**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE FÍSICA DE SÃO CARLOS**

Caroline Franco

A dinâmica espacial de engenheiros de ecossistemas

São Carlos

2017

Caroline Franco

A dinâmica espacial de engenheiros de ecossistemas

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física do Instituto de Física de São Carlos da Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Mestra em Ciências.

Área de concentração: Física Básica

Orientador: Prof. Dr. José Fernando Fontanari

Versão corrigida
(Versão original disponível na Unidade que aloja o Programa)

São Carlos
2017

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTA TRABALHO,
POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO PARA FINS DE ESTUDO E
PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Ficha catalográfica revisada pelo Serviço de Biblioteca e Informação Prof. Bernhard Gross, com
os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Franco, Caroline

A dinâmica espacial de engenheiros de ecossistemas / Caroline Franco ; orientador José Fernando Fontanari - versão corrigida – São Carlos, 2017.

69 p.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação em Física Básica) – Instituto de Física de São Carlos, Universidade de São Paulo, 2017.

1. Dinâmica populacional. 2. Engenharia de ecossistemas.
3. Mapas acoplados. I. Fontanari, José Fernando, orient. II. Título.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à minha família, em especial aos meus pais, alicerce incondicional de todos os meus sonhos; aqueles que desde pequena me incentivaram a ser curiosa e ir além em tudo que eu me propusesse a fazer, independente de quaisquer dificuldades.

Ao meu companheiro e melhor amigo, Matheus, por ter estado a meu lado em todas as turbulências e conquistas durante estes tantos anos.

Aos meus amigos, que tem o dom de fazer qualquer situação parecer melhor e mais divertida; que me fazem sentir realmente confortável e feliz em São Carlos, lugar que já considero minha casa.

À toda equipe de graduação, pós-graduação e biblioteca do IFSC, sempre muito dedicados em nos fornecer uma infra-estrutura impecável.

À FAPESP, pelo apoio financeiro através do processo de número 2015-21452-2.

E, claro, a meu orientador, professor Fontanari. Tanto por compartilhar sua curiosidade comigo, viabilizando a realização desde projeto, quanto pelo enorme profissionalismo e dedicação que me inspiram.

“Para muitas pessoas, o mundo é tão incompreensível quanto o coelhinho que um mágico tira de uma cartola que, há poucos instantes, estava vazia. No caso do coelhinho, sabemos perfeitamente que o mágico nos iludiu. Quando falamos sobre o mundo, as coisas são um pouco diferentes. Sabemos que o mundo não é mentira ou ilusão, pois estamos vivendo nele, somos parte dele. No fundo, somos o coelhinho que é tirado da cartola. A única diferença entre nós e o coelhinho é que ele não sabe que está participando de um truque de mágica. Conosco é diferente. Sabemos que fazemos parte de algo misterioso e gostaríamos de poder explicar como tudo funciona. PS. Quanto ao coelhinho branco, talvez seja melhor compará-lo com todo o universo. Nós, que vivemos aqui, somos os bichinhos microscópicos que vivem na base dos pelos do coelho. Mas os filósofos tentam subir da base para a ponta dos finos pelos, a fim de poder olhar bem dentro dos olhos do grande mágico.”

Jostein Gaarder

RESUMO

FRANCO, C. **A dinâmica espacial de engenheiros de ecossistemas**. 2017. 69p. Dissertação (Mestrado em Ciências) - Instituto de Física de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos, 2017.

Engenharia de ecossistemas refere-se à habilidade de certos organismos de modificar ativamente o ambiente que os cerca. No contexto ecológico, engenheiros de ecossistemas são espécies-chave que modificam ou criam habitats por meios mecânicos ou usando suas próprias estruturas corporais. Ao criarem novos nichos, castores, recifes de corais e sociedades humanas primitivas garantem tanto a própria existência, quanto a de outros organismos no mesmo ecossistema. Devido a seu caráter de longa duração, algumas destas modificações podem persistir até mais do que a duração de uma população de engenheiros, implicando em consequências evolutivas. O estudo teórico de tal fenômeno ecológico é relativamente recente se comparado com a descrição de interações tipo predador-presa ou de competição. Apenas em 1996 Gurney & Lawton introduziram um modelo descrevendo a dinâmica populacional de engenheiros de ecossistemas, mas a partir de lá poucas modificações apareceram. Aqui nós complementamos tal modelo ao permitir que engenheiros se movam difusivamente através dos sítios de um mapa acoplado, uma formulação discreta no espaço e no tempo. A análise de estabilidade local revela a existência dos regimes estável, cíclico e caótico, com uma cascata de bifurcações levando a órbitas caóticas. Obtemos que apenas para altas taxas de crescimento, onde ocorre comportamento caótico, a dispersão influencia na dinâmica das metapopulações. Neste regime, o caos é suprimido e a extinção pode ser evitada.

Palavras-chave: Dinâmica populacional. Engenharia de Ecossistemas. Mapas acoplados.

ABSTRACT

FRANCO, C. **The spatial dynamics of ecosystem engineers**. 2017. 69p.
Dissertação (Mestrado em Ciências) - Instituto de Física de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos, 2017.

Ecosystem engineering refers to the ability of certain organisms to actively modify their surrounding environment. In an ecological context, ecosystem engineers are keystone species that modify or create habitats via mechanical means or by using their own physical structures. By creating new niches, beavers, coral reefs and primitive human societies would guarantee both their and other species survival in a shared ecosystem. Due to its long-lasting character, some of this changes might outlive the engineers populations, leading to evolutionary consequences. The theoretical study of such ecological phenomena is relatively recent when compared to the description of predator-prey or competition interactions. Only in 1996 Gurney & Lawton introduced a model to describe the population dynamics of ecosystem engineers, yet since then few modifications appeared. Here we build on this model by allowing the engineers to move diffusively through the patches of a coupled map lattice, a framework discrete both in time and space. The local stability analysis reveals the existence of stable, cyclic and chaotic regimes, with period-doubling bifurcations leading to chaotic orbits. We find that only for large intrinsic growth rates, where chaotic behavior occurs, dispersal influences the metapopulation dynamics. In this regime, chaos is suppressed and extinction can be avoided.

Keywords: Population dynamics. Ecosystem engineering. Coupled map lattices.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Solução cíclica para uma população de engenheiros altamente colaborativos. Parâmetros: $\tilde{\rho} = 0.1$, $\tilde{\delta} = 1.5$, $\tilde{\alpha} = 2$ e $\tilde{\beta} = 50$. <i>Convenção:</i> $e = E/T$ (—), $v = V/T$ (- - -) e $d = D/T$ (.....).	27
Figura 2 – Regiões de estabilidade no espaço de parâmetros para o caso de engenheiros cooperativos com $\bar{\alpha} = 2$ e diferentes valores de $\bar{\delta}$. Regiões acima das linhas correspondem à estabilidade e embaixo, instabilidade com ciclos.	27
Figura 3 – Probabilidade de transição entre habitats virgens e utilizáveis, $c(e)$, para diferentes valores de α	31
Figura 4 – Dinâmica local para as densidades de engenheiros (e), habitats utilizáveis (h) e habitats virgens (v) para diferentes valores da taxa de crescimento r . Parâmetros utilizados: $\alpha = 1$, $\delta = 0.4$ and $\rho = 0.8$	32
Figura 5 – Taxa de crescimento populacional crítica r_c a partir da qual o ponto fixo de extinção é instável, exibindo comportamento cíclico. Note que estabilidade é possível apenas para $\delta > \alpha$, do contrário o ponto fixo é sempre instável.	34
Figura 6 – Densidade populacional de engenheiros (e^*) e fração de habitats virgens (v^*) no ponto fixo de população não nula, em função da taxa de recuperação de habitats. Parâmetros fixados: $\alpha = 1$ e $\delta = 0.1$	35
Figura 7 – Taxa de crescimento populacional crítica r_c , acima da qual o sistema se encontra em um regime instável, apresentada como função de $\alpha > \delta$, para diferentes valores de δ e ρ	36
Figura 8 – Diagramas de bifurcação mostrando a dinâmica assintótica local da densidade populacional de engenheiros e , a partir de todas as possíveis condições iniciais não-nulas, como função da taxa de crescimento r . Todas as simulações foram feitas utilizando-se $\alpha = 1$ e $\rho = 0.4$	38
Figura 9 – (a) Diagrama de bifurcação local (dinâmica assintótica resultante de todas as possíveis condições iniciais) para a densidade populacional (e) como função da taxa de crescimento r . (b) Expoente de Lyapunov como função de r obtido com um algoritmo baseado em, ²³ explanado no apêndice A. Ambas as simulações foram feitas utilizando-se $\alpha = 1$, $\delta = 0.1$ and $\rho = 0.4$	39
Figura 10 – Diagramas de bifurcação para a dinâmica local da densidade populacional de engenheiros em função da taxa de crescimento r . Parâmetros utilizados: $\alpha = 1$ e $\rho = 0.01$	41

Figura 11 – Diagramas de bifurcação para a densidade populacional de engenheiros em função da taxa de dispersão μ . Estas simulação representam a dinâmica assintótica do sítio central de uma cadeia unidimensional com 3 sítios, sendo o resultado para os outros dois sítios completamente análogo. Parâmetros utilizados: $r = 3.6$, $\alpha = 1$ e $\rho = 0.01$	41
Figura 12 – Dependência paramétrica na formação de padrões espaciais bidimensionais para $L = 101$. A escala de cores se refere à densidade populacional em cada sítio da rede. Note que quanto mais claro, maior a densidade populacional local. Quando menor a taxa de degradação δ , mais difundidos são os padrões gerados. Quanto maior a taxa de reconstituição ρ , maiores as densidades populacionais. Quanto maior a taxa de dispersão μ , mais rápida é a difusão. Finalmente, quanto maior α , medida de cooperatividade entre os indivíduos de uma população, maior a taxa de conversão de habitats e, portanto, mais eficiente é a expansão da população no espaço.	43
Figura 13 – Distribuição espacial da densidade de engenheiros em uma rede quadrada de lado $L = 101$. Os painéis (a) e (b) mostram os padrões formados pela dinâmica assintótica para dois instantes consecutivos no regime periódico ($\mu = 0.1$). O painel (c) ilustra um instante da dinâmica assintótica obtida no regime caótico ($\mu = 0.5$). Nas condições iniciais, todos os sítios eram virgens e não populados, exceto o sítio central, em que utilizamos $e = h = v = 0.5$. Parâmetros: $r = 3.6$, $\alpha = 1$, $\delta = 0.1$ and $\rho = 0.01$	44
Figura 14 – Densidade populacional média na rede quadrada de lado $L = 101$ como função do tempo (iterações). Parâmetros: $r = 3,6$, $\alpha = 1$, $\delta = 0.1$ and $\rho = 0.01$	45
Figura 15 – Probabilidade de transição entre habitats virgens e utilizáveis, $c(e)$, para diversos valores de α , onde $\exp(1) \approx 2.718281$ na legenda representa o valor do número de Euler.	46
Figura 16 – Valor do ponto fixo não-nulo em função dos parâmetros ρ , δ e α . Note que há regiões em que a solução de ponto fixo não existe. No caso de (c) ainda temos o fato de que, pela definição da função $c(e)$ dada em (3.38), devemos ter α maior ou igual a $2/\exp(1) \approx 0.735759$	47
Figura 17 – Taxa de crescimento r_c acima da qual o ponto fixo correspondente à extinção, e_0 , é instável em função da fração de decaimento δ	48

Figura 18 – Regiões de existência e estabilidade no espaço dos parâmetros α, r , para o sistema com efeito Allee ($\rho = 0.4$ fixo). As linhas sólidas representam os valores críticos da taxa de crescimento, r_c , abaixo dos quais há estabilidade para o ponto fixo e_1 (bi-estabilidade para e_1 e e_0). À direita de cada linha tracejada, as soluções não-triviais não são reais (existência e possível estabilidade apenas de e_0 , desde que $r < r_c^0 = 2 + \ln(1 - \delta)$). Lembrando que e_2 é instável em todo espaço.	49
Figura 19 – Diagrama de órbitas no espaço de fase para $\rho = 0.4$, $\alpha = 2$, $\delta = 0.1$ e $r = 1.5$. Observe que as diferentes trajetórias tendem aos dois pontos fixos estáveis (em laranja): extinção (e_0) ou população não-nula (e_1). O ponto fixo instável, e_2 , é mostrado em azul escuro. A configuração inicial para cada órbita é tal que $e_{t=0} = h_{t=0}$ e $v_{t=0} = 0.1$	50
Figura 20 – Diagrama de bifurcação para a dinâmica local com parâmetros $\rho = 0.4$, $\alpha = 2$ e $\delta = 0.1$. Os pontos no eixo vertical representam as densidades populacionais assintóticas a partir de estados iniciais em ambas as bacias de atração. Roxo corresponde à bacia de atração para e_0 e verde para e_1	51
Figura 21 – Distribuição espacial assintótica da densidade de engenheiros em uma rede quadrada de lado $L = 101$ para diferentes valores da taxa de dispersão μ . Vemos que apenas para μ extremamente pequeno a população não se extingue, o que significa que na prática ela não se dispersa. Parâmetros: $\rho = 0.4$, $\alpha = 2$, $\delta = 0.1$	51
Figura 22 – Dinâmica espaço-temporal para o sistema de reação-difusão (4.5)-(4.7) nos regimes estável ($\tilde{\rho} = 0.2$, primeira coluna) e cíclico ($\tilde{\rho} = 0.1$, segunda coluna). Mostra-se cada uma das variáveis dinâmicas (e , v e d) em função do tempo (t) e espaço (x). As condições iniciais correspondem a um único ponto de densidade populacional $e = 0.8$ no centro do domínio espacial e habitats homogeneamente divididos em $v = 0.9$ virgens e $h = 0.1$ utilizáveis. Parâmetros: $\tilde{\alpha} = 2$, $\tilde{b} = 50$, $\tilde{d} = 1.5$, $\tilde{D} = 0.0001$	57
Figura 23 – Evolução da distribuição espacial da densidade populacional de engenheiros para $\tilde{\alpha} = 2$, $\tilde{b} = 50$, $\tilde{d} = 1.5$, $\tilde{D} = 0.0001$ e $\tilde{\rho} = 0.2$ (apenas o ponto fixo de população e_1 é estável) entre os instantes de tempo $\tau = 9$ (---) a $\tau = 63$ (---).	58
Figura 24 – Evolução da distribuição espacial da densidade populacional de engenheiros para $\tilde{\alpha} = 2$, $\tilde{b} = 50$, $\tilde{d} = 1.5$, $\tilde{D} = 0.0001$ e $\tilde{\rho} = 0.1$ (todos os fixos estáveis) entre os instantes de tempo $\tau = 32$ (---) a $\tau = 82$ (---).	59
Figura 25 – Reajuste das órbitas, a cada iteração, para cálculo do expoente de Lyapunov.	67

