como o número de óvulos fecundados por planta por geração:

$$\hat{r} = f \cdot \lambda, \quad (3.2)$$

onde  $\lambda$  é a taxa de fecundação, ou seja a proporção média de óvulos fecundados por planta por época reprodutiva. A produção total de sementes em uma geração é dada por

$$s_t = \hat{r} \cdot n_t \quad (3.3)$$

A taxa reprodutiva per capita nem sempre é constante. Às vezes, ela depende da densidade populacional, como pode ser no caso do efeito Allee causado pela limitação de pólen. A probabilidade de um óvulo ser fecundado, está correlacionado positivamente com a abundância local de pólen, e a abundância de pólen está correlacionado positivamente com a densidade de plantas doadoras de pólen (Groom, 1998; Davis et al., 2005). Levando isto em consideração, modelamos a taxa de reprodução per capita ( $r$ ) de forma que a proporção de óvulos fecundados por geração ( $\lambda$ ) seja uma função dependente da densidade:

$$\hat{r}(n_t) = f \cdot \lambda(n_t)$$

Para modelar a taxa de reprodução per capita, multiplicamos a taxa de fecundação ( $\lambda$ ) por uma função de probabilidade de encontro pólen-óvulo. Utilizamos a forma funcional hipérbola retangular (RH) ( $P(n, \sigma) = (\frac{n}{\theta+n})$ ) proposta por Dennis (1989), para descrever a probabilidade de encontros entre espécies sexuadas em função da densidade populacional. O parâmetro  $\theta$  é referido como a constante de Efeito Allee, e representa a densidade populacional, na qual um indivíduo tem probabilidade  $\frac{1}{2}$  de se acasalar. Introduzindo a probabilidade de encontro pólen-óvulo na taxa reprodutiva ( $\hat{r}(n_t)$ ), modelamos a densidade de indivíduos no tempo  $t + 1$  da forma seguinte:

$$n_{t+1} = n_t - \mu n_t + \beta \hat{r} \left( \frac{n_t}{\theta + n_t} \right) \cdot n_t \quad (3.4)$$

onde  $\hat{r} = f\lambda$ , que é a máxima taxa de reprodução per capita que a população pode alcançar. A equação (3.4) não apresenta saturação da população para densidades grandes. Uma maneira simples de modelar a saturação da densidade, é considerar que a probabilidade de uma plântula em chegar a planta reprodutiva diminuía linearmente com a densidade de plantas:

$$\gamma_{(n_t)} = 1 - \frac{n_t}{k}, \quad (3.5)$$

onde  $k$  é a densidade de plantas, em que a probabilidade de uma plântula chegue a planta reprodutiva é nula. Introduzindo este fator  $\gamma_{(n_t)}$  no modelo de crescimento obtemos:

$$n_{t+1} = n_t - \mu n_t + \beta \hat{r} \left( \frac{n_t}{\theta + n_t} \right) n_t \cdot \left( 1 - \frac{n_t}{k} \right) \quad (3.6)$$

A equação (3.6) representa o modelo geral de crescimento populacional considerando o efeito Allee por limitação de pólen, e o fator de saturação da densidade populacional.

### 3.2. Modelo espacial: processo de dispersão

O modelo de crescimento populacional local divide a população em duas subpopulações: a) as plantas reprodutivas, e b) as sementes. As sementes são a parte da população que se dispersa. Assumindo uma dispersão direcionada, modelamos o processo de dispersão em apenas uma direção. Considerando uma região unidimensional  $\Omega$ , definimos  $n_t(x)$  como a densidade de plantas reprodutivas num ponto  $x \in \Omega$ , e  $\hat{s}_t(x)$  como a densidade de sementes em  $x \in \Omega$  após do processo de dispersão. O termo  $\hat{s}_t(x)$  inclui as sementes produzidas pelas plantas em  $\Omega$  que se dispersam e chegam a  $x$ . Desta forma, a distribuição espacial da densidade de plantas na geração  $t + 1$  é:

$$n_{t+1}(x) = n_t(x) - \mu n_t(x) + \beta \hat{s}_t(x) \cdot \left(1 - \frac{n_t(x)}{k}\right) \quad (3.7)$$

No caso de excluir o processo de dispersão, temos que  $\hat{s}_t(x) = s_t(x)$ , e obtemos o modelo de crescimento local, onde  $s_t(x)$  são as sementes produzidas pelas plantas reprodutivas em  $x$ . Para descrever o processo de dispersão das sementes introduzimos o núcleo de dispersão unidimensional  $k(x, y)$ , que representa a probabilidade de uma semente em  $y$ , se dispersar até a posição  $x$ . A densidade de sementes após do processo de dispersão,  $\hat{s}_t(x)$ , é dado pelo produto da densidade de sementes no ponto  $y$  antes da dispersão  $s_t(y)$  e o núcleo de dispersão  $k(x, y)$ , logo, somando em  $y \in \Omega$ :

$$\hat{s}_t(x) = \int_{\Omega} k(x, y) \cdot s_t(y) dy \quad (3.8)$$

Assumindo que a planta se dispersa num habitat homogêneo e que o processo de dispersão é isotrópico, consideramos um núcleo de dispersão simétrico que depende somente da distância relativa  $|x - y|$ . O núcleo  $k(x, y)$  é uma função integrável que satisfaz  $k(x, y) \geq 0$  e  $\int_{\Omega} k(x, y) dy = 1$ . Assim, a proporção de sementes que chegam a  $x$  desde um intervalo  $[a, b] \in \Omega$  é  $\int_a^b k(x, y) dy$ . Incorporando o processo de dispersão no modelo de crescimento, temos que a densidade de plantas em  $x$  no tempo  $t + 1$  é:

$$n_{t+1}(x) = n_t(x) + \left( \beta \int_{\Omega} k(x, y) \cdot s_t(y) dy \right) \left( 1 - \frac{n_t(x)}{k} \right) \quad (3.9)$$

O núcleo de dispersão representa o padrão de dispersão das sementes. Núcleos mistos descrevem a dispersão quando distintos processos controlam o movimento de indivíduos sob circunstâncias diferentes (Higgins, 2003). Para a modelagem da dispersão da planta, usamos um núcleo misto que representa a dispersão local e dispersão a longa distância. Consideramos que a maior parte das sementes se dispersa localmente com uma distribuição Gaussiana, e uma pequena fração das sementes se dispersa a longa distância segundo uma distribuição com kurtosis. Usamos a forma funcional utilizada por Clark (1998), que representa uma família de núcleos de dispersão:

$$k(x) = \frac{c}{2\alpha\Gamma(\frac{1}{c})} e^{-|\frac{x}{\alpha}|^c} \quad (3.10)$$

