

Modelagem de Dinâmica de Metapopulação em Desequilíbrio: Uma Abordagem por Difusão-Reação

Samuel H. M. Rodrigues¹, Zochil G. Arenas², Patrícia N. da Silva³
PPG-COMPMAT, IME/UERJ, Rio de Janeiro, RJ

Resumo. Este trabalho tem a proposta de modelar uma dinâmica populacional baseada na Teoria de Metapopulações. É utilizado o conceito de difusão para descrever a dinâmica populacional de uma metapopulação em desequilíbrio, caracterizada por indivíduos que vivem em fragmentos de habitat totalmente isolados. O modelo de difusão-reação é empregado para representar o crescimento populacional periódico e limitado pela capacidade de suporte do meio, além da dispersão dos indivíduos. O modelo é tratado de forma numérica pelo método de discretização de Crank–Nicolson, por meio do qual se analisa a interferência dos valores dos parâmetros na equação.

Palavras-chave. Modelagem Matemática, Dinâmica de Metapopulações, Equações Diferenciais Parciais, Simulação Numérica

1 Introdução

A dinâmica populacional é o ramo das Ciências Biológicas que estuda a variação na quantidade de indivíduos de uma população, bem como os fatores que contribuem ou dificultam essa variação. A sua modelagem é baseada na premissa de que a variação do tamanho de uma população é dada pela diferença entre o número de nascimentos e mortes de indivíduos, além da migração.

A Teoria de Metapopulações é uma abordagem dentro da dinâmica populacional, que considera que subpopulações de uma mesma espécie divididas em locais isolados, conhecidos como refúgios [3] ou fragmentos de um habitat original, podem interagir por meio da migração. Além disso, há fatores que influenciam essa dinâmica, como reprodução, competição por recursos (como alimento e espaço) e predação. Portanto, uma metapopulação, ou “população de populações” [5], pode ser entendida como um conjunto de subpopulações conectadas por migração, distribuídas em fragmentos de habitats, e que podem tanto persistir quanto ser extintas localmente nesses fragmentos.

Para implementar a modelagem da dinâmica de metapopulações, têm-se desenvolvido vários modelos biológicos que descrevem como os indivíduos podem migrar entre os fragmentos [4]. Esses modelos são utilizados para investigar a dinâmica e a sobrevivência de populações em diferentes cenários, incluindo a definição de estratégias para a conservação de espécies.

A Figura 1 representa os fragmentos como círculos, cujo tamanho é proporcional ao tamanho de cada mancha. As manchas pintadas representam os fragmentos de habitat que são ocupados pelos indivíduos da população, enquanto os espaços em branco correspondem a locais desocupados. As setas indicam o fluxo migratório, ou seja, a movimentação de indivíduos de um local para outro, podendo ou não haver trocas mútuas entre as subpopulações, como é o caso das Figuras 1(c) e 1(e). Os tracejados ao redor de cada mancha representam as fronteiras ou limites de ocupação de cada local. Observa-se que, por maior que seja a subpopulação de cada mancha, ela nunca ocupa

¹shrodrigues_mat@outlook.com

²zochil@ime.uerj.br

³nunes@ime.uerj.br

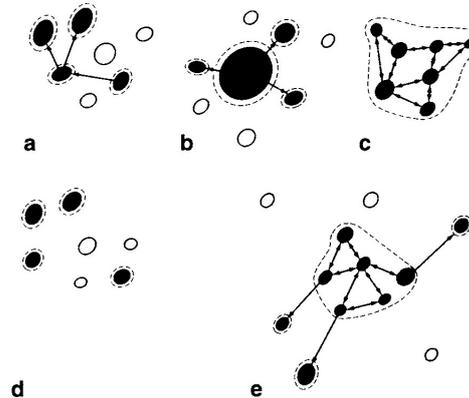


Figura 1: Representação de modelos metapopulacionais onde: (a) clássico/Levins, (b) continente-ilha, (c) população em mancha (*patchy population*), (d) metapopulação em desequilíbrio (*nonequilibrium metapopulation*), (e) misto. Fonte: *Empirical Evidence for Metapopulation Dynamics* [4].

totalmente esses fragmentos. Pode-se dizer que há sempre algum fator (ou fatores) que impede a totalidade da ocupação do habitat.

O objetivo deste trabalho é modelar a dinâmica populacional de uma metapopulação em desequilíbrio (Figura 1(d)) por meio de uma equação de difusão-reação e, com isso, entender sob quais circunstâncias a subpopulação pode se desenvolver dentro de um fragmento com capacidade de suporte $K(t)$, que varia ao longo do tempo, e sobreviver nesse ambiente. Para este modelo, foi desenhada uma função de difusão $D(x, K)$ que privilegia a concentração no interior do fragmento.

2 Modelagem de Metapopulação em Desequilíbrio

Baseado no modelo biológico de metapopulação em desequilíbrio (Figura 1(d)), neste trabalho modela-se uma dinâmica na qual supõe-se que uma subpopulação está totalmente isolada em um fragmento de habitat, de modo que os processos biológicos que a regem são difusão, crescimento e competição intraespecífica. Dessa forma, desconsidera-se qualquer fluxo migratório de indivíduos de outras subpopulações entre os ambientes.