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	17
2	MODELO DE GURNEY & LAWTON	21
2.1	Análise do modelo de Gurney & Lawton	21
2.1.1	Estabilidade local no caso geral	22
2.1.2	Engenheiros não cooperativos	25
2.1.3	Engenheiros cooperativos	25
2.2	Um caso específico para engenheiros cooperativos	25
2.2.1	Estabilidade local	26
3	MODELAGEM VIA MAPAS ACOPLADOS	29
3.1	Dinâmica populacional local	30
3.1.1	Análise de estabilidade da dinâmica local	31
3.1.2	Estabilidade do ponto fixo de extinção	34
3.1.3	Estabilidade do ponto fixo não nulo	35
3.2	Oscilações e caos	37
3.2.1	Definição de caos	37
3.3	Dinâmica populacional espacial	40
3.3.1	Dispersão em uma cadeia unidimensional	40
3.3.2	Dispersão em uma rede bidimensional	42
3.4	Efeito Allee	44
3.4.1	Análise local de estabilidade	47
3.4.2	Dinâmica populacional espacial	49
4	MODELAGEM VIA SISTEMA DE REAÇÃO-DIFUSÃO	53
4.1	Análise de estabilidade local	53
4.2	Escalas temporais e espaciais	54
4.2.1	Propriedades de escalonamento espaciais	54
4.2.2	Escalas temporais de reação e difusão	55
4.3	Dinâmica populacional espacial	55
5	CONCLUSÃO	61
	REFERÊNCIAS	63

APÊNDICES	65
APÊNDICE A – OBTENÇÃO NUMÉRICA DO EXPOENTE DE LYAPUNOV	67
APÊNDICE B – DERIVAÇÃO DE UMA EQUAÇÃO DE REAÇÃO- DIFUSÃO GERAL	69

1 INTRODUÇÃO

No início do século XX, o conceito de ecologia como uma ciência interdisciplinar ainda era emergente,¹ de forma que contribuições de várias áreas, da biologia à físico-química, foram essenciais para desenvolver tal domínio. Mesmo ainda sem o conceito de ecologia em mente, o físico e matemático Alfred Lotka (1880–1949) propunha a construção de uma nova área do conhecimento, que visasse a "larga aplicação de métodos e princípios físicos na contemplação de sistemas biológicos".² A ideia majoritária era aplicar leis de conservação para descrever os processos biológicos, em que trocas de massa e energia ocorreriam através da cadeia alimentar, do crescimento e da reprodução.

Nos anos de 1920, Lotka publicou uma série de trabalhos motivados pela aplicação da matemática em biologia.^{3,4} Nesta época, seu trabalho foi notado pelo bioestatístico Raymond Pearl (1879 - 1940), que reconheceu relações entre os modelos de Lotka e seu próprio trabalho em crescimento populacional.⁵ Logo os dois começaram a se comunicar, nascendo ali o campo atualmente conhecido como ecologia teórica de populações. Poucos anos depois, independentemente, o matemático italiano Vito Volterra (1860 - 1940) também começou a estudar sistemas predador-presa, chegando às mesmas conclusões de Lotka em 1926.⁶ Eventualmente, as equações descrevendo interações entre presa e predador ficaram conhecidas como "equações de Lotka-Volterra".¹ A partir daí, a utilização de modelos matemáticos para melhor entendimento de processos biológicos ou ecológicos começou a ganhar força e credibilidade.³

Motivados pela visão de ecologistas teóricos como Lotka, ao combinar biologia com os métodos das ciências físicas, visamos melhor entender a interação entre os chamados engenheiros de ecossistemas e o ambiente que os cerca, através de uma modelagem que englobe não apenas sua dinâmica populacional, mas também a variação de estado dos habitats. Aqui, engenharia de ecossistemas refere-se à habilidade de certos animais ou plantas de ativamente modificar recursos bióticos e abióticos visando otimizar suas chances de sobrevivência.⁷ Poder-se-ia pensar que, como todos os seres vivos deixam vestígios e afetam outros organismos ao seu redor, todos seriam engenheiros de ecossistemas em algum nível. No entanto, o conceito de engenheiros de ecossistemas só se torna útil quando as escalas temporal e espacial dos efeitos de suas modificações são mais amplas e duradouras, se comparados às escalas inerentes a outras interações bióticas.^{8,9} Tal noção se torna particularmente promissora se pensarmos em aplicações ecológicas, já que o conhecimento dos efeitos de variáveis abióticas em comunidades bióticas pode facilitar, por exemplo, a restauração de ecossistemas e contrabalancear as consequências da ação humana.⁸ Ademais, modificações causadas por engenheiros podem perdurar por várias gerações, trazendo inclusive consequências evolutivas.¹⁰

Em termos ecológicos, engenheiros de ecossistema são espécies-chave¹¹ que modificam ou criam habitats por meios mecânicos (engenheiros alogênicos) ou utilizando-se de suas próprias estruturas corporais (engenheiros autogênicos).⁷ Minhocas gigantes gerando extensas formações no relevo,¹² castores construindo diques¹³ e inclusive seres humanos,¹⁴ ao se assentarem e coletarem recursos, são alguns dos principais paradigmas em engenharia de ecossistemas. Todos estes organismos possuem papel central em seus ecossistemas ao construírem nichos que garantem a sobrevivência e permanência tanto própria como de outras espécies.

Ao alterar ativamente o ambiente ao seu redor em largas escalas, torna-se essencial a inclusão explícita do efeito da engenharia de ecossistemas em qualquer modelagem matemática de sua dinâmica populacional. No entanto, este tipo de estudo é relativamente recente⁷ se comparado à modelagem de sistemas predador-presa^{2,6} e, portanto, os modelos matemáticos existentes ainda são um tanto limitados. O primeiro estudo sistemático que apareceu tentando descrever a dinâmica populacional de engenheiros de ecossistemas foi publicado por Gurney & Lawton em 1996.¹⁵ Neste, três processos-chave observados em engenharia de ecossistemas são incorporados: a modificação de habitats como um pré-requisito para sobrevivência; a degradação dos habitats construídos até sua inutilização; e a recuperação gradual dos habitats degradados até o estado virgem, quando estarão prontos para recolonização. Assim, número e estado dos habitats entram no modelo como três variáveis dinâmicas distintas (virgem, utilizável e degradado), juntamente com a população de engenheiros. No capítulo 2 explicitamos o sistema de equações construído e reproduzimos os principais resultados de Gurney & Lawton.¹⁵

Tal formulação revela o aparecimento de dois possíveis regimes dinâmicos: equilíbrio estável ou ciclos. O caso de estabilidade local é relacionado a cenários comuns de baixa cooperatividade, concluindo-se que qualquer flutuação em uma população real teria causas exógenas. Sendo as condições para aparecimento de instabilidade muito específicas, os ciclos só ocorrem para engenheiros altamente cooperativos ou habitats com tempos muito longos de recuperação. Gurney & Lawton concluem destacando a pouca viabilidade para parametrização de tais modelos, dada a deficiência dos estudos de campo presentes à época, e sugerem novos caminhos tanto para a observação, quanto para a modelagem de engenharia de ecossistemas. Uma das modificações propostas foi justamente a inclusão explícita de efeitos espaciais, sendo citada como meio de estudar as consequências possivelmente não intuitivas da dispersão espacial.

Após o apelo feito por Gurney & Lawton, poucas modificações surgiram e ainda menos estudos se voltaram para o aspecto espacial da dinâmica.^{16,17} Neste contexto, o objetivo do presente estudo é propor uma abordagem espacialmente explícita de simples implementação, como extensão ao modelo inicialmente proposto por Gurney & Lawton. Focaremos primariamente em uma abordagem via mapas acoplados (cujos resultados¹⁸

são descritos no capítulo 3), em que tempo e espaço entram como variáveis discretas representando, respectivamente, gerações de indivíduos não sobreponíveis e unidades de habitat bem definidas. A discretização temporal aliada à não-linearidade da dinâmica populacional culminou no aparecimento de um novo regime dinâmico: caos, em adição aos regimes estável e cíclico já observados por Gurney & Lawton.¹⁵ Ao permitirmos que novas gerações se dispersassem e colonizassem novos habitats no regime caótico, observamos a formação de padrões espaciais intrincados, tanto cíclicos como estacionários. A dispersão em si mostrou-se forte aliada à sobrevivência de engenheiros de ecossistemas, ao passo que a possibilidade de explorar novos habitats pôde mudar a natureza da dinâmica, inclusive prevenindo-os da extinção.

Para efeito de comparação, no capítulo 4 sugerimos uma possível formulação contínua via sistema de reação-difusão, aplicável ao caso de populações cuja reprodução é não sazonal, correspondendo a gerações sobreponíveis. Neste caso, nossa breve análise mostra padrões de pouca dependência espacial, não havendo formação de padrões estacionários relacionáveis com casos reais.

Finalmente, as conclusões referentes a este trabalho são apresentadas de forma mais abrangente no capítulo 5.

2 MODELO DE GURNEY & LAWTON

Gurney & Lawton¹⁵ foram os primeiros a propor uma modelagem matemática para descrever a dinâmica populacional de engenheiros de ecossistemas. Neste modelo, um sistema de equações diferenciais ordinárias simula o fato de que a sobrevivência de tais organismos depende de sua competência para modificar os habitats em que vivem. Juntamente com a população de engenheiros E , são definidas as variáveis H , D e V , que descrevem a dinâmica dos habitats que se encontram, respectivamente, nos estados utilizável, degradado ou virgem.

A incorporação dos mecanismos de modificação de habitats como pré-requisito para sobrevivência, degradação dos habitats construídos até sua inutilização e recuperação gradual dos habitats degradados até o estado virgem, é descrita pelo seguinte sistema:

$$\frac{dE}{dt} = rE \left(1 - \frac{E}{H}\right), \quad (2.1)$$

$$\frac{dH}{dt} = p(V, E)E - \delta H, \quad (2.2)$$

$$\frac{dV}{dt} = \rho(T - V - H) - p(V, E)E, \quad (2.3)$$

onde a população de indivíduos E cresce à taxa r , o número de habitats utilizáveis H decai à taxa δ e o número de habitats virgens V é tal que $T = V + H + D$ dá o número total de habitats, sendo que os habitats degradados D são reconstituídos à taxa ρ .

A função $p(V, E)$ nos dá a taxa de transformação de habitats virgens em utilizáveis devido à ação de um único engenheiro. Uma vez que $p(0, E) = 0$ podemos escrever

$$p(V, E) = c(E)V, \quad (2.4)$$

onde $c(E)$ é uma função que determina a necessidade e importância da colaboração entre engenheiros para efetuar as transformações nos habitats virgens. Em particular, se $c(E \rightarrow 0) > 0$ então um único engenheiro é capaz de executar essa tarefa (note que, na prática, o mínimo valor de E é 1).

2.1 Análise do modelo de Gurney & Lawton

As equações (2.1)-(2.3) formam um sistema com dois tipos de estados estacionários: um com zero engenheiros (ZE) e outro com um número finitos deles (FE). Vamos explicitar e analisar a estabilidade desses estados em diferentes casos, como feito pelos autores.

O primeiro estado estacionário (ZE) é dado por

$$E_{ZE} = H_{ZE} = 0, V_{ZE} = T, \quad (2.5)$$

e o segundo estado (FE) é tal que

$$E_{FE} = H_{FE} = \frac{T - V_{FE}}{1 + (\delta/\rho)}, \quad (2.6)$$

sendo o equilíbrio de V_{FE} dado pela solução de

$$p\left(V_{FE}, \frac{T - V_{FE}}{1 + (\delta/\rho)}\right) = \delta \quad (2.7)$$

onde $E_{FE}, H_{FE}, V_{FE} > 0$.

No caso de engenheiros não cooperativos, a taxa de uso de habitat dependerá apenas da disponibilidade de habitats virgens, de forma que $p(V, E) \equiv \hat{p}(V)$. Se $\hat{p}(0) = 0$ e tal função é estritamente crescente, então uma condição necessária e suficiente para um estado FE positivo é

$$\hat{p}(T) > \delta. \quad (2.8)$$

Analogamente, para engenheiros cooperativos, sendo $p(T, 0) = 0$, uma condição suficiente para um estado FE positivo seria

$$p(T, 0) > \delta, \quad (2.9)$$

já que a taxa de produção de novos habitats deve aumentar com o número de habitat virgens. Essa condição satisfeita é equivalente a se afirmar que cada engenheiro isolado é apto a produzir habitats suficientemente rápido para se sustentar, isto é, mais rápido do que os habitats se degradam.

Note que a solução trivial de ponto fixo ($E_{ZE} = H_{ZE} = 0$) gera uma indeterminação na equação 2.1. Tal fato não foi discutido por Gurney & Lawton mas é facilmente contornado ao definir-se uma variável $X = E/H$. A análise de estabilidade do sistema feita utilizando-se tal definição (como feito no capítulo 3) gera os mesmos resultados da análise feita por Gurney & Lawton, descrita logo abaixo.