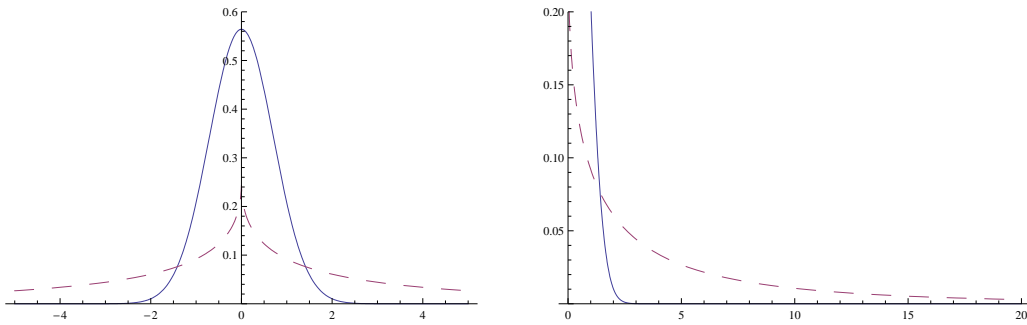


Figura 1: Núcleos de dispersão usados para modelar o processo de dispersão. (—)  $c = 2$ , corresponde a um núcleo Gaussiano; (- - -)  $c = \frac{1}{2}$ , corresponde a um núcleo com extremidade grossa. Ambos núcleos apresentam uma variância igual a um ( $\alpha = 1$ ).

onde  $\alpha$  e  $c$  são parâmetros que representam a distância (variância) e a forma da curva, respectivamente. Utilizamos esta forma funcional com um  $c = 2$  que corresponde ao núcleo Gaussiano, e usamos um  $c = \frac{1}{2}$  para obter um núcleo com maior kurtosis (Figura 1). A combinação destas duas distribuições formam nosso núcleo de dispersão. Para nosso núcleo consideramos uma variância igual a um ( $\alpha = 1$ ). Desta forma o modelo de dispersão geral toma a forma:

$$n_{t+1}(x) = (1 - p) \left[ (1 - \mu)n_t(x) + \left( \beta \int_{\Omega} k_1(x, y) \cdot s_t(y) dy \right) \left( 1 - \frac{n_t(x)}{k} \right) \right] +$$

$$p \left[ (1 - \mu)n_t(x) + \left( \beta \int_{\Omega} k_2(x, y) \cdot s_t(y) dy \right) \left( 1 - \frac{n_t(x)}{k} \right) \right]$$

onde  $k_1$  é o núcleo Gaussiano,  $k_2$  é o núcleo de dispersão LD, e  $p$  é a fração de sementes que se dispersam de acordo ao núcleo  $k_2$ .

### 3.3. Análise do Modelo

Para a análise do modelo introduzimos as novas variáveis adimensionais  $N_t = \frac{n_t}{k}$ ,  $\sigma = \frac{\theta}{k}$  e  $S_t = \frac{s_t}{k}$  que representam as densidades populacionais e de sementes relativas à densidade  $k$ . Introduzimos também o parâmetro  $r = \beta\hat{r}$ , que representa a taxa reprodutiva per capita efetiva, isto é, a taxa de produção de sementes por planta que conseguem chegar até o estado de plântula.

Examinamos primeiro a dinâmica local do modelo, através da análise de pontos de equilíbrio e as suas estabilidades em função dos parâmetros reprodutivos ( $r, \mu$ ) e a constante do Efeito Allee ( $\sigma$ ), para então analisar o modelo espacial e obtermos informação sobre a velocidade de invasão em função dos parâmetros reprodutivos e a constante do Efeito Allee.

Para determinar a influência do Efeito Allee na dinâmica de invasão, recorreremos a métodos numéricos, analisando o modelo de reprodução e dispersão com Efeito Allee e comparando-o com a simulação numérica do modelo padrão (sem o Efeito Allee).

A simulação numérica consistiu em calcular recursivamente o modelo, a distribuição espacial da população a cada geração a partir de uma condição inicial. Isto nos permitiu observar o deslocamento da frente da população a cada geração. Como condição inicial tomamos uma densidade populacional de  $N_0 = 0.7$  distribuída em um espaço de uma unidade de distância.

Através da simulação numérica, obtivemos a distribuição espacial da população para cada geração, o que nos permitiu observar a sua expansão espacial. O cálculo numérico das integrais foi feito através do método de Simpson, discretizando o espaço com intervalos de 0.1. O domínio espacial utilizado para observar a dinâmica de reprodução e dispersão foi de  $[-100, 100]$  e por um espaço de tempo de 100 gerações.

A partir da simulação numérica calculamos a velocidade de expansão. Consideramos como a frente da invasão o ponto mais afastado da origem, no qual a densi-



dade populacional ultrapassa uma densidade limiar predeterminada ( $N = 0.01$ ). A velocidade de expansão é a diferença entre a posição da frente da invasão na última geração e a posição da frente na geração anterior. Considerando as incertezas da análise numérica, calculamos a velocidade de expansão como a média dos deslocamentos da frente da invasão durante a última metade das gerações simuladas.

A velocidade da frente da invasão foi avaliada para diferentes valores dos parâmetros reprodutivos ( $r, \mu$ ) e para um intervalo de valores da constante de Efeito Allee ( $\sigma$ ), para os quais o ponto de equilíbrio de capacidade de suporte é estável.