2.1.1 Estabilidade local no caso geral

Podemos reescrever o sistema das equações (2.1)-(2.3) definindo f , g e h da forma

$$\frac{dE}{dt} = rE \left(1 - \frac{E}{H}\right) = f(E, H), \quad (2.10)$$

$$\frac{dH}{dt} = p(V, E)E - \delta H = g(E, H, V), \quad (2.11)$$

$$\frac{dV}{dt} = \rho(T - V - H) - p(V, E)E = h(E, H, V), \quad (2.12)$$

Linearizando o sistema acima para pequenos deslocamentos $\epsilon \equiv (E - E_{FE}, H - H_{FE}, V - V_{FE})$ em torno de um ponto fixo (E_{FE}, H_{FE}, V_{FE}) , temos que

$$\dot{\epsilon} = J\epsilon \quad (2.13)$$

onde J é o Jacobiano (matriz de estabilidade) referente a (2.10)-(2.12). Para analisar a estabilidade do sistema, consideramos uma solução $\epsilon(t) = \epsilon_0 e^{\lambda t}$, de forma que

$$J\epsilon_0 = \lambda\epsilon_0. \quad (2.14)$$

A equação acima implicará em

$$\det \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial E} - \lambda & \frac{\partial f}{\partial H} & \frac{\partial f}{\partial V} \\ \frac{\partial g}{\partial E} & \frac{\partial g}{\partial H} - \lambda & \frac{\partial g}{\partial V} \\ \frac{\partial h}{\partial E} & \frac{\partial h}{\partial H} & \frac{\partial h}{\partial V} - \lambda \end{pmatrix} = 0 \quad (2.15)$$

ou simplesmente

$$\lambda^3 + a_1\lambda^2 + a_2\lambda + a_3 = 0 \quad (2.16)$$

onde

$$a_1 = -\text{tr}(J), \quad (2.17)$$

$$a_2 = \det \begin{pmatrix} J_{22} & J_{23} \\ J_{32} & J_{33} \end{pmatrix} + \det \begin{pmatrix} J_{11} & J_{13} \\ J_{31} & J_{33} \end{pmatrix} + \det \begin{pmatrix} J_{11} & J_{12} \\ J_{21} & J_{22} \end{pmatrix}, \quad (2.18)$$

$$a_3 = -\det(J). \quad (2.19)$$

Para analisar a estabilidade de (2.10)-(2.12) em termos dos parâmetros acima, utilizamos o critério de estabilidade de Routh-Hurwitz,¹⁹ como enunciado a seguir.

Critério 1 (Routh-Hurwitz) *Dada a equação característica*

$$\lambda^k + a_1\lambda^{k-1} + a_2\lambda^{k-2} + \dots + a_k = 0$$

e definidas as k matrizes de Hurwitz como

$$H_1 = (a_1); H_2 = \begin{pmatrix} a_1 & 1 \\ a_3 & a_2 \end{pmatrix};$$

$$H_3 = \begin{pmatrix} a_1 & 1 & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 \\ a_5 & a_4 & a_3 \end{pmatrix}; \dots; H_k = \begin{pmatrix} a_1 & 1 & 0 & \dots & 0 \\ a_3 & a_2 & a_1 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & a_k \end{pmatrix}.$$

O estado estacionário é estável (i.e., $\text{Re}(\lambda) < 0$ para todo λ) se, e somente se, $\det(H_i) \geq 0$ para todo $i = 1, 2, \dots, k$.

No caso de um sistema cuja equação característica é de terceira ordem, as condições necessárias de para estabilidade de um ponto fixo reduzem-se a:

$$a_1 > 0, \quad (2.20)$$

$$a_3 > 0, \quad (2.21)$$

$$a_1 a_2 - a_3 > 0. \quad (2.22)$$

Para o estado ZE, a matriz de estabilidade é

$$J_{ZE} = \begin{pmatrix} -r & r & 0 \\ p(T, 0) & -\delta & 0 \\ -p(T, 0) & -\rho & -r \end{pmatrix} \quad (2.23)$$

e as condições (2.20)-(2.22) se traduzem em

$$a_1 = r + \delta + \rho > 0, \quad (2.24)$$

$$a_3 = r\rho(\delta - p(T, 0)) > 0, \quad (2.25)$$

$$a_1 a_2 - a_3 = r(r + \delta)(\delta - p(T, 0)) + \rho(r + \delta)(r + \delta + \rho) > 0. \quad (2.26)$$

Como $\rho, \delta, r > 0$, a condição de estabilidade neste caso se reduz a

$$\delta > p(T, 0). \quad (2.27)$$

Já para o estado FE, a matriz de estabilidade é dada por

$$J_{FE} = \begin{pmatrix} -r & r & 0 \\ \delta + E_{FE}p_E & -\delta & E_{FE}p_V \\ -(\delta + E_{FE}p_E) & -\rho & -(\rho + E_{FE}p_V) \end{pmatrix}, \quad (2.28)$$

onde p_i denota a derivada de p em relação a i avaliada em (E_{FE}, H_{FE}, V_{FE}) . Agora, as equações (2.20)-(2.22) se tornam

$$a_1 = r + \delta + \rho + p_V E_{FE} > 0, \quad (2.29)$$

$$a_3 = E_{FE}r[(\delta + \rho)p_V - \rho p_E] > 0, \quad (2.30)$$

$$\begin{aligned} a_1 a_2 - a_3 &= (r + \delta + \rho + E_{FE}p_V)[\rho(r + \delta) + E_{FE}r p_V] \\ &\quad + E_{FE}(\delta + \rho)p_V[\rho + \delta + E_{FE}p_V] \\ &\quad - E_{FE}r p_E[r + \delta + E_{FE}p_V] > 0. \end{aligned} \quad (2.31)$$

É razoável assumir que $p_V > 0$, pois $p(V, E)$ deve aumentar com V , então há regiões em que $a_1 a_2 - a_3$, correspondendo à instabilidade. Sendo assim, vamos obter explicitamente as condições de estabilidade de um estado FE tanto para engenheiros não cooperativos como para cooperativos.

2.1.2 Engenheiros não cooperativos

Para engenheiros não cooperativos, a taxa de produção de habitats $\hat{p}(V)$ é independente de E , de forma que $\hat{p}_E = 0$. Portanto, todo ponto de equilíbrio FE positivo (i.e., em que (2.8) vale) será localmente estável.

2.1.3 Engenheiros cooperativos

Neste caso, o equilíbrio instável é possível em mais de uma situação. Uma condição suficiente seria

$$p_E > \left(\frac{\delta}{\rho} + 1 \right) p_V, \quad (2.32)$$

i.e. um alto nível de cooperação desestabiliza um estado de equilíbrio FE positivo. Além disso, instabilidade também pode ocorrer quando $a_1 a_2 - a_3 < 0$ em casos específicos que exigem certo nível de cooperatividade, mas sem nenhuma interpretação geral mais clara.

2.2 Um caso específico para engenheiros cooperativos

Visando uma análise mais concreta do comportamento das populações de engenheiros, Gurney & Lawton propuseram que a taxa de produção de novos habitats seria descrita por

$$p(V, E) = (\alpha + \beta E/T)V/T, \quad (2.33)$$

onde α é a taxa com que um único engenheiro produz habitats, a qual cresce linearmente com a população E de engenheiros. Tomando o número total de habitats T como escala, podemos reescrever o sistema (2.1)-(2.3) inserindo as variáveis normalizadas $e = E/T$, $h = H/T$, $v = V/T$ e $\tau = rt$ como a seguir:

$$\begin{aligned} \frac{de}{d\tau} &= e - \frac{e^2}{h} \\ \frac{dh}{d\tau} &= (\tilde{\alpha} + \tilde{\beta}e)ve - \tilde{\delta}h \\ \frac{dv}{d\tau} &= \tilde{\rho}(1 - v - h) - (\tilde{\alpha} + \tilde{\beta}e)ve \end{aligned} \quad (2.34)$$

onde os parâmetros adimensionais $\tilde{\rho} = \frac{\rho}{r}$, $\tilde{\alpha} = \frac{\alpha}{r}$, $\tilde{\delta} = \frac{\delta}{r}$ e $\tilde{\beta} = \frac{\beta}{r}$ são suficientes para descrever o comportamento do sistema.

Sendo a condição (suficiente) (2.9) satisfeita, dois estados estacionários são possíveis: ZE (onde $e_0 = h_0 = 0$ e $v_0 = 1$) e FE, com $e \neq 0$, que corresponde nesse caso a

$$e_1 = \frac{1}{2} \left[\left(\frac{1}{1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho}} - \frac{\tilde{\alpha}}{\tilde{\beta}} \right) + \sqrt{\left(\frac{1}{1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho}} + \frac{\tilde{\alpha}}{\tilde{\beta}} \right)^2 - \frac{4\tilde{\delta}}{\tilde{\beta}(1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho})}} \right]. \quad (2.35)$$

Se a condição (2.9) não é satisfeita, i.e., $\delta > \alpha$, um único engenheiro não consegue repor habitats mais rapidamente do que a taxa com que eles se degradam. Caso contrário, uma

população de engenheiros pode se sustentar se

$$\tilde{\alpha} < \tilde{\delta} < \frac{\tilde{\beta}(1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho})}{4} \left[\frac{1}{1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho}} + \frac{\tilde{\alpha}}{\tilde{\beta}} \right]^2, \quad (2.36)$$

de forma que além dos dois estados acima, um terceiro estado, do tipo FE, é possível com

$$e_2 = \frac{1}{2} \left[\left(\frac{1}{1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho}} - \frac{\tilde{\alpha}}{\tilde{\beta}} \right) - \sqrt{\left(\frac{1}{1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho}} + \frac{\tilde{\alpha}}{\tilde{\beta}} \right)^2 - \frac{4\tilde{\delta}}{\tilde{\beta}(1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho})}} \right]. \quad (2.37)$$

Note que ambos os estados (2.35) e (2.37) são reais somente quando (2.36) é satisfeita, significando que é possível uma população de engenheiros autossustentável. Do contrário, apenas o ponto fixo ZE poderá existir.

2.2.1 Estabilidade local

A condição para ZE estável é dada por (2.27) e nesse caso fica

$$\tilde{\delta} > \tilde{\alpha}. \quad (2.38)$$

Assim, ZE será um ponto atrator, caso um engenheiro sozinho não seja rápido o suficiente ao repor habitats degradados (δ na faixa especificada em (2.36)), ou um ponto repelente, caso a taxa de degradação δ for suficientemente pequena.

Para o estado FE, uma condição suficiente para instabilidade é dada por (2.32). Utilizando a definição (2.33) e eliminando v com (2.6), temos esta condição agora dada por

$$e < \left[\frac{1}{1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho}} + \frac{\tilde{\alpha}}{\tilde{\beta}} \right]. \quad (2.39)$$

Note que a condição acima é sempre satisfeita por e_2 . Portanto, e_2 é sempre instável, se este existe. Como a existência de e_2 sempre implica em um e_0 atrator, temos que e_1 é um limiar abaixo do qual qualquer população estará fadada à extinção.

A condição (2.39) não pode ser satisfeita por E_1 , portanto sua estabilidade é definida pelo sinal de $a_1 a_2 - a_3$, que é uma expressão complicada dependente dos parâmetros normalizados $\tilde{\rho} = \frac{\rho}{r}$, $\tilde{\alpha} = \frac{\alpha}{r}$, $\tilde{\delta} = \frac{\delta}{r}$ e $\tilde{\beta} = \frac{\beta}{r}$. Note que e_1 pode, portanto, ser um atrator ou um repulsor, neste último caso havendo um ciclo-limite em que grandes variações da amplitude do número habitats e engenheiros ocorrem.

No caso em que e_1 existe e é instável, a solução tende ao ciclo-limite estável mostrado na figura 1.

Para prever quais parâmetros geram um determinado regime na solução, recorreremos à representação do espaço de parâmetros (Figura 2). As linhas representam as solução de (2.31) para $a_1 a_2 - a_3 = 0$, no caso de engenheiros cooperativos. Sendo assim, a regiões acima de cada linha correspondem às regiões de estabilidade (regime estacionário). Abaixo de cada linha, estão as regiões de instabilidade (regime cíclico).

Figura 1 – Solução cíclica para uma população de engenheiros altamente colaborativos. Parâmetros: $\tilde{\rho} = 0.1$, $\tilde{\delta} = 1.5$, $\tilde{\alpha} = 2$ e $\tilde{\beta} = 50$. Convenção: $e = E/T$ (—), $v = V/T$ (---) e $d = D/T$ (.....).

Fonte: Adaptada de GURNEY; LAWTON.¹⁵

Figura 2 – Regiões de estabilidade no espaço de parâmetros para o caso de engenheiros cooperativos com $\bar{\alpha} = 2$ e diferentes valores de $\bar{\delta}$. Regiões acima das linhas correspondem à estabilidade e embaixo, instabilidade com ciclos.

Fonte: Adaptada de GURNEY; LAWTON.¹⁵

Note que o caso descrito acima proporciona o aparecimento de ciclos em condições paramétricas muito específicas: populações altamente cooperativas e com lenta recuperação de habitats. Portanto, ainda há regiões extensas do espaço de parâmetros que correspondem à estabilidade. No caso de engenheiros não cooperativos, como descrito em 2.1.2, a estabilidade é inerente a todo ponto fixo FE positivo. Assim, assumindo-se que dinâmicas estáveis são mais comumente encontrada na natureza,¹⁵ flutuações observadas em populações reais teriam causas exógenas.

3 MODELAGEM VIA MAPAS ACOPLADOS

Como sugerido pelos próprios Gurney & Lawton,¹⁵ a investigação teórica de modelos espacialmente explícitos seria essencial para entender os efeitos espaciais na regulação da dinâmica populacional de engenheiros de ecossistemas.

Com este intuito e pensando em propor uma modelagem de implementação simples para a dinâmica espacial, introduzimos uma abordagem via mapas acoplados. A estrutura adotada é similar à proposta no artigo seminal de Comins et al.²⁰ e utilizada por Rodriguez et al.,²¹ em que tempo e espaço se apresentam como variáveis discretas.

A escolha de um modelo discreto no tempo é compatível com a suposição de que a espécie em questão tenha reprodução sazonal, posto que cada iteração corresponderia a uma geração. Ao final de cada uma destas gerações uma fração dos indivíduos em cada sítio migraria para popular habitats vizinhos.

O domínio espacial é composto por uma rede quadrada com L^2 unidades de habitat cuja dinâmica, a cada iteração, consiste em duas fases: dispersão e reação. Na fase de dispersão do mapa acoplado, uma fração μ dos indivíduos de cada sítio i se dispersa entre os 8 sítios vizinhos, que correspondem à sua vizinhança de Moore, Ω_i . Assim, para cada um dos sítios $i = 1, \dots, L^2$ temos a população após a fase de dispersão, $E'_{i,t}$, dada por

$$E'_{i,t} = (1 - \mu)E_{i,t} + \mu \sum_{j \in \Omega_i} \frac{E_{j,t}}{\omega_j}, \quad (3.1)$$

onde ω_i é o número de vizinhos da célula i (que pode variar de 3 a 8 dependendo de onde a célula se localiza e das condições de contorno).

Para a fase de reação, sugerimos uma discretização temporal das equações do modelo de Gurney & Lawton. Consequentemente, representaremos o crescimento populacional dos engenheiros pela equação de Ricker,¹⁹ o análogo discreto da equação logística presente em (2.1):

$$E_{i,t+1} = E'_{i,t} \exp \left[r \left(1 - \frac{E'_{i,t}}{H_{i,t}} \right) \right]. \quad (3.2)$$

O número de habitats degradados é

$$D_{i,t+1} = (1 - \rho)D_{i,t} + \delta H_{i,t}, \quad (3.3)$$

onde $\delta H_{i,t}$ é a fração de habitats utilizáveis sendo degradados e $\rho D_{i,t}$ é a fração de habitats sendo restaurados ao estado virgem, de forma que podemos escrever o número de habitats virgens como

$$V_{i,t+1} = \rho D_{i,t} + [1 - c(E'_{i,t})]V_{i,t}. \quad (3.4)$$

Aqui definimos $c(E'_{i,t})$ como a probabilidade de transição entre habitats virgens e utilizáveis, devido à ação dos engenheiros. Expressões explícitas para $c(E'_{i,t})$ serão considerada mais à frente. Com essa definição, o número de habitats utilizáveis é dado por

$$H_{i,t+1} = (1 - \delta)H_{i,t} + c(E'_{i,t})V_{i,t}. \quad (3.5)$$

Note que δ , ρ e $c(E_{i,t})$ agora são definidos como probabilidades, logo, possuem um significado completamente diferente do apresentado no capítulo 2, onde parâmetros de notação correspondente representavam taxas de variação. Além disso, pela nova definição, todos devem ter valores menores ou iguais a 1.

Também define-se o número total de habitats $T = V_{i,t} + H_{i,t} + D_{i,t}$, que é constante. Podemos então eliminar uma variável (D), escrevendo um sistema normalizado nas variáveis dinâmicas $e_{i,t} = E_{i,t}/T$, $h_{i,t} = H_{i,t}/T$ e $v_{i,t} = V_{i,t}/T$, sendo as duas últimas sempre menores ou iguais a 1.

Finalmente, nosso sistema de dispersão-reação será dado por

$$e'_{i,t} = (1 - \mu)e_{i,t} + \mu \sum_{j \in \Omega_i} \frac{e_{j,t}}{\omega_j}, \quad (3.6)$$

$$e_{i,t+1} = e'_{i,t} \exp \left[r \left(1 - \frac{e'_{i,t}}{h_{i,t}} \right) \right], \quad (3.7)$$

$$h_{i,t+1} = (1 - \delta)h_{i,t} + c(e'_{i,t})v_{i,t}, \quad (3.8)$$

$$v_{i,t+1} = \rho(1 - v_{i,t} - h_{i,t}) + [1 - c(e'_{i,t})]v_{i,t}, \quad (3.9)$$

que não depende explicitamente da dinâmica do número habitats degradados, sendo este dado por $d_{i,t} = 1 - v_{i,t} - h_{i,t}$.

3.1 Dinâmica populacional local

Para entender mais sobre a natureza do modelo de crescimento populacional proposto, começaremos explorando a dinâmica local do sistema, o que significa considerar um sistema composto apenas pelas equações recursivas (3.7)-(3.9), como se a população estivesse restrita a um único sítio. Nesta análise inicial, consideraremos que a probabilidade de transição entre habitats virgens e utilizáveis é dada por

$$c(e_{i,t}) = 1 - \exp(-\alpha e_{i,t}), \quad (3.10)$$

onde o parâmetro $\alpha > 0$ pode ser entendido como uma medida de cooperatividade entre os indivíduos. Tal definição para $c(e)$ é uma das formas mais simples de se expressar uma função limitada pela unidade e com a propriedade de se anular quando $e_{i,t}$ também se anula (figura 3).

Começemos analisando os pontos fixos de (3.7)-(3.9) (denotados por (e^*, h^*, v^*)). As duas soluções existentes satisfazem:

$$e^* = e^* \exp \left[r \left(1 - \frac{e^*}{h^*} \right) \right], \quad (3.11)$$

Figura 3 – Probabilidade de transição entre habitats virgens e utilizáveis, $c(e)$, para diferentes valores de α .

Fonte: Elaborada pela autora.

$$h^* = (1 - \delta)h^* + c(e^*)v^*, \quad (3.12)$$

$$v^* = \rho(1 - v^* - h^*) + [1 - c(e^*)]v^*. \quad (3.13)$$

A primeira solução corresponde ao estado de extinção, isto é,

$$e_0 = h_0 = 0, \quad v_0 = 1, \quad \forall i, t. \quad (3.14)$$

O outro ponto fixo corresponde a uma próspera população de engenheiros:

$$e_1 = h_1 > 0, \quad v_1 = \frac{\delta e_1}{c(e_1)}, \quad (3.15)$$

com e_1 dado pela solução de

$$\delta e_1 = c(e_1)(1 - e_1(1 + \delta/\rho)). \quad (3.16)$$

Note que o valor destes pontos fixos independe da taxa de crescimento, r . Entretanto, a dependência da dinâmica local para com r aparece através do estabelecimento de um entre três possíveis regimes: assintoticamente estável, periódico e caótico (vide seção 3.2.1), como ilustrados na figura 4. Nas seções a seguir, esta dependência ficará ainda mais clara quando construirmos diagramas de bifurcação do sistema em função de r (Figura 8).

3.1.1 Análise de estabilidade da dinâmica local

Para fazer um estudo analítico das regiões de estabilidade dos pontos fixos descritos em (3.14) e (3.15), vamos considerar inicialmente o sistema não-espacial (equações (3.7)-

Figura 4 – Dinâmica local para as densidades de engenheiros (e), habitats utilizáveis (h) e habitats virgens (v) para diferentes valores da taxa de crescimento r . Parâmetros utilizados: $\alpha = 1$, $\delta = 0.4$ and $\rho = 0.8$.
Fonte: Elaborada pela autora.

(3.9)) como a seguir:

$$e_{t+1} = e_t \exp \left[r \left(1 - \frac{e_t}{h_t} \right) \right], \quad (3.17)$$

$$h_{t+1} = (1 - \delta)h_t + c(e_t)v_t, \quad (3.18)$$

$$v_{t+1} = \rho(1 - v_t - h_t) + [1 - c(e_t)]v_t, \quad (3.19)$$

onde mantemos os índices referentes às iterações temporais, mas excluimos os índices i , já que estamos considerando uma população não afetada por dispersão espacial.

Note que, no entanto, quando o sistema está próximo do ponto fixo de extinção (equações (3.14)), podemos ter uma indeterminação onde a razão $x \equiv e/h$ aparece. Sendo assim, para possibilitar uma análise de estabilidade, vamos reescrever as equações (3.17)-

(3.19) em termos de e , x e v :

$$e_{t+1} = e_t \exp[r(1 - x_t)] \equiv f(e_t, x_t, v_t), \quad (3.20)$$

$$x_{t+1} = \frac{x_t \exp[r(1 - x_t)]}{(1 - \delta) + \hat{c}(e_t)x_t v_t} \equiv g(e_t, x_t, v_t), \quad (3.21)$$

$$v_{t+1} = \rho(1 - v_t - e_t/x_t) + [1 - c(e_t)]v_t \equiv w(e_t, x_t, v_t), \quad (3.22)$$

onde $\hat{c}(e) = c(e)/e$ é tal que $\hat{c}(0) = \alpha$.

Agora temos que, no ponto fixo, $x_{t+1} = x_t = x^*$ satisfaz

$$1 - \delta + \alpha x^* = \exp[r(1 - x^*)]. \quad (3.23)$$

Expandindo a exponencial em (3.23) em torno de $x^* = 1$, é fácil mostrar que $x^* = 1$ para $\delta = \alpha$, $x^* < 1$ para $\delta < \alpha$ e $x^* > 1$ para $\delta > \alpha$.

Feito isso, considere ϵ_t um desvio infinitesimal em torno de um ponto fixo (e^*, x^*, v^*) :

$$\epsilon_t \equiv (e_t - e^*, x_t - x^*, v_t - v^*). \quad (3.24)$$

Então, uma linearização do sistema (3.20)-(3.22) pode ser escrita como

$$\dot{\epsilon}_t \equiv J^* \epsilon_t, \quad (3.25)$$

onde J^* é o jacobiano do sistema avaliado no ponto fixo, isto é,

$$J^* = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial e}(e^*, x^*, v^*) & \frac{\partial f}{\partial x}(e^*, x^*, v^*) & \frac{\partial f}{\partial v}(e^*, x^*, v^*) \\ \frac{\partial g}{\partial e}(e^*, x^*, v^*) & \frac{\partial g}{\partial x}(e^*, x^*, v^*) & \frac{\partial g}{\partial v}(e^*, x^*, v^*) \\ \frac{\partial w}{\partial e}(e^*, x^*, v^*) & \frac{\partial w}{\partial x}(e^*, x^*, v^*) & \frac{\partial w}{\partial v}(e^*, x^*, v^*) \end{pmatrix}. \quad (3.26)$$

Consideremos as soluções exponenciais para o sistema linearizado (3.25), i.e., $\epsilon_{t+1} = \epsilon_0 e^{\lambda t}$, com ϵ_0 sendo o deslocamento inicial. Com isso, obtemos a seguinte equação de autovalores

$$J\epsilon_0 = \lambda\epsilon_0, \quad (3.27)$$

sendo λ os autovalores de J^* . Tal expressão é equivalente a

$$\det \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial e}|_* - \lambda & \frac{\partial f}{\partial x}|_* & \frac{\partial f}{\partial v}|_* \\ \frac{\partial g}{\partial e}|_* & \frac{\partial g}{\partial x}|_* - \lambda & \frac{\partial g}{\partial v}|_* \\ \frac{\partial w}{\partial e}|_* & \frac{\partial w}{\partial x}|_* & \frac{\partial w}{\partial v}|_* - \lambda \end{pmatrix} = 0, \quad (3.28)$$

onde $|_*$ denota que a derivada deve ser avaliada no ponto fixo (e^*, x^*, v^*) .

Análises numéricas da equação acima podem nos informar as condições paramétricas necessárias para que os valores absolutos de λ sejam menores que 1 (condições de estabilidade para sistemas discretos¹⁹). Isto será feito a seguir, para cada um dos pontos fixos.

3.1.2 Estabilidade do ponto fixo de extinção

No caso de $(e_0, x_0, v_0) = (0, x_0, 1)$, com x_0 definido como em (3.23), temos o jacobiano J_0 dado por

$$J_0 = \begin{pmatrix} \xi_0 & 0 & 0 \\ (\alpha x^*)^2/2\xi_0 & 1 - x_0(r + \alpha/\xi) & -\alpha x^*2/\xi_0 \\ -\alpha - \rho/x_0 & 0 & 1 - \rho \end{pmatrix} \quad (3.29)$$

onde $\xi_0 \equiv \exp[r(1 - x_0)]$.

Neste caso, os autovalores de J_0 são simplesmente

$$\lambda_1 = \xi_0, \quad (3.30)$$

$$\lambda_2 = 1 - x_0(r + \alpha/\xi), \quad (3.31)$$

$$\lambda_3 = 1 - \rho. \quad (3.32)$$

Para o ponto fixo ser estável, o valor absoluto de todos os autovalores da matriz de estabilidade devem ser menores que 1.¹⁹ Note que sempre que tivermos $\delta > \alpha$, teremos $|\lambda_1| < 1$ (já que, neste caso, $x_0 > 1$). Além disso, $|\lambda_3| < 1$ é sempre satisfeito já que $\rho < 1$. Finalmente, apesar de $\lambda_2 < 1$ sempre valer, para termos também $\lambda_2 > -1$ devemos ter r suficientemente pequeno. Pode-se, portanto, definir um valor crítico $r = r_c$ para o qual $\lambda_2 = -1$ e acima do qual ocorrerá instabilidade (Figure 5). Em particular, para $\alpha = 0$ temos $r_c = 2 + \ln(1 - \delta)$, de forma que para $\delta > 1 - \exp(-2) \approx 0.865$ o ponto fixo de extinção é instável para todos os valores possíveis de r .

Figura 5 – Taxa de crescimento populacional crítica r_c a partir da qual o ponto fixo de extinção é instável, exibindo comportamento cíclico. Note que estabilidade é possível apenas para $\delta > \alpha$, do contrário o ponto fixo é sempre instável.

Fonte: Adaptada de FRANCO; FONTANARI.¹⁸

Analicamente, a condição $|\lambda_2| > 1$ implica na instabilidade do ponto fixo de extinção, refletida no comportamento oscilatório de x_t . No entanto, o comportamento

assintótico da dinâmica iterativa é tal que $e \rightarrow 0$ e $v \rightarrow 0$ quando $t \rightarrow \infty$. Sendo assim, na prática, para $\delta > \alpha$ o estado de extinção funcionará sempre como um atrator (mesmo que não corresponda a um ponto fixo estável), caracterizado por $\lim_{t \rightarrow \infty} e_t = 0$.

Nas simulações apresentadas nas subseções seguintes, usaremos sempre $\alpha > \delta$, de forma que o ponto fixo de extinção será instável. Mesmo assim, veremos que apesar do ponto fixo de extinção ser um repulsor para $r < r_c$ (sendo o ponto fixo não nulo um atrator), para $r > r_c$ há regiões em que tal ponto agirá como atrator ao passo que x_0 oscila com amplitudes muito baixas tendendo a zero assintoticamente.

3.1.3 Estabilidade do ponto fixo não nulo

O ponto fixo correspondente a uma população bem sucedida de engenheiros de ecossistemas (e_1, h_1, v_1) é definido pelas equações (3.15) e (3.16). Podemos ver pela figura 6 que o valor de e_1 e de v_1 crescem monotonicamente com ρ , significando que maiores taxas de recuperação dos habitats possibilitam maiores populações, como se poderia esperar.

Usando as equações (3.20)-(3.22), podemos construir o jacobiano para o ponto fixo de população não nula:

$$J_1 = \begin{pmatrix} 1 & -re_1 & 0 \\ -v_1\hat{c}'(e_1) & 1 - r - \delta & -\hat{c}(e_1) \\ -\rho - a(v_1 - \delta e_1) & \rho e_1 & 1 - \rho - c(e_1) \end{pmatrix}, \quad (3.33)$$

onde utilizamos que $x_1 = e_1/h_1 = 1$. Aqui também definimos $\hat{c}'(e_1) \equiv d\hat{c}(e)/de|_{e=e_1}$, tal que $\hat{c}'(0) = -\alpha^2/2$.