## 4. Resultados

### 4.1. Dinâmica do modelo de crescimento populacional com Efeito Allee local

#### 4.1.1 Pontos de Equilíbrio

Podemos escrever o modelo de crescimento local da forma seguinte:

$$N_{t+1} = F(N_t) = N_t \cdot f(N_t) \quad (4.11)$$

onde  $f(N_t)$  representa o crescimento per capita da população, dada por:

$$f(N_t) = 1 - \mu + r \left( \frac{N_t}{\sigma + N_t} \right) (1 - N_t) \quad (4.12)$$

Os pontos de equilíbrio ( $N^*$ ) do modelo satisfazem

$$N^* = F(N^*) = N^* f(N^*) \quad \implies \begin{cases} N^* = 0 & \text{Ponto Trivial} \\ f(N^*) = 1 & \text{Pontos não triviais} \end{cases} \quad (4.13)$$

O modelo local apresenta o ponto de equilíbrio trivial  $N_o = 0$ . Os pontos de equilíbrio não triviais satisfazem a equação  $f(N_t) = 1$ , que podemos escrever da seguinte forma:

$$-\mu + r \left( \frac{N_t}{\sigma + N_t} \right) (1 - N_t) = 0 \quad (4.14)$$

Resolvendo a equação (4.14) e incluindo o ponto de equilíbrio trivial, obtemos os pontos de equilíbrio do modelo:

$$N_o = 0 \quad (4.15)$$

$$N_1 = \frac{1-\gamma}{2} - \frac{1}{2}\sqrt{(1-\gamma)^2 - 4\sigma\gamma} \quad (4.16)$$

$$N_2 = \frac{1-\gamma}{2} + \frac{1}{2}\sqrt{(1-\gamma)^2 - 4\sigma\gamma} \quad (4.17)$$

Onde  $\gamma = \frac{\mu}{r}$ . Os pontos de equilíbrio não triviais dependem dos parâmetros  $(\gamma, \sigma)$ . A condição (4.18) é necessária para a que  $N_1$  e  $N_2$  sejam raízes reais (Figura 2).

$$\frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma} \geq \sigma \quad (4.18)$$

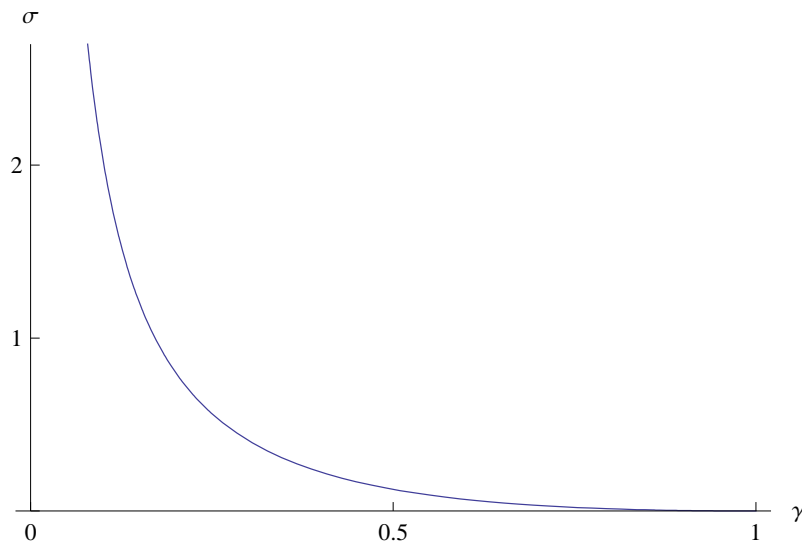


Figura 2: Gráfico da desigualdade  $\sigma \leq \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$ .

A região abaixo da curva  $\sigma = \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$ , corresponde aos valores dos parâmetros  $\sigma$  e  $\gamma$  para os quais existam pontos não triviais. A curva representa a existência de apenas um ponto de equilíbrio não trivial. Neste caso o ponto de equilíbrio é um

ponto de bifurcação. Quando  $\frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma} = \sigma$ , temos que  $N_1 = N_2$ , e o sistema apresenta um único ponto de equilíbrio não trivial ( $N^* = \frac{1-\gamma}{2}$ ) (Figuras 3). Este ponto de equilíbrio, representa um ponto de bifurcação, e portanto  $N^*$  satisfaz

$$F'(N^*) = f(N^*) + N^* f'(N^*) = 1 \quad \implies \quad f'(N^*) = 0 \quad (4.19)$$

O ponto  $N^*$  bifurca-se em dois pontos de equilíbrio  $N_1$  e  $N_2$  quando a desigualdade (4.18) é estrita (Figura 3). O ponto  $N_1$  toma valores no intervalo  $[0, N^*]$ , e  $N_2$  no intervalo  $[N^*, 1 - \gamma]$  para quaisquer valores de  $\gamma$  e  $\sigma$ . Os pontos de equilíbrio se afastam um do outro conforme o valor de  $\sigma$  decresce. Quando  $\sigma$  tende para zero, temos que  $N_1$  tende para  $N_o = 0$  e  $N_2$  tende para  $(1 - \gamma)$ , e o modelo local com Efeito Allee se aproxima ao modelo padrão de crescimento, isto é, sem efeito Allee (Figura 3). O ponto de equilíbrio  $N_1$  representa a densidade crítica, e o seu valor aumenta com o valor de  $\sigma$ . No caso particular em que o parâmetro  $\mu = 0$ , temos que ( $N_1 = N_o$ ), e o modelo apresenta um ponto de equilíbrio não trivial só ( $N_2 = 1$ ).

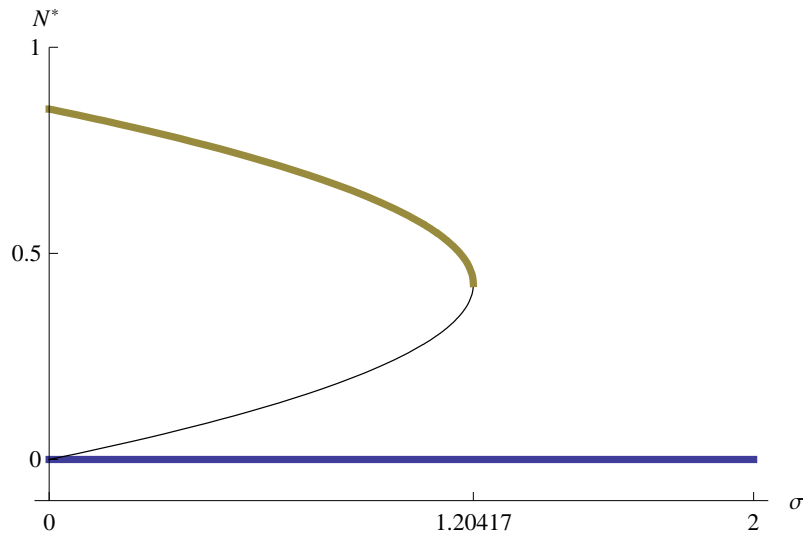


Figura 3: Diagrama de bifurcação.

Na figura 3 são mostrados os pontos de equilíbrio ( $N_o, N_1, N_2$ ) em função do parâmetro  $\sigma$ , e valor constante de  $\gamma = 0.15$ ; ( $r = 2, \mu = 0.3$ ). A estabilidade dos pontos é representada pelo grossor da curva: (---) estável, (—) instável. É

apresentado o ponto de bifurcação  $N = \frac{1-\gamma}{2}$  quando  $\sigma = \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$ .