Figura 6 – Densidade populacional de engenheiros (e^*) e fração de habitats virgens (v^*) no ponto fixo de população não nula, em função da taxa de recuperação de habitats. Parâmetros fixados: $\alpha = 1$ e $\delta = 0.1$.

Fonte: Adaptada de FRANCO; FONTANARI.¹⁸

Da equação (3.16), para $e_1 \ll 1$ podemos escrever

$$e_1 \approx \frac{1 - \delta/\alpha}{1 + \delta/\alpha}, \quad (3.34)$$

o que significa que tal ponto fixo será biologicamente possível (i.e., $e_1 > 0$) apenas para $\delta < \alpha$. Em tal região, a avaliação numérica dos autovalores do jacobiano acima mostra que dois deles (λ_1 e λ_3) possuem sempre valores absolutos inferiores a 1. No entanto, apesar de termos $\lambda_2 < 1$, este pode ser menor que -1 para alguns conjuntos de parâmetros. Para tais conjuntos, o ponto fixo de população não nula pode ser instável, gerando uma dinâmica cíclica ou caótica.

Figura 7 – Taxa de crescimento populacional crítica r_c , acima da qual o sistema se encontra em um regime instável, apresentada como função de $\alpha > \delta$, para diferentes valores de δ e ρ .

Fonte: Adaptada de FRANCO; FONTANARI.¹⁸

Na figura 7, obtivemos, numericamente, os valores $r = r_c$ acima dos quais o ponto fixo é instável e estudamos sua dependência com outros parâmetros do sistema. Independente dos outros parâmetros, observamos que $r \in [2 - \delta, 2]$, sendo que o limite inferior ocorre para $\delta = \alpha$ (no qual $e_1 \rightarrow 0$, segundo a equação (3.34)) e o limite superior ocorre para $\alpha \rightarrow \infty$. Neste limite, temos ainda que $c(e) = 1$, fazendo com que a fração de habitats utilizáveis h_t torne-se independente de e e a equação (3.7), que descreve a densidade de engenheiros, se reduz à curva de Ricker clássica, com uma capacidade h_t independente de e_t .

Concluimos que o aumento de α e ρ , assim como a diminuição de δ , contribuem para a estabilidade do ponto fixo com uma população não-nula de engenheiros. No entanto, o parâmetro determinante é r , de tal forma que, independentemente dos demais parâmetros, para $r > 2$ este ponto fixo é sempre instável e para $r < 1$, sempre estável.

3.2 Oscilações e caos

Uma característica importante de nosso modelo, como definido nas equações (3.17-3.19), é o aparecimento de um regime caótico para grandes taxas de crescimento populacional r (vide figura 4). Tal comportamento já era esperado ao introduzirmos um crescimento populacional não-linear, como o dado pela equação de Ricker, com características similares à do amplamente estudado mapa logístico (conhecido por apresentar uma cascata de bifurcações tipo Pitchfork levando ao caos¹⁹).

Para apresentar estes resultados, produzimos diagramas de bifurcações, que mostram os valores visitados assintoticamente pela dinâmica ao considerar-se todas as possíveis condições iniciais. Na figura 8, vemos que para pequenos valores de r as iterações sempre levam a dinâmica a um equilíbrio estável, correspondente ao ponto fixo de densidade populacional não nula e_1 . Conforme a taxa de crescimento aumenta, ultrapassando $r = r_c$, começam a aparecer ciclos de 2 pontos e uma cascata de bifurcações periódicas que eventualmente leva ao caos.

É interessante observar como tais diagramas variam com o valor de δ . Como discutido anteriormente, quando $\delta < \alpha$ o ponto fixo correspondente a $e_0 = 0$ é instável (vide seção 3.1.2). Além disso, para $r > r_c$ o ponto fixo de população não-nula também é instável. Neste regime esperamos, portanto, oscilações e comportamento caótico. No entanto, aumentando δ , as oscilações no regime de r grande diminuem rapidamente de amplitude, eventualmente levando a população à extinção (figura 8), independentemente de (e_0, x_0, v_0) ser estável ou não. Tal efeito se relaciona com a existência de um atrator (não ponto fixo) com $e_0 = h_0 = 0$ e x_0 oscilante. Estas janelas de extinção na região caótica gerarão comportamentos diferentes nas simulações espaciais, apresentadas na seção 3.3.

3.2.1 Definição de caos

Em nosso estudo dos possíveis resultados da variação de r na dinâmica local denominamos como regime "caótico" o aparecimento de órbitas aperiódicas, mas até então, este termo não havia sido definido. Com efeito, não é trivial caracterizar exatamente o que é "caos". Usualmente, definir-se-ia um sistema caótico como aquele com "sensível dependência a configurações iniciais infinitesimalmente próximas",²² ou seja, aquele em que pequenas variações nas condições iniciais podem gerar dinâmicas extremamente diferentes.

Uma maneira de se tentar quantificar tal sensibilidade às condições iniciais é através do cálculo do expoente de Lyapunov do sistema, que seria uma medida da taxa de divergência exponencial entre trajetórias infinitesimalmente próximas. Para tanto, considere um mapa qualquer $e_{t+1} = f(e_t)$. O expoente de Lyapunov λ pode ser definido pelo limite

$$\lim_{N \rightarrow \infty} \exp(N\lambda) = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{|f^N(e_0 + \epsilon) - f^N(e_0)|}{\epsilon} \quad (3.35)$$

Figura 8 – Diagramas de bifurcação mostrando a dinâmica assintótica local da densidade populacional de engenheiros e , a partir de todas as possíveis condições iniciais não-nulas, como função da taxa de crescimento r . Todas as simulações foram feitas utilizando-se $\alpha = 1$ e $\rho = 0.4$.

Fonte: Elaborada pela autora.

onde f^N é a N^a iteração de f , e_0 é o ponto inicial e ϵ é um pequeno desvio a partir das condições iniciais, tal que $\epsilon \rightarrow 0$ quando $N \rightarrow \infty$. Tomando o logaritmo natural de (3.35), temos que

$$\lambda = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} \ln \frac{|f^N(e_0 + \epsilon) - f^N(e_0)|}{\epsilon} \quad (3.36)$$

e pode-se mostrar²² que equivale a

$$\lambda = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} \sum_{i=0}^{N-1} \ln |f'(e_t)|. \quad (3.37)$$

Considerando a definição dada acima, a dinâmica do sistema é dita caótica se $\lambda > 0$ e regular se $\lambda \leq 0$. Além disso, em pontos de bifurcação tem-se $\lambda = 0$. A figura 9b mostra o expoente de Lyapunov λ em função de r para o sistema (3.17)-(3.19) e, quando comparada com o diagrama de bifurcação correspondente (figura 9a), oferece evidência da

natureza caótica da dinâmica. De fato, note que $\lambda = 0$ nos pontos bifurcação e $\lambda > 0$ na região de órbitas aperiódicas.

Note que devido à complexidade das equações de nosso sistema, não foi possível obter uma forma analítica para os expoentes de Lyapunov correspondentes à cada uma das variáveis. Não obstante, a figura 9b foi obtida calculando-se numericamente o maior expoente de Lyapunov para cada r com base no método proposto por SPOTT²³ e descrito no apêndice A.

(a) Diagrama de bifurcação

(b) Expoente de Lyapunov

Figura 9 – (a) Diagrama de bifurcação local (dinâmica assintótica resultante de todas as possíveis condições iniciais) para a densidade populacional (e) como função da taxa de crescimento r . (b) Expoente de Lyapunov como função de r obtido com um algoritmo baseado em SPOTT,²³ explanado no apêndice A. Ambas as simulações foram feitas utilizando-se $\alpha = 1$, $\delta = 0.1$ and $\rho = 0.4$.

Fonte: Elaborada pela autora

3.3 Dinâmica populacional espacial

Já conhecendo a natureza dos possíveis regimes emergentes da dinâmica local, consideremos agora que a população em cada sítio i pode se disseminar espacialmente por uma vizinhança Ω_i com uma taxa de dispersão μ . Consideraremos um cenário de invasão ao sítio central, em que apenas este é populado, enquanto todos os outros habitats são completamente virgens. Por simplicidade, vamos estudar inicialmente o efeito da dispersão na dinâmica em uma cadeia unidimensional, onde já podemos ver que a dispersão pode garantir a permanência de uma população. A seguir, estudaremos a dinâmica espacial em duas dimensões sob efeito da dispersão, como o mapa acoplado bidimensional proposto no início deste capítulo. Todas as simulações foram feitas a partir de algoritmos elaborados pela autora em *C*, sendo os gráficos feitos em *Gnuplot*.

3.3.1 Dispersão em uma cadeia unidimensional

Considere uma cadeia unidimensional com apenas três sítios. Entre eles, a dispersão ocorre de forma que a vizinhança Ω_i será composta por $\omega_1 = \omega_3 = 1$ vizinhos nas bordas ou $\omega_2 = 2$ vizinhos no centro. Após a fase de dispersão, representada em (3.6), a dinâmica populacional local se dá como descrita em (3.7)-(3.9).

Para estudar o cenário de invasão no sítio central i_c , escolhemos $e_{i_c,0}$ dentro do intervalo unitário, $h_{i_c,0} = e_{i_c,0}$ e $v_{i_c,0} = 1 - h_{i_c,0}$. Para $i \neq i_c$, $v_{i,0} = 1$ e as outras variáveis se anulam. Iterando os mapas descritos acima, obtemos que se o ponto fixo de população não nula (3.15) é estável ou o regime é periódico, a dinâmica não é afetada pela dispersão. De fato, a metapopulação é espacialmente homogênea e oscila com o mesmo período de um sítio único. No entanto, quando a dinâmica local (figura 10) é caótica, a dispersão se torna mais importante. Na figura 11, que apresenta diagramas de bifurcação em função da taxa de dispersão, vemos que o comportamento caótico pode ser suprimido para certos valores de μ , fazendo com que a população entre em regime periódico ou de ponto fixo. Note que ambos os diagramas da figura 11 não são simétricos em relação a $\mu = 0.5$ pois apenas os engenheiros se dispersam, não os habitats.

Considere o caso $\delta = 0.1$ na figura 11a. Apesar do comportamento ser caótico na maior parte do intervalo, há janelas de estabilidade e periodicidade. Em torno de $\mu = 0.1$, por exemplo, a densidade populacional oscila aproximadamente entre 0.3 e 10^{-5} . Já na região em torno de $\mu = 0.9$, a dinâmica é atraída para um ponto fixo.

Além de mudar a natureza da dinâmica de caótica para estável ou cíclica, outro efeito da dispersão populacional de engenheiros seria evitar a extinção. Considerando agora $\delta = 0.5$, na figura 10b, vemos que altas taxas de crescimento ($r > 3.4$) levam a população à extinção, no caso local. No entanto, ao considerarmos o sistema com dispersão, para alguns valores de μ , a população pode prosperar mesmo para $r > 3.4$ devido à possibilidade de

Figura 10 – Diagramas de bifurcação para a dinâmica local da densidade populacional de engenheiros em função da taxa de crescimento r . Parâmetros utilizados: $r = 3.6$, $\alpha = 1$ e $\rho = 0.01$.

Fonte: Adaptada de FRANCO; FONTANARI.¹⁸

Figura 11 – Diagramas de bifurcação para a densidade populacional de engenheiros em função da taxa de dispersão μ . Estas simulação representam a dinâmica assintótica do sítio central de uma cadeia unidimensional com 3 sítios, sendo o resultado para os outros dois sítios completamente análogo. Parâmetros utilizados: $r = 3.6$, $\alpha = 1$ e $\rho = 0.01$.

Fonte: Adaptada de FRANCO; FONTANARI.¹⁸

migração para habitats mais acolhedores. O diagrama de bifurcação da figura 11b resume a dinâmica assintótica para $r = 3.6$ e os mesmos parâmetros da figura 10b. Vemos que na maior parte do intervalo em μ , o ponto fixo de extinção é o único atrator. No entanto, há regiões tanto de valores altos como baixos de μ para os quais a extinção é evitada.

3.3.2 Dispersão em uma rede bidimensional

Para estudar a dinâmica espacial no caso de um mapa acoplado bidimensional, realizamos simulações síncronas para as fases de dispersão e reação do sistema (3.7)-(3.9) em redes quadradas de lado $L = 101$. Consideramos uma vizinhanças de Moore Ω_i , isto é, os 8 vizinhos mais próximos de cada sítio i da rede quadrada, e condições refletivas de contorno. A configuração inicial considerada corresponderia a um cenário de invasão: um ponto de densa população no sítio central circundado por um ambiente homogeneamente coberto por habitats virgens, análogo ao descrito na seção anterior.

Primeiramente, interpretemos o efeito da variação de alguns dos parâmetros na formação de padrões espaciais. Na Figura 12 vemos que para taxas de degradação δ menores, a população encontra melhores condições para se estabelecer e tem mais facilidade de se espalhar pelo ambiente. Também há um efeito positivo para maiores taxas de reconstituição ρ , que possibilitam maiores densidades populacionais. Já a taxa de dispersão, como esperado, influencia em quão rápido a população se espalha espacialmente. O efeito do aumento da cooperatividade entre os indivíduos, medida por α , tem efeito similar, já que implica no aumento da taxa de conversão de habitats virgens em utilizáveis.

As condições iniciais de colonização utilizadas levaram à formação de uma variedade de padrões simétricos, o que já era esperado devido à escolha de vizinhanças de Moore. No entanto, ao aguardarmos um número suficientemente grande de iterações, quebras de simetria começaram a ocorrer. Isto é explicado pelo acúmulo de erros numéricos, amplificados devido à natureza caótica do sistema. Desta maneira, a simetria nos padrões nos serviu como uma medida de quão confiáveis eram os resultados numéricos.

Quanto à dependência da dinâmica com o parâmetro de dispersão μ , obtivemos dois possíveis regimes: cíclico (oscilações entre densidades baixa e alta) ou caótico, onde a formação de ilhas isoladas com altas densidades populacionais é observada. A figura 13 mostra a dinâmica de um ciclo de 2 pontos (fig. 13a e 13b) e um padrão acíclico com (fig. 13c) correspondendo, respectivamente, a $\mu = 0.1$ e $\mu = 0.5$. Estas duas dinâmicas podem ser observadas de outra forma na figura 14, onde a população média $\langle e_t \rangle = \sum_{i=1}^N e_{i,t}/N$ da rede é registrada a cada iteração. Note que para a maior taxa de dispersão ($\mu = 0.5$), altos níveis populacionais são alcançados mais rapidamente, mas no regime estacionário a média se estabiliza em um valor baixo, se comparada com a média para uma taxa menor ($\mu = 0.1$). O fato de médias menores serem atingidas para maiores valores de μ é consistente com o fato de ocorrer rápida dispersão populacional, isto é, poucos indivíduos se fixam em um habitat e uma fração considerável migra para os habitats vizinhos. Os picos na figura 14, se relacionam com o instante em que a população chega às bordas do domínio, onde a não existência de habitats virgens inexplorados gera um rápido declínio na densidade de engenheiros.