#### 4.1.2 Estabilidade dos Pontos de Equilíbrio

A estabilidade de um ponto de equilíbrio ( $N$ ) depende do valor da derivada da função de crescimento ( $F'(N)$ ) calculada no ponto  $N$ .

Tabela 1: Critério de Estabilidade para os Pontos de Equilíbrio

$F'(N) > 1$	Instável com crescimento exponencial
$F'(N) = 1$	Ponto de bifurcação
$0 < F'(N) < 1$	Ponto estável com decrescimento exponencial
$-1 < F'(N) < 0$	Estável com oscilações amortecidas
$F'(N) = -1$	Ponto de bifurcação
$f'(N) < -1$	Instável com oscilações crescentes e caos

Calculando o ponto de equilíbrio trivial  $N_o$  em ( $F'(N)$ ) obtemos

$$F'(N_o) = f(N_o) + N_o \cdot f'(N_o) = f(N_o) = 1 - \mu$$

O ponto trivial é estável se  $F'(N_o) > -2$  o que implica que  $0 < \mu < 2$ . No caso em que  $\mu > 1$ , teríamos que a população apresenta comportamento oscilatório amortecido ( $1 < \mu < 2$ ) ou crescente ( $\mu > 2$ ) em torno a  $N_o = 0$ , o que biologicamente não é possível. Portanto o modelo impõe restrição sobre o valor do parâmetro  $\mu$  ( $\mu \in [0, 1]$ ). Considerando esta restrição temos que o ponto trivial é sempre estável.

Quando existem dois pontos de equilíbrio é natural pensar que um deles é instável e o outro estável. Considerando o ponto trivial estável, o ponto  $N_1$  deve de ser instável e  $N_2$  estável.

Calculando os pontos de equilíbrio não triviais  $N^*$  em ( $F'(N)$ ) obtemos

$$F'(N^*) = f(N^*) + N^* f'(N^*) = 1 + N^* f'(N^*) \quad (4.20)$$

Do critério de estabilidade (Tabela 4.1.2) temos que um ponto de equilíbrio é exponencialmente instável se

$$F'(N^*) = 1 + N^* f'(N^*) > 1 \quad \implies \quad f'(N) > 0 \quad (4.21)$$

Usando a expressão da derivada da função de crescimento per capita, podemos escrever a desigualdade  $f'(N) > 0$  de uma forma equivalente

$$-f'(N) < 0 \quad (4.22)$$

$$N^2 + 2\sigma N - \sigma < 0 \quad (4.23)$$

Se  $N^*$  é o ponto de bifurcação que dá origem aos pontos de equilíbrio não triviais, então  $N^*$  satisfaz  $f(N^*) = 1$  e  $f'(N^*) = 0$ . Este ponto de bifurcação corresponde a  $N^* = \frac{1-\gamma}{2}$ . Usando a igualdade na condição (4.18), podemos expressar  $N^*$  em função de  $\sigma$  ( $N_{(\sigma)}^* = -\sigma + \sqrt{\sigma + \sigma^2}$ ), que representa a raiz positiva da equação  $N^2 + 2\sigma N - \sigma = 0$ .

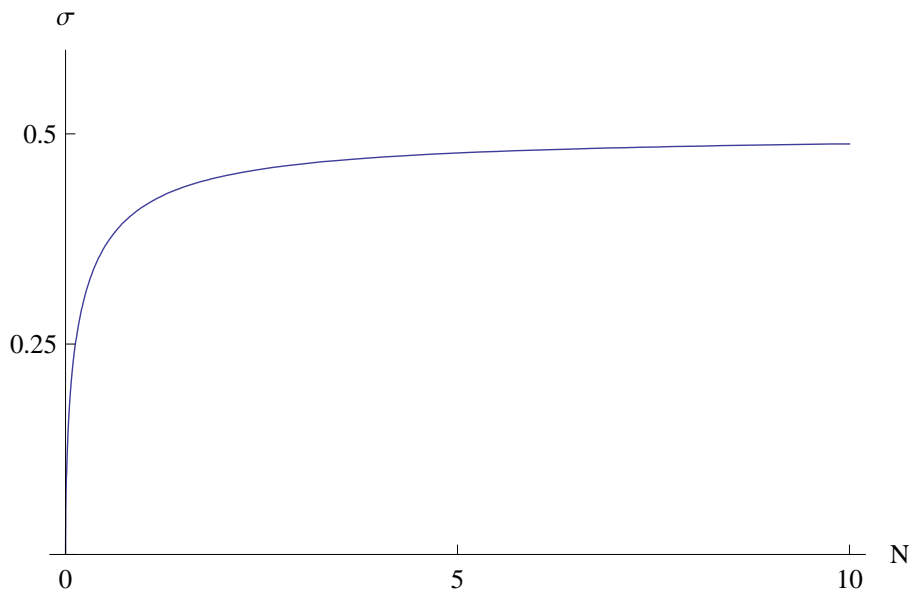


Figura 4: Gráfico da desigualdade  $-f'(N) < 0$ .

A curva da figura 4 corresponde ao ponto de bifurcação em função de  $\sigma$ , portanto, satisfaz  $f'(N^*) = 0$ . Os valores de  $N < N_{(\sigma)}^*$  satisfazem  $f'(N) > 0$  e correspondem aos pontos de equilíbrio  $N_1$ , pois  $N_1$  toma valores no intervalo  $[0, N^*]$

para todo valor de  $\sigma$  e  $\gamma$  que satisfazem a condição (4.18), logo  $N_1$  é instável. Por outro lado, os valores de  $N$  maiores  $N_{(\sigma)}^*$  satisfazem  $f'(N) < 0$  e correspondem aos pontos de equilíbrio  $N_2$ . O ponto de equilíbrio  $N_2$  toma valores no intervalo  $[N^*, 1 - \gamma]$  para todo valor de  $\sigma$  e  $\gamma$  que satisfazem a condição (4.18). Portanto, da desigualdade (4.23) e da Figura (4) temos que o  $N_2$  satisfaz a desigualdade  $f'(N_2) < 0$ , logo temos a partir de (4.20) que  $F'(N_2) < 1$ . A estabilidade do ponto  $N_2$ , segundo o critério de estabilidade, depende da condição (4.24) ser satisfeita.

$$Nf'(N) > -2 \quad (4.24)$$

Usando a expressão da derivada de crescimento populacional per capita ( $f'(N_t)$ ), escrevemos esta desigualdade da forma seguinte

$$-N^3 - 2\left(\sigma - \frac{1}{r}\right)N^2 + \left(\frac{4\sigma}{r} + \sigma\right)N + \frac{2\sigma^2}{r} > 0 \quad (4.25)$$

Sustituindo a expressão de  $N_2$  em (4.25) obtemos uma desigualdade em função dos parâmetros  $G(r, \sigma, \mu) > 0$ . Tomando  $\sigma$  como variável dependente, obtemos a raiz positiva de  $G(r, \sigma, \mu) = 0$  em função dos parâmetros  $r$  e  $\mu$ . Esboçamos o gráfico da raiz real e positiva em função de  $r$  e para valores constantes de  $\mu$  (Figura 5). A região acima das curvas representa a área onde os valores de  $r$  e  $\sigma$  geram um ponto de equilíbrio estável. Na figura 5, observamos que o ponto de equilíbrio  $N_2$  perde estabilidade ao aumentar o valor de  $r$ , no entanto o aumento do valor de  $\sigma$  estabiliza o ponto de equilíbrio.

## 4.2 Dinâmica Espacial: processo de dispersão

As simulações numéricas do modelo de reprodução com Efeito Allee e dispersão LD geraram uma expansão espacial da população convergindo para uma onda viajante (Figura 6). O processo de reprodução e dispersão da população gera duas ondas simétricas que se deslocam em sentido contrário. Este comportamento foi geral para todos os valores dos parâmetros simulados.

Na figura 6 se pode observar a expansão da população em forma de duas ondas viajantes simétricas. Uma viajando para à direita e a outra à esquerda. Os parâmetros usados para esta simulação foram:  $r = 2$ ,  $\sigma = 0.35$ ,  $p = 0.05$ . O intervalo de tempo entre as ondas é de 20 gerações.

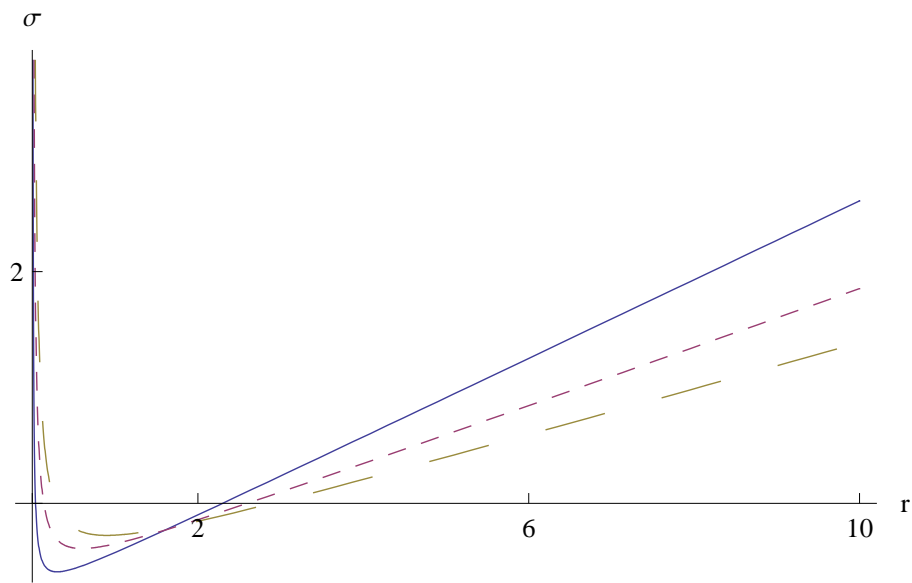


Figura 5: Raiz real e positiva de  $G(r, \sigma, \mu)$  em função do parâmetro  $r$  e valores constantes de  $\mu$  :  
 (—)  $\mu = 0.3$ ; (- - -)  $\mu = 0.6$ ; (- · -)  $\mu = 0.9$

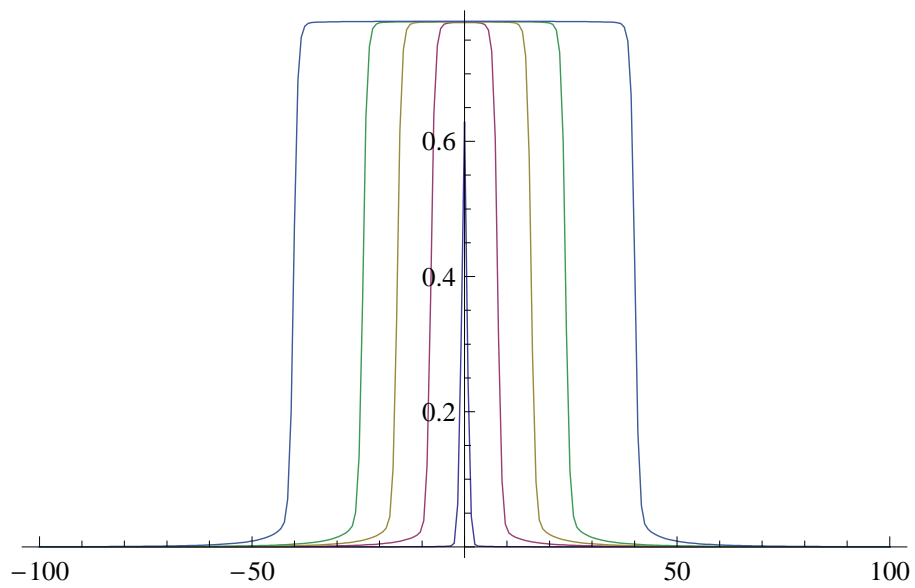


Figura 6: Simulação numérica do modelo de dispersão com Efeito Allee.

A dinâmica de invasão apresenta um deslocamento inicial acelerado que converge para um deslocamento constante da frente da invasão. O comportamento acelerado provoca uma forma ligeiramente convexa no gráfico de deslocamento por geração da frente (Figura 7). O avanço da população é devagar no início, aumentando de velocidade até chegar a uma velocidade constante de expansão. A aceleração da frente é mais evidente para valores baixos da constante característica do Efeito Allee ( $\sigma$ ). A velocidade constante pode ser observada pelo comportamento linear do deslocamento por geração da frente da invasão (Figura 7). A velocidade constante de expansão é referida como a velocidade assintótica de expansão.