Figura 12 – Dependência paramétrica na formação de padrões espaciais bidimensionais para $L = 101$. A escala de cores se refere à densidade populacional em cada sítio da rede. Note que quanto mais claro, maior a densidade populacional local. Quando menor a taxa de degradação δ , mais difundidos são os padrões gerados. Quanto maior a taxa de reconstituição ρ , maiores as densidades populacionais. Quanto maior a taxa de dispersão μ , mais rápida é a difusão. Finalmente, quanto maior α , medida de cooperatividade entre os indivíduos de uma população, maior a taxa de conversão de habitats e, portanto, mais eficiente é a expansão da população no espaço.

Fonte: Elaborada pela autora.

Figura 13 – Distribuição espacial da densidade de engenheiros em uma rede quadrada de lado $L = 101$. Os painéis (a) e (b) mostram os padrões formados pela dinâmica assintótica para dois instantes consecutivos no regime periódico ($\mu = 0.1$). O painel (c) ilustra um instante da dinâmica assintótica obtida no regime caótico ($\mu = 0.5$). Nas condições iniciais, todos os sítios eram virgens e não populados, exceto o sítio central, em que utilizamos $e = h = v = 0.5$. Parâmetros: $r = 3.6$, $\alpha = 1$, $\delta = 0.1$ and $\rho = 0.01$. Fonte: Adaptada de FRANCO; FONTANARI.¹⁸

Concluimos observando que o que ocorre nesta rede bidimensional (figura 13) é análogo ao estudado na cadeia unidimensional de apenas três sítios: mesmo em um regime local em que o estado de extinção é um atrator (vide figura 10a, que é construída com os mesmos parâmetros que as simulações espaciais da figura 13), a dispersão promove a sobrevivência da população de engenheiros de ecossistemas.

3.4 Efeito Allee

A forma de $c(e)$ considerada no início deste capítulo sugere que a eficiência com que engenheiros transformam habitats virgens em utilizáveis é maior para baixas densidades populacionais, dependendo linearmente de e neste regime. Esta interpretação pode ser

Figura 14 – Densidade populacional média na rede quadrada de lado $L = 101$ como função do tempo (iterações). Parâmetros: $r = 3, 6$, $\alpha = 1$, $\delta = 0.1$ and $\rho = 0.01$.
Fonte: Adaptada de FRANCO; FONTANARI.¹⁸

válida se pensarmos apenas em disponibilidade de recursos, no entanto, na natureza observa-se que em comunidades de indivíduos cooperativos, baixas densidade podem levar a menores capacidades de sobrevivência. Tal fenômeno é chamado de Efeito Allee²⁴ e, no caso dos engenheiros de ecossistemas, isso pode ser traduzido em menor habilidade para transformar habitats virgens em utilizáveis.

Consideremos, portanto, uma forma para $c(e)$ em que tal capacidade de transformação decresça quadraticamente conforme e tende a zero. Já em altas densidades populacionais, o efeito da competição intra-específica deverá ser cada vez mais expressivo, de forma que o valor de $c(e)$ atinja um máximo e decresça até se anular. Para isso, expressaremos $c(e)$ como

$$c(e) = e^2 \exp(-\alpha e), \quad (3.38)$$

cujo comportamento é ilustrado na figura 15. Note que para esta definição ser compatível com o fato de $c(e)$ ser um índice de probabilidade de transição, i.e. $c(e) \leq 1$, devemos ter α maior ou igual a $2/\exp(1)$ (onde $\exp(1) \approx 2.718282$ representa o valor do número de Euler).

Com esta definição, o sistema (3.7)-(3.9) passa a se comportar de forma diferente, pois desta vez teremos três soluções de pontos fixos: a solução trivial que corresponde à extinção (e_0), que neste caso possui regiões de estabilidade dependentes de r , e duas soluções não-nulas (e_1 e e_2), sendo uma sempre instável (e_2) e a outra possuindo regiões de estabilidade (e_1).

O ponto fixo que corresponde à extinção é tal que

$$e_0 = h_0 = 0, \quad v_0 = 1 \quad (3.39)$$

Figura 15 – Probabilidade de transição entre habitats virgens e utilizáveis, $c(e)$, para diversos valores de α , onde $\exp(1) \approx 2.718281$ na legenda representa o valor do número de Euler.

Fonte: Elaborada pela autora.

e x_0 satisfaz

$$1 - \delta = \exp r(1 - x_0), \quad (3.40)$$

com $x_0 > 1$ para $0 < \delta < 1$.

Já as soluções que correspondem a densidades populacionais não-nulas ($e_{1,2} = h_{1,2} \neq 0$), são tais que

$$x_{1,2} = 1, \quad v_{1,2} = 1 - e_{1,2}(1 + \delta/\rho), \quad (3.41)$$

com $e_{1,2}$ representando as duas possíveis soluções reais de

$$\delta e_{1,2} = c(e_{1,2})v_{1,2}. \quad (3.42)$$

Note que se tomarmos $e \ll 1$ em (3.42), obtemos

$$\delta e_{1,2} \approx (1 - e_{1,2}(1 + \delta/\rho))e^2 \quad (3.43)$$

cujas soluções

$$e_{1,2} \approx \frac{1 \pm \sqrt{1 - 4\delta(1 + \delta/\rho)}}{2(1 + \delta/\rho)} \quad (3.44)$$

é real apenas para $0 \leq \delta < \frac{\sqrt{1+\rho}-\rho}{2}$ já que $4(1 + \delta/\rho)\delta < 1 \Leftrightarrow \frac{4}{\rho}\delta^2 + 4\delta - 1 < 0$, indicando que a existência das duas raízes reais é possível apenas para valores pequenos de δ . Os possíveis valores numéricos desta soluções, em função de diversos parâmetros do sistema, são apresentados na figura 16.

Figura 16 – Valor do ponto fixo não-nulo em função dos parâmetros ρ , δ e α . Note que há regiões em que a solução de ponto fixo não existe. No caso de (c) ainda temos o fato de que, pela definição da função $c(e)$ dada em (3.38), devemos ter α maior ou igual a $2/\exp(1) \approx 0.735759$.

Fonte: Elaborada pela autora.

3.4.1 Análise local de estabilidade

Para analisar a estabilidade dos três pontos fixos encontrados no início desta seção, mais uma vez recorreremos à linearização do sistema. O jacobiano para o caso do ponto fixo de extinção é

$$J_0 = \begin{pmatrix} \xi_0 & 0 & 0 \\ -x_0^2/\xi_0 & 1 - rx_0 & 0 \\ -\rho/x_0 & 0 & 1 - \rho \end{pmatrix} \quad (3.45)$$

e para os pontos não-triviais é

$$J_{1,2} = \begin{pmatrix} 1 & -re_{1,2} & 0 \\ -\delta(\frac{1}{e_{1,2}} - \alpha) & 1 - r - \delta & -\delta/v_{1,2} \\ -\rho + \delta(\alpha e_{1,2} - 2) & \rho e_{1,2} & 1 - \rho - e_{1,2}\delta/v \end{pmatrix}, \quad (3.46)$$

com $\xi_0 \equiv \exp[r(1 - x_0)]$.

É fácil obter que os autovalores de J_0 são $\lambda_1 = \xi_0$, $\lambda_2 = 1 - rx_0$ e $\lambda_3 = 1 - \rho$. Como $x_0 > 1$ (conforme equação (3.40)), temos que λ_1 e λ_3 tem módulos sempre menores que 1 e, portanto, a estabilidade do ponto fixo $(0, x_0, 1)$ depende apenas do módulo de λ_2 . Obtivemos numericamente que λ_2 é sempre menor que 1, mas para alguns conjuntos de parâmetros pode tomar valores menores que -1 . Sendo assim, podemos obter analiticamente os valores críticos para r , a partir dos quais e_0 torna-se instável, isto é, $\lambda_2 = -1$:

$$r_c^0 = 2 + \ln(1 - \delta), \quad (3.47)$$

cuja dependência é mostrada na figura 17.

Figura 17 – Taxa de crescimento r_c acima da qual o ponto fixo correspondente à extinção, e_0 , é instável em função da fração de decaimento δ .

Fonte: Elaborada pela autora.

Como ocorreu nas sessões anteriores, há um limite em que $J_{1,2}$ tende a J_0 , mas isto só é matematicamente possível quando $e_{1,2} \rightarrow 0$ e $\delta \rightarrow 0$ conjuntamente, já que este é o único valor de δ para o qual $x_0 = 1$. No entanto, isto não é biologicamente razoável, pois uma taxa de degradação nula não faria sentido.

Quanto à dinâmica dos dois pontos e_1 e e_2 , há dependência das regiões de estabilidade para com todos os parâmetros do sistema. Assim, devemos avaliá-las numericamente, não havendo expressão analítica para os autovalores de $J_{1,2}$. A figura 18 ilustra algumas das possíveis regiões de existência e estabilidade destes pontos. Note que nas regiões em que e_1 , e_2 não são físicos ou que ambos são instáveis, o único possível atrator existente é o ponto fixo correspondente à extinção (e_0), desde que $r < r_c^0 = 2 + \ln(1 - \delta)$ (equação (3.47)).

Obtivemos, portanto, um sistema com regiões de bi-estabilidade no espaço de parâmetros. Sendo o ponto fixo intermediário instável, os pontos correspondentes a e_0 e

Figura 18 – Regiões de existência e estabilidade no espaço dos parâmetros α, r , para o sistema com efeito Allee ($\rho = 0.4, \alpha = 2$ fixados). As linhas sólidas representam os valores críticos da taxa de crescimento, r_c , abaixo dos quais há estabilidade para o ponto fixo e_1 (bi-estabilidade para e_1 e e_0). À direita de cada linha tracejada, as soluções não-triviais não são reais (existência e possível estabilidade apenas de e_0 , desde que $r < r_c^0 = 2 + \ln(1 - \delta)$). Lembrando que e_2 é instável em todo espaço.

Fonte: Elaborada pela autora.

e_1 possuem bacias de atração bem definidas, cuja separatriz é numericamente obtida e mostrada no espaço de fase da figura 19.

Na figura 20, consideramos condições iniciais oriundas de ambas as bacias de atração para obter um diagrama de bifurcações do sistema. É possível notar oscilações aparecendo acima dos valores críticos de r (dado pela relação (3.47)) em ambos os regimes.

3.4.2 Dinâmica populacional espacial

A dinâmica espacial no caso do sistema sujeito ao efeito Allee traz resultados muito diferentes dos padrões vistos na seção anterior. Observa-se que a população muito dificilmente prospera ao considerar-se a forma (3.38) para a taxa de conversão de habitats virgens em utilizáveis. Nas simulações da dinâmica espacial (figura 21), a população não tende à total extinção para taxas de dispersão muitíssimo baixas. Na prática, tal população fica apenas concentrada no sítio central sem se dispersar. Isto significa que a população precisa ficar junta para garantir taxas razoáveis de conversão de habitats. Se ela se dispersa, poucos indivíduos chegando em novos habitats não conseguem se manter, ao passo que baixas densidades populacionais adentram a bacia de atração do ponto fixo correspondente à população nula.

Dessa maneira, pode-se dizer que o efeito Allee, como aqui apresentado, não é uma boa descrição no caso populações de engenheiros de ecossistemas, já que sua importância

Figura 19 – Diagrama de órbitas no espaço de fase para $\rho = 0.4$, $\alpha = 2$, $\delta = 0.1$ e $r = 1.5$. Observe que as diferentes trajetórias tendem aos dois pontos fixos estáveis (em laranja): extinção (e_0) ou população não-nula (e_1). O ponto fixo instável, e_2 , é mostrado em azul escuro. A configuração inicial para cada órbita é tal que $e_{t=0} = h_{t=0}$ e $v_{t=0} = 0.1$.
Fonte: Elaborada pela autora.

está justamente na capacidades de se difundir espacialmente e prosperar através da construção de novos habitats. Portanto, taxas de conversão de habitats que aumentem monotonicamente com a densidade populacional, como a descrita em (3.10), podem ser mais adequadas.

Figura 20 – Diagrama de bifurcação para a dinâmica local com parâmetros $\rho = 0.4$, $\alpha = 2$ e $\delta = 0.1$. Os pontos no eixo vertical representam as densidades populacionais assintóticas a partir de estados iniciais em ambas as bacias de atração. Roxo corresponde à bacia de atração para e_0 e verde para e_1 .

Fonte: Elaborada pela autora.

(a) $\mu = 0.05$

(b) $\mu = 0.02$

Figura 21 – Distribuição espacial assintótica da densidade de engenheiros em uma rede quadrada de lado $L = 101$ para diferentes valores da taxa de dispersão μ . Vemos que apenas para μ extremamente pequeno a população não se extingue, o que significa que na prática ela não se dispersa. Parâmetros: $\rho = 0.4$, $\alpha = 2$, $\delta = 0.1$.

Fonte: Elaborada pela autora.

4 MODELAGEM VIA SISTEMA DE REAÇÃO-DIFUSÃO

O modelo de mapas proposto no capítulo 3 melhor representa um sistema em que a população tem gerações bem definidas e não-sobreponíveis. No entanto, se pensarmos em populações em que há sobreposição de gerações, como no caso de humanos, o mais fundamental exemplo de engenheiros de ecossistemas,¹⁴ um modelo contínuo pode ser mais representativo. Sendo assim, vamos sugerir uma extensão do modelo de Gurney & Lawton em que adiciona-se um termo de difusão unidimensional na equação que descreve a dinâmica populacional dos engenheiros de ecossistemas, obtendo um sistema de reação-difusão contínuo.

Assumindo que os indivíduos se dispersam de forma randômica em todas as direções permitidas, o termo de difusão em uma dimensão será composto pela segunda derivada espacial e um fator D , correspondente à taxa de difusão. A justificativa para tal forma se encontra no apêndice B, onde derivamos uma equação de difusão geral a partir do princípio físico de conservação de massa.