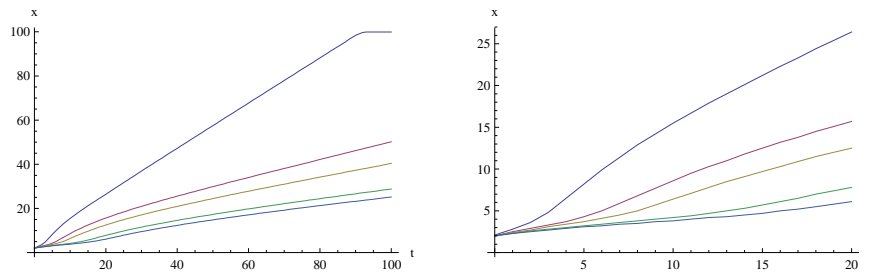


Figura 7: O gráfico à esquerda mostra o deslocamento por geração do modelo de dispersão com Efeito Allee para vários valores do parâmetro  $\sigma$ . O deslocamento é constante logo de uma fase inicial de invasão. O gráfico à direita mostra a o deslocamento acelerado na fase inicial provocando um forma ligeiramente convexa no gráfico.

Ao contrário do modelo de dispersão com Efeito Allee, a simulação do modelo de dispersão padrão (sem Efeito Allee) não produz uma expansão da população em forma de onda viajante. O deslocamento por geração da frente da invasão é sempre crescente. A dispersão LD no modelo padrão gera uma velocidade acelerada de expansão. Este comportamento é semelhante a outros modelos de dispersão IDE com núcleos com extremidade grossa que geram velocidades aceleradas (Kot, 1996; Clark, 1998). Em menos de 15 gerações a frente da invasão já se deslocou 200 unidades de distância, enquanto no modelo com Efeito Allee, a frente de invasão demora até mais de 60 gerações em chegar a 100 unidades de distância (Figuras 7, 8).



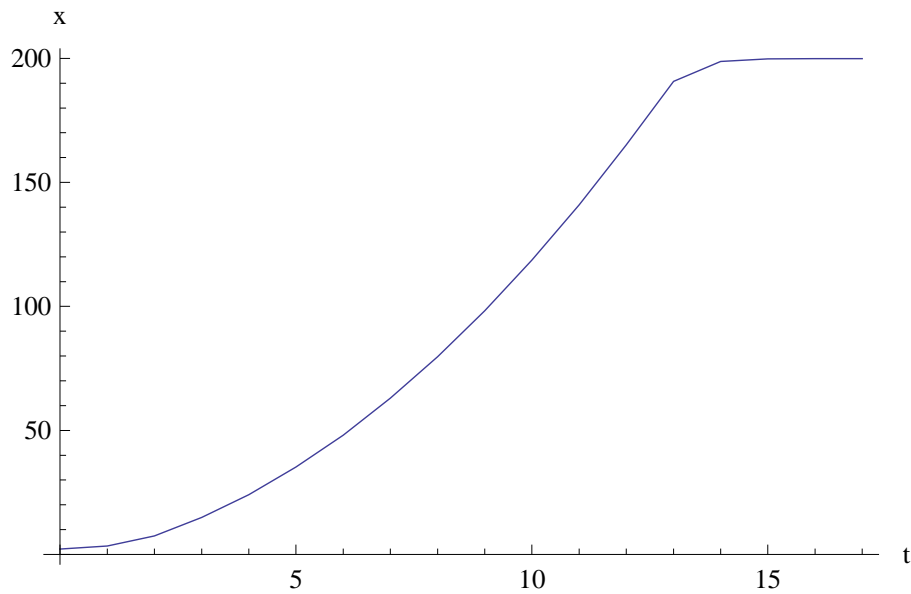


Figura 8: Deslocamento por geração da frente da invasão do modelo padrão de dispersão LD.

### 4.3 Velocidades assintóticas de expansão e valores reprodutivos

Da figura (9) podemos observar a influência da taxa reprodutiva per capita ( $r$ ) e a constante do Efeito Allee ( $\sigma$ ) sobre a velocidade de expansão da invasão. A velocidade de invasão aumenta com  $r$  e decresce com  $\sigma$ . Da análise da dinâmica de crescimento local, temos que a densidade crítica está correlacionada positivamente com  $\sigma$ , e negativamente com  $r$ . Daqui podemos interpretar a informação da Figura 9, dizendo que a velocidade de expansão depende da densidade crítica, quanto maior o valor da densidade crítica menor a velocidade de expansão.

Tabela 2: Valores Máximos de  $\sigma$

$r$	$\sigma$	$\sigma$
	(Dinâmica local)	(Dinâmica espacial)
2	1.204	0.91
3	2.025	1.56
4	2.85	2.21

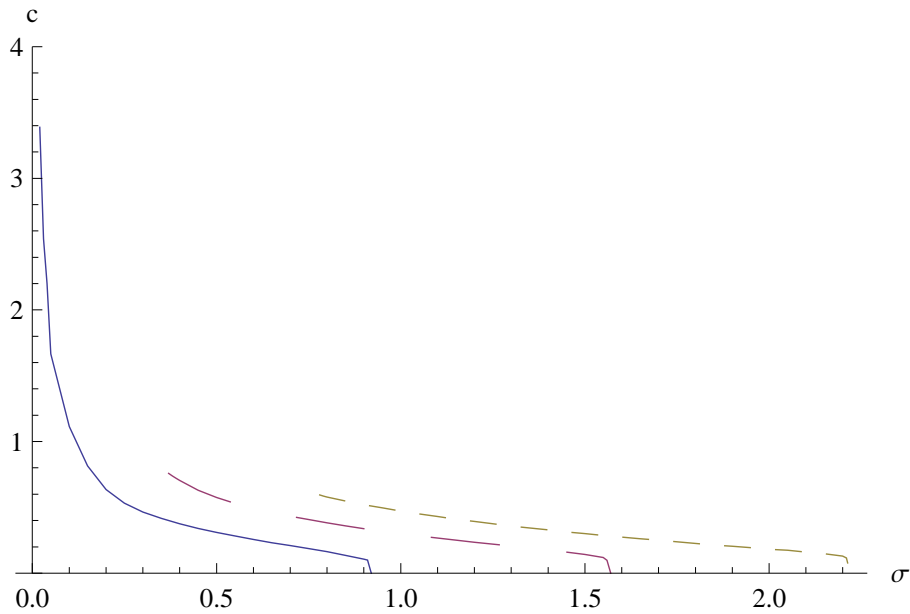


Figura 9: Velocidade de expansão ( $c$ ) em função da constante do Efeito Allee ( $\sigma$ ), para diferentes valores da taxa reprodutiva ( $r$ ): (—)  $r = 2$ ; (- -)  $r = 3$ ; (- - -)  $r = 4$ . Se considerou um valor fixo de  $\mu = 0.3$  e uma fração  $p = 0.05$  da população com dispersão LD.