Considere, portanto, o seguinte sistema de reação-difusão unidimensional, onde a difusão afeta apenas a dinâmica populacional dos engenheiros de ecossistemas:

$$\frac{\partial E}{\partial t} = rE \left(1 - \frac{E}{H}\right) + D \frac{\partial^2 E}{\partial x^2}, \quad (4.1)$$

$$\frac{\partial H}{\partial t} = p(V, E)E - \delta H, \quad (4.2)$$

$$\frac{\partial V}{\partial t} = \rho(T - V - H) - p(V, E)E, \quad (4.3)$$

onde $p(V, E)$ é definido como anteriormente (equação (2.33)), para engenheiros cooperativos:

$$p(V, E) = (\alpha + \beta E)V. \quad (4.4)$$

Note que a dinâmica local é idêntica à apresentada no modelo de Gurney & Lawton,¹⁵ então já espera-se obter resultados análogos da análise de estabilidade.

4.1 Análise de estabilidade local

Como feito em 2.1, consideraremos o sistema normalizado em relação a T e r , que desta vez escrever-se-á

$$\frac{\partial e}{\partial \tau} = e \left(1 - \frac{e}{h}\right) + \tilde{D} \frac{\partial^2 e}{\partial x^2}, \quad (4.5)$$

$$\frac{\partial h}{\partial \tau} = (\tilde{\alpha} + \tilde{\beta}e)ve - \tilde{\delta}h, \quad (4.6)$$

$$\frac{\partial v}{\partial \tau} = \tilde{\rho}(1 - v - h) - (\tilde{\alpha} + \tilde{\beta}e)ve, \quad (4.7)$$

onde $\tau = rt$, $e = E/T$, $h = H/T$, $v = V/T$, $\tilde{D} = D/r$, $\tilde{\alpha} = \alpha/r$, $\tilde{\beta} = \beta/r$, $\tilde{\delta} = \delta/r$ e $\tilde{\rho} = \rho/r$.

A análise da estabilidade local deste novo sistema de engenheiros cooperativos é feita ignorando-se o termo de difusão. Sendo assim, tal análise reduz-se à mesma apresentada por Gurney & Lawton¹⁵ e reproduzida em 2.1, cujos pontos fixos correspondem às populações:

$$e_0 = 0, \quad (4.8)$$

$$e_1 = \frac{1}{2} \left[\left(\frac{1}{1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho}} - \frac{\tilde{\alpha}}{\tilde{\beta}} \right) + \sqrt{\left(\frac{1}{1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho}} + \frac{\tilde{\alpha}}{\tilde{\beta}} \right)^2 - \frac{4\tilde{\delta}}{\tilde{\beta}(1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho})}} \right] \quad (4.9)$$

e

$$e_2 = \frac{1}{2} \left[\left(\frac{1}{1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho}} - \frac{\tilde{\alpha}}{\tilde{\beta}} \right) - \sqrt{\left(\frac{1}{1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho}} + \frac{\tilde{\alpha}}{\tilde{\beta}} \right)^2 - \frac{4\tilde{\delta}}{\tilde{\beta}(1 + \tilde{\delta}/\tilde{\rho})}} \right], \quad (4.10)$$

sendo sua estabilidade determinada por linearização e análise dos autovalores correspondentes, como anteriormente.

Analogamente ao resultados apresentados em 2.1, temos que

- e_0 será instável sempre que $\delta < \alpha$;
- e_1 é sempre positivo, podendo ou não ser estável;
- e_2 é real e positivo apenas para $\alpha < \delta < \frac{\beta(1+\delta/\rho)}{4} \left[\frac{1}{1+\delta/\rho} + \frac{\alpha}{\beta} \right]^2$, sendo sempre instável.

Assim, desde que $\delta < \alpha$, o sistema possuirá apenas um atrator local, e_1 , cuja estabilidade dependerá de vários parâmetros do sistema. Tais regiões de estabilidade são exibidas na figura 2.

4.2 Escalas temporais e espaciais

Antes de seguir às simulações numéricas para o sistema difusivo (4.1)-(4.3), vamos estudar a dependência deste com os parâmetros L e D , respectivamente, a extensão do domínio espacial e a taxa de difusão. Queremos verificar se os padrões espaciais formados pela dinâmica serão dependentes das correspondentes escala espacial e temporal escolhidas nas simulações. Para isso, iremos analisar as propriedades de escalonamento deste modelo nas duas subseções a seguir.

4.2.1 Propriedades de escalonamento espaciais

Consideremos as seguintes mudanças de variável na equação (4.1)

$$\tilde{x} \equiv \frac{x}{L}, \quad \tilde{t} \equiv \frac{t}{\theta}, \quad (4.11)$$

onde L corresponde ao comprimento do domínio espacial do sistema e θ é uma escala temporal arbitrária. Com isso, podemos reescrever (4.1) da forma

$$\frac{1}{r\theta} \frac{\partial E}{\partial \tilde{t}} = E \left(1 - \frac{E}{H} \right) + \frac{D}{rL^2} \frac{\partial^2 E}{\partial \tilde{x}^2}. \quad (4.12)$$

Considerando condições de contorno de zero fluxo (condições de Newmann homogêneas ou refletivas), i.e.,

$$\left. \frac{\partial E}{\partial x} \right|_{x=0} = \left. \frac{\partial E}{\partial x} \right|_{x=L} = 0, \quad (4.13)$$

teremos apenas dois grupos adimensionais para serem analisados no sistema: $1/r\theta$ e D/L^2 . Assim, podemos fixar $\theta = r^{-1}$ como uma escala temporal e $L = \sqrt{D/r}$ como uma escala espacial do sistema.

Concluimos, portanto, que a solução $e(x, t)$ do sistema (4.1)-(4.3) será invariante em escala espacial se, ao fixar-se r , modularmos D proporcionalmente a L^2 . Por outro lado, note que aumentar o domínio espacial do sistema é equivalente ao efeito de diminuir sua taxa de difusão. Assim, ao invés estudar o efeito de diferentes domínios espaciais nos espaço-temporais, bastará variar a taxa de difusão D , mantendo L constante.

4.2.2 Escalas temporais de reação e difusão

Retornando à equação (4.1), uma outra forma de escrevê-la seria simplesmente

$$\frac{\partial E}{\partial t} = rE \left(1 - \frac{E}{H} \right) + \frac{D}{L^2} \frac{\partial^2 E}{\partial \tilde{x}^2}, \quad (4.14)$$

onde duas escalas temporais ficam evidentes:

$$\tau_R \equiv \frac{1}{r}, \quad (4.15)$$

que mede a cinética populacional do sistema, e

$$\tau_D \equiv \frac{L^2}{D}, \quad (4.16)$$

que corresponde a uma escala temporal para difusão.

4.3 Dinâmica populacional espacial

Fixando-se parte dos parâmetros do modelo original ($\tilde{\alpha} = 2$, $\tilde{b} = 50$, $\tilde{d} = 1.5$), queremos variar $\tilde{\rho}$ e $\tilde{D}$ para estudar alguns dos diferentes regimes assumidos pela solução numérica do sistema (4.5)-(4.7), em um domínio espacial de comprimento $L = 1$ pelo tempo $\tau_f = 300$. As simulações foram feitas com algoritmos elaborados pela autora em *C* (gráficos com *Gnuplot*) e *Python* (pacotes *odeint* e *pylab* do).

Sendo o presente modelo constituído de equações diferenciais ordinárias, utilizaremos os seguintes métodos numéricos nas simulações: Inicialmente, considere a seguinte representação discretizada para o espaço x e o tempo τ :

$$x_j = x_{j-1} + \Delta x, \quad j = 1, \dots, N_x, \quad (4.17)$$

$$\tau_n = \tau_{n-1} + \Delta \tau, \quad n = 1, \dots, N_\tau, \quad (4.18)$$

onde N_x e N_τ representam o número de intervalos em que o domínio correspondente é particionado. Desta forma, $\Delta x = L/N_x$ e $\Delta \tau = \tau_f/N_t$.

Denotando o valor de $e(x_j, \tau_n)$ por e_j^n , assim como $h(x_j, \tau_n)$ por h_j^n e $v(x_j, \tau_n)$ por v_j^n , podemos utilizar um esquema FTCS (*Forward-Time Central-Space*)²⁵ para discretizar as equações diferenciais parciais (4.5)-(4.7), tal que:

$$\frac{e_j^{n+1} - e_j^n}{\Delta \tau} = e_j^n \left(1 - \frac{e_j^n}{h_j^n} \right) + \tilde{D} \left(\frac{e_{j+1}^n + e_{j-1}^n - 2e_j^n}{(\Delta x)^2} \right), \quad (4.19)$$

$$\frac{h_j^{n+1} - h_j^n}{\Delta \tau} = (\tilde{\alpha} + \tilde{\beta}e) v_j^n e_j^n - \tilde{\delta} h_j^n, \quad (4.20)$$

$$\frac{v_j^{n+1} - v_j^n}{\Delta \tau} = \tilde{\rho}(1 - v_j^n - h_j^n) - (\tilde{\alpha} + \tilde{\beta}e) v_j^n e_j^n. \quad (4.21)$$

Tratando-se de um problema difusivo de valor inicial, temos que o método FCTS será estável²⁵ se

$$\Delta \tau \leq \frac{\Delta x^2}{2\tilde{D}}. \quad (4.22)$$

Assim, ao se fixar $\Delta x = 0.01$ e $\Delta \tau = 0.04$, podemos esperar que o método seja suficientemente estável.

O algoritmo de integração numérica apresentado acima é baseada no método de Euler, possuindo, portanto, erro da ordem de $\Delta \tau^2$.²⁵ Para obter simulações com ainda maior precisão, podemos utilizar métodos de ordens superiores nos termos temporais (mantendo a discretização espacial como descrita acima). Na prática, utilizamos a formulação do método Runge-Kutta de quarta ordem, como apresentada no livro *Numerical Recipes in C*.²⁵

Iniciando-se com um único ponto de população não nula em meio a uma alta densidade de habitat virgens, i.e.,

$$e_j^0 = \begin{cases} 0.8 & , \text{ para } j = 0.5/N_x \\ 0 & , \text{ para o restante} \end{cases}, \quad (4.23)$$

$$h_j^0 = 0.1, \quad j = 1, \dots, N_x, \quad (4.24)$$

$$v_j^0 = 0.9, \quad j = 1, \dots, N_x, \quad (4.25)$$

vemos que dentro da região de estabilidade (figura 23 e primeira coluna da figura 22), tal população rapidamente se expande e se estabiliza no ponto fixo e_1 por todo espaço,

Figura 22 – Dinâmica espaço-temporal para o sistema de reação-difusão (4.5)-(4.7) nos regimes estável ($\tilde{\rho} = 0.2$, primeira coluna) e cíclico ($\tilde{\rho} = 0.1$, segunda coluna). Mostra-se cada uma das variáveis dinâmicas (e , v e d) em função do tempo (t) e espaço (x). As condições iniciais correspondem a um único ponto de densidade populacional $e = 0.8$ no centro do domínio espacial e habitats homogeneamente divididos em $v = 0.9$ virgens e $h = 0.1$ utilizáveis. Parâmetros: $\tilde{\alpha} = 2$, $\tilde{b} = 50$, $\tilde{d} = 1.5$, $\tilde{D} = 0.0001$.

Fonte: Elaborada pela autora.

chegando, portanto, em um equilíbrio homogêneo (figuras 22a, 22c e 22e). Já para parâmetros em que e_1 é instável (figura 24 e segunda coluna da figura 22), a partir de um único ponto populado, observa-se a formação de padrões espaço-temporais não-homogêneos,

caracterizando oscilações quase-periódicas (figuras 22b, 22d e 22f).

O efeito de se diminuir $\tilde{D}$ nas simulações, como justificado em 4.2.1, é completamente equivalente ao de se aumentar o tamanho do domínio espacial L . Vemos que, como esperado, para menores valores de $\tilde{D}$ (respectivamente, maiores L) a dispersão é mais lenta, isto é, a população demora mais para chegar nas bordas do domínio. Simulações com maiores valores de $\tilde{D}$ (e respectivamente menores valores de L) são análogas às apresentadas na figura 22, mas com uma escala temporal de difusão menor (difusão mais rápida).

É interessante notar que o regime em que a dinâmica se encontra pouco se modifica, em relação à dinâmica local, pela inclusão da difusão espacial. Além disso, não foram observados padrões espaciais estacionários. Podemos justificar as distorções (ou aparentes padrões) nas figuras 22b, 22d e 22f pela escolha de condições de contorno refletivas. Isto é, se o espaço fosse realmente homogêneo (correspondendo a condições de contorno periódicas), tais ondulações não apareceriam e a dinâmica assintótica seria completamente independente do espaço. Seria, no entanto, interessante complementar o estudo do sistema proposto com uma análise que de fato comprovasse a não existência de regiões em que algum padrão estacionário pudesse ser observado, isto é, regiões de instabilidade de Turing.^{26,27}

Figura 23 – Evolução da distribuição espacial da densidade populacional de engenheiros para $\tilde{\alpha} = 2$, $\tilde{b} = 50$, $\tilde{d} = 1.5$, $\tilde{D} = 0.0001$ e $\tilde{\rho} = 0.2$ (apenas o ponto fixo de população e_1 é estável) entre os instantes de tempo $\tau = 9$ (---) a $\tau = 63$ (-.-). Fonte: Elaborada pela autora.

Figura 24 – Evolução da distribuição espacial da densidade populacional de engenheiros para $\tilde{\alpha} = 2$, $\tilde{b} = 50$, $\tilde{d} = 1.5$, $\tilde{D} = 0.0001$ e $\tilde{\rho} = 0.1$ (todos os fixo instáveis) entre os instantes de tempo $\tau = 32$ (---) a $\tau = 82$ (-.-.-).
Fonte: Elaborada pela autora.

5 CONCLUSÃO

Há poucos sistemas terrestres que não tenham sido modificados pela ação de engenheiros de ecossistemas,⁷ sejam eles insetos, pequenos mamíferos ou os próprios humanos. Apesar da evidente importância destes organismos na formação e manutenção de niches ecológicos, a engenharia de ecossistemas foi pouco explorada teoricamente, tanto do ponto de vista ecológico⁷ como evolutivo.¹⁰ Se comparada com os modelos para sistemas predador-presa, estudados desde o início no século XX por Lotka² e Volterra,⁶ a modelagem matemática para engenharia de ecossistemas surgiu muito recentemente.¹⁵ Apenas em 1996 Gurney & Lawton introduziram um modelo de equações diferenciais para descrever tal fenômeno, levando em conta a dinâmica populacional de uma comunidade de engenheiros de ecossistemas juntamente com a dinâmica dos estados dos habitats, que se modificam justamente pela ação de tal população.

Com a motivação de se introduzir dependência espacial no modelo de Gurney & Lawton de forma simples, sugerimos a abordagem via mapas acoplados, discreta no tempo e no espaço. Obtemos uma dinâmica local cuja majoritária dependência se relaciona com a taxa intrínseca de crescimento populacional r , que dita se o sistema está em regime de ponto fixo estável, periódico ou caótico. O aparecimento de tal regime caótico a partir de cascatas de bifurcações já era esperado, devido à introdução de não-linearidade na dinâmica populacional discretizada, através da equação de Ricker.¹⁹ Este comportamento, típico de mapas não-lineares, não aparece no modelo original de Gurney & Lawton,¹⁵ composto por equações diferenciais ordinárias. Inclusive, no caso contínuo, o parâmetro r atua apenas como uma escala temporal do sistema, não tendo parte na determinação das regiões de estabilidade, nem no valor dos pontos fixos.

A dinâmica local resultante também depende da relação entre as taxas de degradação e de formação de novos habitats utilizáveis per capita. Isto é, quando habitats se degradam mais rapidamente do que são trazidos para o estado utilizável ($\delta > \alpha$), a população é levada à extinção. Mesmo no regime em que a taxa de conversão de habitats é aparentemente favorável e o ponto fixo de população nula é instável, para r suficientemente grande existe um atrator que pode levar e_t e h_t a zero assintoticamente, enquanto $x_t = e_t/h_t$ oscila.

Outro importante determinante da dinâmica é a forma da taxa de conversão de habitats $c(e)$ como função da densidade populacional e . Em 3.1, define-se da forma mais simples possível: a taxa aumenta com a população, atingindo assintoticamente seu máximo em $c = 1$ (figura 3). Ali também define-se α , uma medida de produtividade per capita ou cooperatividade entre os engenheiros. Tais definições geram uma variedade de regimes dinâmicos: ponto fixo estável, ciclos ou caos. Já na seção 3.4, define-se $c(e)$ de forma a refletir um efeito Allee²⁴ pronunciado, isto é, a taxa de conversão de habitats cairia para

altas densidades populacionais, situação em que recursos escassos geram um aumento da competição intra-específica. Neste caso, além dos regimes obtidos anteriormente, observam-se regiões de bi-estabilidade na dinâmica local, sendo o ponto de extinção um dos atratores.

Ao considerar-se o sistema com dispersão espacial, no regime de pontos fixos estáveis ou atratores periódicos com $c(e)$ dado por (3.10), observamos que a dinâmica final não é alterada em relação à dinâmica local correspondente. No entanto, no regime caótico, a possibilidade de encontrar novos habitats favoráveis através da dispersão se mostra essencial ao prevenir a extinção populacional ou mesmo transformar um regime localmente caótico em periódico. Já no caso onde consideramos um efeito Allee ($c(e)$ dado por (3.38)), o fato de haver sempre um atrator de população nula levava quase sempre a população à extinção, exceto quando a taxa de dispersão era muito pequena, a ponto de na prática a população ficar concentrada em um único sítio. Ou seja, o efeito Allee fez com que a população mantivesse níveis muito baixos, a ponto de a dispersão ser suficiente para que a dinâmica adentrasse a bacia de atração do ponto fixo de extinção.

Buscando fazer uma comparação com um possível modelo difusivo contínuo, estudamos brevemente uma formulação via sistema de reação-difusão. Ao se adicionar um termo de difusão unidimensional à dinâmica populacional dos engenheiros de ecossistemas, observamos tanto a formação de padrões espaciais periódicos, quanto o estabelecimento de distribuições espaciais homogêneas. Cada um destes regimes corresponde justamente aos resultados da análise de estabilidade do sistema não-espacial, que nada mais é do que o próprio modelo de Gurney & Lawton,¹⁵ como descrito no capítulo 2. Tal abordagem poderia ser estudada em mais detalhes com o objetivo de melhor modelar populações de gerações sobreponíveis, como no caso de sociedades humanas primitivas.

Notamos que o fato de nossos modelos incluírem a dinâmica das variáveis de estado do habitat de forma explícita pode gerar dificuldades para uma eventual parametrização. Isso porque, assim como apontado por Gurney & Lawton em 1996,¹⁵ apesar de alguns casos de engenharia de ecossistemas serem bem reconhecidos, como castores ao construírem seus diques¹³ ou lagartas enroladoras de folhas,⁷ os estudos de campo ainda não contém informações suficientes, principalmente em termos de taxas de conversão de habitats. Sendo assim, coloca-se como futuro desafio tanto a proposição de estudos de campo que colem as informações necessárias, quanto a construção de novos modelos que melhor conversem com os dados presentes em estudos já existentes.

REFERÊNCIAS

- 1 KINGSLAND, S. E. Alfred J. Lotka and the origins of theoretical population ecology. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 31, p. 9493–9495, 2015.
- 2 LOTKA, A. J. **Elements of physical biology**. Baltimore: Williams and Wilkins, 1925. 495 p.
- 3 KINGSLAND, S. E. **Modeling nature**: episodes in the history of population ecology. 2nd ed. Chicago: University of Chicago Press, 1995. 315 p.
- 4 LOTKA, A. J. Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 6, n. 7, p. 410–415, 1920.
- 5 PEARL, R.; REED, L. J. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 6, n. 6, p. 275–288, 1920.
- 6 VOLTERRA, V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. **Nature**, v. 118, n. 2972, p. 558–560, 1926.
- 7 JONES, C. G.; LAWTON, J. H.; SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers. **Oikos**, v. 69, n. 3, p. 373–386, 1994.
- 8 HASTINGS, A. et al. Ecosystem engineering in space and time. **Ecology Letters**, v. 10, n. 2, p. 153–164, 2007.
- 9 REICHMAN, O. J.; SEABLOOM, E. W. Ecosystem engineering: a trivialized concept? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 17, n. 7, p. 307–8, 2002.
- 10 ODLING-SMEE, F. J.; LALAND, K. N.; FELDMAN, M. W. **Niche construction**: the neglected process in evolution. Princeton: Princeton University Press, 1935. 472 p. (Monographs in population biology, v. 37).
- 11 MILLS, L. S.; SOULÉ, M. E.; DOAK, D. F. The keystone-species concept in ecology and conservation. **Bioscience**, v. 43, n. 4, p. 219–224, 1993.
- 12 DARWIN, C. R. **The formation of vegetable mould, through the actions of worms**. London: John Murray, 1881.
- 13 WRIGHT, J. P.; JONES, C. G.; FLECKER, A. S. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. **Oecologia**, v. 132, n. 1, p. 96–101, 2002.
- 14 SMITH, B. D. The ultimate ecosystem engineers. **Science**, v. 315, n. 5820, p. 1797–1798, 2007.
- 15 GURNEY, W. S. C.; LAWTON, J. H. The population dynamics of ecosystem engineers. **Oikos**, v. 76, n. 2, p. 273–283, 1996.

- 16 WRIGHT, J. P.; GURNEY, W. S. C.; JONES, C. G. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers. **Oikos**, v. 105, n. 2, p. 336–348, 2004.
- 17 RAYNAUD, X.; JONES, C. G.; BAROT, S. Ecosystem engineering, environmental decay and environmental states of landscapes. **Oikos**, v. 122, n. 4, p. 591–600, 2013.
- 18 FRANCO, C.; FONTANARI, J. F. The spatial dynamics of ecosystem engineers. **Mathematical Biosciences**, v. 292, p. 76–85, 2017. doi: [10.1016/j.mbs.2017.08.002](https://doi.org/10.1016/j.mbs.2017.08.002).
- 19 MURRAY, J. D. **Mathematical biology I: an introduction**. 3rd ed. New York: Springer, 2001. 551 p.
- 20 COMINS, H. N.; HASSEL, M. P.; MAY, R. M. The spatial dynamics of host-parasitoid systems. **Journal of Animal Ecology**, v. 3, n. 61, p. 735–748, 2011.
- 21 RODRIGUES, L. A. D.; MISTRO, D.; PETROVSKII, S. Pattern formation, long-term transients, and the Turing–Hopf bifurcation in a space- and time-discrete predator–prey system. **Bulletin of Mathematical Biology**, v. 73, n. 8, p. 1812–1840, 2011.
- 22 LAYEK, G. C. **An introduction to dynamic systems and chaos**. Berlin: Springer, 2015. 497 p.
- 23 SPROTT, J. C. **Chaos and time-series analysis**. Oxford: Oxford University Press, 2003. 116–117 p.
- 24 DRAKE, J. M.; KRAMER, A. M. Allee effects. **Nature Education Knowledge**, v. 3, n. 10, p. 2, 2011.
- 25 PRESS, W. H.; TEUKOLSKY, S. A.; VETTERLING, W. T.; FLANNERY, B. P. **Numerical recipes in C**. 2nd ed. New York: Cambridge University Press, 1992. 925 p.
- 26 TURING, A. M. The chemical basis of morphogenesis. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, v. 237, n. 641, p. 37–72, 1952.
- 27 MURRAY, J. D. **Mathematical biology II: spatial models and biomedical applications**. 3rd ed. New York: Springer, 2003. 811 p.
- 28 BERG, H. C. **Random walks in biology**. Princeton: Princeton University Press, 1977. 152 p.

Apêndices

APÊNDICE A – OBTENÇÃO NUMÉRICA DO EXPOENTE DE LYAPUNOV

O expoente de Lyapunov de um sistema dinâmico, como definido na seção 3.2.1, quantifica a sensibilidade deste às condições iniciais. Isto é feito através de uma medida da taxa de divergência exponencial entre trajetórias infinitesimalmente próximas. Visto que em um sistema N dimensional existem N expoentes de Lyapunov correspondentes, pela definição 3.35, o maior expoente qualificará a existência de um regime caótico.²³

Uma forma de calcular numericamente tal quantidade, a partir das equações que regem a dinâmica ((3.7)-(3.9)), seria de fato acompanhando duas órbitas infinitesimalmente próximas e calculando a taxa logarítmica de separação entre elas. O procedimento, segundo o descrito por SPROTT,²³ consiste em calcular esta taxa de separação e reaproximar as órbitas, a cada iteração (figura 25).

Figura 25 – Reajuste das órbitas, a cada iteração, para cálculo do expoente de Lyapunov.
Fonte: SPROTT.²³

Começando com uma condição inicial e parâmetros consistentes com o regime supostamente caótico, iteramos até tal comportamento aparecer (órbita a). Depois, selecionamos um ponto vizinho à distância infinitesimal d_0 da órbita inicial (órbita b). Avançando uma iteração em cada uma das órbitas, calculamos a separação d_1 entre elas no espaço de fase (e, h, v) . No caso tridimensional como o nosso, tal separação é dada por

$$d_1 = \sqrt{(e_a - e_b)^2 + (h_a - h_b)^2 + (v_a - v_b)^2}. \quad (\text{A.1})$$

A partir daí, calculamos o expoente de Lyapunov usando

$$\lambda = \log_2 \left| \frac{d_1}{d_0} \right| \quad (\text{A.2})$$

e reajustamos a órbita b de forma que esta tenha uma separação d_0 em relação à órbita a , na mesma direção de d_1 . Isto é, a nova distância entre órbitas, no final da iteração, é tal que

$$e_{b,t+1} = e_{a,t} + ((d_0/d_1)(e_{b,t} - e_{a,t})), \quad (\text{A.3})$$

$$h_{b,t+1} = h_{a,t} + ((d_0/d_1)(h_{b,t} - h_{a,t})), \quad (\text{A.4})$$

$$v_{b,t+1} = v_{a,t} + ((d_0/d_1)(v_{b,t} - v_{a,t})). \quad (\text{A.5})$$

Note que, ao invés da base natural, utilizamos a base logarítmica 2 para fazer o cálculo acima. Já que $\log_2 x \approx 1.4427 \ln x$, isto apenas muda a escala do resultado, de forma que a unidade da grandeza obtida pode ser interpretada como "bits por iteração".

Tal procedimento foi repetido iteração após iteração, sendo todos os valores de λ guardados. No final, calculamos a média destes valores como expoente de Lyapunov final. Para obter a figura 9b, aplicamos tal procedimento para cada taxa de crescimento r no intervalo $(0, 4)$.

APÊNDICE B – DERIVAÇÃO DE UMA EQUAÇÃO DE REAÇÃO-DIFUSÃO GERAL

Para escolher a forma do termo de difusão populacional que adicionaremos em nosso sistema, precisamos entender a origem de uma equação de reação-difusão. A derivação, no caso geral, decorrerá do Princípio de Conservação de Massa.¹⁹

Considere um volume V cuja superfície é S , através da qual se observa um fluxo de matéria $\vec{J}$. Dentro deste volume, podem haver q partículas em um certo instante t , correspondendo a uma concentração $c = \frac{\partial q}{\partial v}$ em cada ponto de volume infinitesimal v . Produção e degradação de partículas, são levadas em conta pelo termo de reação R , que pode ser uma função de c , x e t . Dessa forma, a equação de continuidade do sistema é

$$\frac{\partial q}{\partial t} = \iiint_V \frac{\partial c}{\partial t} dv = - \oint_S \vec{J} \cdot \vec{dS} + \iiint_V R dv. \quad (\text{B.1})$$

Pelo Teorema da Divergência de Gauss, a equação acima se torna

$$\iiint_V \frac{\partial c}{\partial t} dv = - \iiint_V \nabla \cdot \vec{J} dv + \iiint_V R dv, \quad (\text{B.2})$$

o que implica em

$$\frac{\partial c}{\partial t} = -\nabla \cdot \vec{J} + R. \quad (\text{B.3})$$

Se assumirmos que a mobilidade de partículas ocorre devido à dispersão randômica, teremos $\vec{J}$ dado pela Lei de Difusão de Fick:²⁸

$$\vec{J} = -D\nabla c. \quad (\text{B.4})$$

Assim, a equação de reação-difusão em três dimensões será dada por

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D\nabla^2 c + R \quad (\text{B.5})$$

e no caso unidimensional ficará

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c}{\partial x^2} + R. \quad (\text{B.6})$$