Da dinâmica local sabemos que com o aumento do parâmetro  $r$ , a população admite um intervalo maior de valores do parâmetro  $\sigma$ , para o qual a população não se extingue. Isto se reflete da mesma forma na dinâmica espacial (Figura 9). No entanto, o processo de dispersão torna a população mais susceptível ao Efeito Allee, reduzindo o valor máximo do parâmetro  $\sigma$  que a população pode tolerar sem extinguir-se. Na Tabela 2 se apresentam os valores máximos de  $\sigma$  que admitem as dinâmicas local e espacial, para os quais a população consegue sobreviver. Os valores máximos de  $\sigma$  para a dinâmica local correspondem à equação  $\sigma = \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$ , com um valor constante de  $\mu = 0.3$  e valores de  $r$ . Quanto à dinâmica espacial, o valor máximo de  $\sigma$  foi estimado numericamente com uma precisão de 0.001. O valor máximo de  $\sigma$  na dinâmica espacial, esta relacionado com a população inicial. Embora a população inicial sobrepõe a densidade crítica, a população pode se extinguir se o espaço que ela ocupa é reduzido. Quando consideramos o Efeito Allee nas dinâmicas de reprodução e dispersão, além da densidade crítica, existe um espaço crítico para

a sobrevivência da população (Kot, 1996; Lewis e Kareiva, 1993). A região que ocupa uma população invasora, deve exceder um espaço limiar, para que a expansão possa iniciar. Se a população invasora inicial ocupa um espaço menor, ela está destinada à extinção, embora a densidade seja maior do que a densidade crítica. Isto é razoável de acontecer pois as sementes produzidas numa localidade se diluem no espaço com a dispersão. Em termos da dinâmica local, temos que não todas as sementes ficam no lugar onde foram produzidas, o que se traduz numa redução na taxa reprodutiva per capita. Reduzindo a taxa de reprodução diminui o valor máximo da constante ( $\sigma$ ) (ver análise dinâmica local). Um aumento na capacidade de dispersão ou um incremento na magnitude do Efeito Allee, terão o mesmo efeito de aumentar o espaço crítico que deve ocupar a população inicial (Lewis e Kareiva, 1993). Concluímos então que os dados da Tabela 2 são resultado da condição inicial usada nas simulações do modelo. Para que a dinâmica espacial alcance os valores de  $\sigma$  máximos da dinâmica local, a população inicial deveria ocupar um maior espaço do que foi utilizado nas simulações.

#### 4.4 Velocidades assintóticas e a dispersão de longa distância

Existem trabalhos que mostram que os modelos de dispersão que consideram a dispersão LD geram velocidades maiores de expansão (Clark, 1998; Kot, 1996; Takasu et al., 2000). Quando modelamos o processo de dispersão por meio de núcleos mistos, a velocidade de expansão é sensível à fração dos indivíduos que se dispersam longas distâncias.

A Figura 10 mostra a velocidade de expansão em função da fração da população que se dispersa a longas distâncias. Observamos que existe um aumento da velocidade quando se introduz a dispersão LD ( $p > 0$ ). Embora exista um aumento geral na velocidade com o aumento do parâmetro  $p$ , o incremento relativo na velocidade é sutil quando o valor de  $\sigma$  cresce. Na figura 10 observamos que a dispersão LD tem um efeito significativo no aumento da velocidade de expansão, quando a magnitude do Efeito Allee é baixo (valores pequenos de  $\sigma$ ).

A diferença entre as velocidades de expansão para os diferentes valores de  $p$  decresce conforme o Efeito Allee se torna mais forte ( $\sigma$  aumenta). O decaimento na velocidade é maior quando consideramos a dispersão LD. Na Figura 11 observamos que a diferença entre as velocidades de expansão geradas pelos diferentes valores

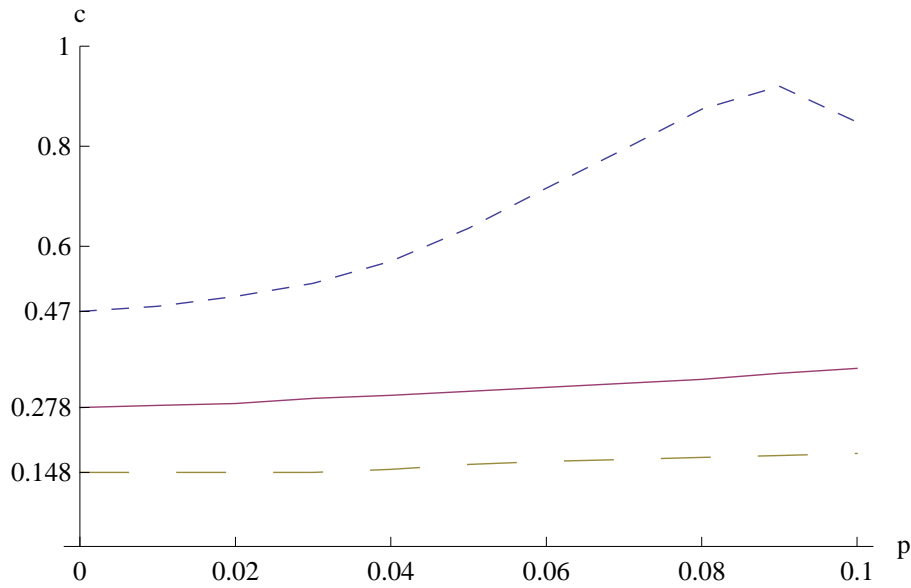


Figura 10: Velocidade de expansão ( $c$ ) em função da fração da população que se dispersa longas distâncias ( $p$ ) e para valores constantes de ( $\sigma$ ): (- - -)  $\sigma = 0.2$ ; (—)  $\sigma = 0.5$ ; (- -)  $\sigma = 0.8$ . Se considerou um valor fixo de  $r = 2$  e  $\mu = 0.3$ .

de  $p$ , são maiores para valores pequenos de  $\sigma$ . Para valores altos de  $\sigma$  o efeito da dispersão LD na velocidade de expansão é sutil, observando-se velocidades semelhantes entre a dispersão local e LD. Podemos concluir que a dispersão LD não faz diferença significativa na velocidade de expansão quando consideramos um Efeito Allee de magnitude forte.

Por outro lado conforme aumenta o valor de  $p$ , a população se extingue para um valor menor de  $\sigma$  (Figura 11). Isto é razoável pois, quanto maior a fração que se dispersa longas distâncias, a densidade da população após da dispersão é diluída num espaço maior, portanto mais susceptível de se extinguir. Takasu et al. (2000) no seu modelo de dispersão com Efeito Allee, mostra um valor limiar para a fração da população que se dispersa LD; a partir dele a população não se extingue.

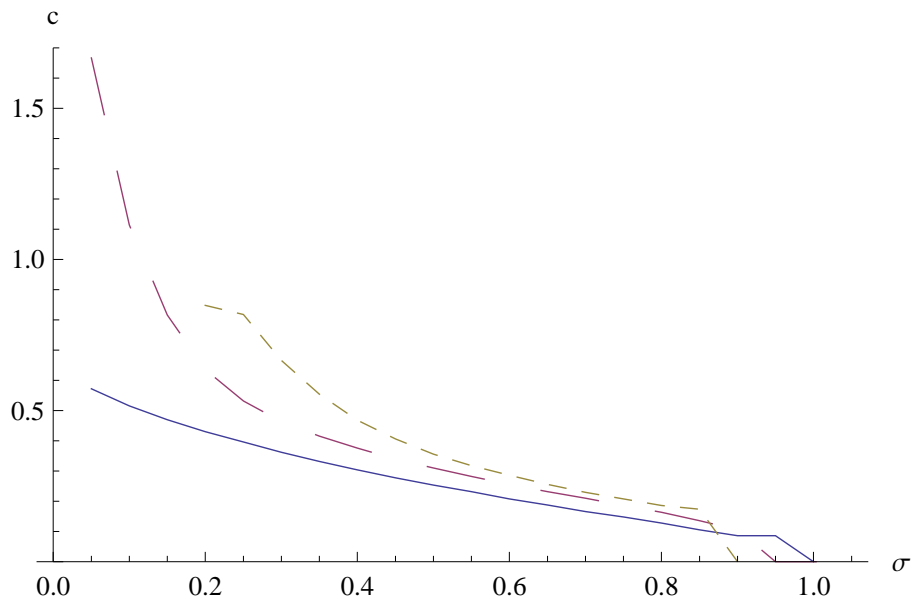


Figura 11: Velocidade de expansão ( $c$ ) em função da constante do Efeito Allee ( $\sigma$ ), para diferentes valores de  $p$ : (—)  $p = 0$ ; (— —)  $p = 0.05$ ; (- - -)  $p = 0.1$ . Se considerou um valor fixo de  $r = 2$  e  $\mu = 0.3$ .

## 5. Conclusões

- A possibilidade do Efeito Allee em gerar velocidades constantes nos modelos de dispersão LD já foi documentado em outros trabalhos (Kot, 1996; Clark, 1998). Neste trabalho observamos que o Efeito Allee de fato, torna constante a velocidade de expansão de modelos de reprodução e dispersão LD.
- Nos modelos de reprodução e dispersão, a velocidade de expansão depende da capacidade reprodutiva (Clark, 1998; Kot, 1996). Quando modelamos a dispersão de uma população sujeita a Efeito Allee, a velocidade de expansão depende da densidade crítica, que está relacionada com a taxa reprodutiva e a magnitude do Efeito Allee.
- O Efeito Allee, além da densidade crítica, introduz um espaço crítico de colonização na dinâmica espacial.
- A contribuição da dispersão LD no aumento da velocidade de expansão da

população é maior quando a magnitude do Efeito Allee é baixo. A dispersão LD não faz diferença na velocidade de expansão quando o Efeito Allee é severo.

- A introdução do processo de dispersão num modelo local de reprodução com Efeito Allee torna a população mais susceptível à extinção. A susceptibilidade aumenta com a fração da população que se dispersa LD. Ao incrementar o valor da fração da população que se dispersa LD, a população se extingue para um valor menor de  $\sigma$ .
- Trabalhos futuros, e já em andamento, tratarão estes modelos matemáticos com exemplificações mais próximos de fenômenos de expansão e invasão recentemente documentados em ecossistemas.

## Agradecimentos

Agradecemos ao CNPq pelo financiamento desta pesquisa.

## Referências

- Boukal, D. S. e Bercé, L. (2002). Single species models of the allee effect: Extinction boundaries, sex ratios and mate encounters. *J. theor. Biol.*, 218:375–394.
- Clark, J. (1998). Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist*, 152:204–224.
- Davis, H. G., Taylor, C. M., Lambrinos, J., e Strong, D. (2005). Pollen limitation causes an allee effect in a wind-pollinated invasive grass (*spartina alterniflora*). *Proceedings of the Natural Academy of Science*, 101:13804–13807.
- Dennis, B. (1989). Allee effects: population growth, critical density, and the chance of extinction. *Natural Resource Modeling*, 3:481–538.
- Groom, M. (1998). Allee effects limit population viability of an annual plant. *The American Naturalist*, 151:487–496.
- Hastings, A., Cuddington, K., Davis, K., Dugaw, C., Elmendorf, C., e Freestone, S. (2005). The spatial spread of invasions. *Ecology Letters*, 8:91–101.

- Higgins, S. I. (2003). Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology*, 84(8):1945–1956.
- Kot, M. (1996). Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77(7):2027–2042.
- Lewis, M. e Kareiva, P. (1993). Allee dynamics and the spread of invading organisms. *Theoretical Population Biology*, 43:141–158.
- Lutscher, F. (2007). A short note on short dispersal events. *Bulletin of Mathematical Biology*, 6:9182–9189.
- Murray, J. D. (1989). *Mathematical Biology*. Springer, N. York.
- Parker, I. (2004). Mating patterns and rates of biological invasion. *Proceedings of the Natural Academy of Science*, 101:13695–13696.
- Stephens, P. e Sutherland, W. (1999). What is the allee effect? *Oikos*, 87:185–190.
- Takasu, F., Yamamoto, N., Kawasaki, K., Togashi, K., Kishi, Y., e Shigesada, N. (2000). Modeling the expansion of an introduced tree disease. *Biological Invasions*, 2:141–150.
- Taylor, C. M. e Hastings, A. (2005). Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*, 8:895–908.