Devido à ausência de migrações nesses fragmentos, a população remanescente pode diminuir e se extinguir por falta de recursos necessários para sua manutenção a longo prazo. Isso significa que o ambiente não é viável para comportar a população nesse horizonte temporal e que ela não tem a capacidade de desenvolver uma relação de equilíbrio entre ocupação e uso de recursos. Portanto, deseja-se compreender sob quais circunstâncias essa metapopulação pode estabelecer esse equilíbrio e permanecer no ambiente.

A dinâmica de metapopulação em desequilíbrio para uma subpopulação dada, em um fragmento com capacidade de suporte K , é descrita pela seguinte equação de difusão-reação (unidimensional) [1], com condições de contorno de Dirichlet e condição inicial:

$$\begin{cases} \frac{\partial \rho}{\partial t}(x, t) = \frac{\partial}{\partial x} \left(D(x, K) \frac{\partial \rho}{\partial x}(x, t) \right) + f(x, t, \rho) \\ \rho(0, t) = \rho(L, t) = 0 \\ \rho(x, 0) = \frac{N_0}{L}, \quad x \in (0, L) \end{cases} \quad (1)$$

com $(x, t) \in [0, L] \times [0, +\infty)$ e N_0 o tamanho inicial da população. Esta equação descreve a variação

da densidade populacional $\rho(x, t)$, com um coeficiente de difusão $D(x, K)$ e uma fonte $f(x, t, \rho)$.

No modelo (1), as condições de contorno indicam que a densidade populacional é nula nos extremos do fragmento de habitat considerado, um intervalo de comprimento L . Esta condição é chamada de fronteira absorvente (*absorbing boundary*) [3], que supõe que os indivíduos que deixam o ambiente morrem imediatamente ou perdem de forma permanente a capacidade de retornar. Por sua vez, a condição inicial representa que os indivíduos estão uniformemente distribuídos no fragmento de habitat no instante inicial.

Nesse problema, será considerado que a difusão é variável e depende da capacidade de suporte, representada por uma função na forma

$$D(x, K) = D_0 e^{-K(x-\bar{x})^2}, \quad (2)$$

na qual D_0 é uma constante positiva e \bar{x} é o ponto do intervalo onde a difusão é maior. Neste caso, será considerado o ponto médio do intervalo de x . A motivação dessa escolha é baseada nas alterações sofridas pelos ambientes à medida que o tempo avança [2], as quais influenciam a velocidade de espalhamento. Ao mesmo tempo, busca-se representar uma situação populacional que privilegie a concentração no interior, reduzindo a densidade conforme os indivíduos se aproximem dos extremos do fragmento.

A função de reação escolhida corresponde à função logística, amplamente estudada e utilizada na modelagem de sistemas físicos e biológicos. Esta função tem a forma

$$f(x, t, \rho) = r(t)\rho(x, t) \left(1 - \frac{\rho(x, t)}{K(t)} \right), \quad (3)$$

onde r é a taxa de crescimento da população. Esta função representa o crescimento limitado da população na presença de outros indivíduos da mesma população, devido à competição intraespecífica entre esses indivíduos [1, 2].

Em geral, observa-se que indivíduos de muitas espécies têm como característica a reprodução periódica e que locais isolados, como ilhas, também apresentam períodos de maior ou menor viabilidade de moradia. Outro fator, que combina aspectos geográficos e climáticos, é a diminuição da área de habitat segura em lugares gelados, os quais, devido ao aquecimento global, têm seu tamanho total reduzido ou perigosamente transformado. Por outro lado, fatores climáticos como o aumento e a diminuição da temperatura são condições sazonais que também impactam a dinâmica populacional, influenciando diretamente o aumento da natalidade ou da mortalidade de uma população.

De modo a descrever cenários de oscilações periódicas no ambiente e no crescimento da população, na análise da equação (1) serão consideradas a capacidade de suporte K e a taxa de crescimento r como funções periódicas [2]. Assim, estas funções são definidas da seguinte forma:

$$K(t) = k_1 + k_2 \operatorname{sen} \left(\frac{2\pi t}{p_K} \right) \quad (4)$$

$$r(t) = r_1 + r_2 \operatorname{sen} \left(\frac{2\pi t}{p_r} \right), \quad (5)$$

onde k_i e r_i ($i = 1, 2$) são constantes reais positivas, com $k_1 > k_2$. As constantes p_K e p_r são os períodos de oscilação das funções (4) e (5), respectivamente.

3 Metodologia

O método de Crank-Nicolson (CN) consiste em discretizar uma equação diferencial parcial num nível intermediário entre os tempos t_j e t_{j+1} , ou seja, num ponto fora da malha. Usa-se

um esquema de discretização centrado na variável t , enquanto as derivadas em relação a x são aproximadas fazendo uma média das discretizações nos níveis de tempo t_j e t_{j+1} , onde i toma valores de 0 a N e j , de 0 a M .

Expandindo a equação de difusão-reação (1) em termos de suas derivadas de primeira e segunda ordem em relação a x e omitindo os argumentos obtém-se

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = \frac{\partial D}{\partial x} \frac{\partial \rho}{\partial x} + D \frac{\partial^2 \rho}{\partial x^2} + r\rho \left(1 - \frac{\rho}{K}\right), \quad (6)$$

onde K é dada pela expressão (4) e r é dada por (5). O coeficiente de difusão variável é dado pela função (2) e sua derivada parcial em relação a x é dada pela expressão

$$D_x = \frac{\partial D}{\partial x} = 2D_0K(t)(\bar{x} - x) e^{-K(x-\bar{x})^2}. \quad (7)$$

Aplicando o método de CN, a discretização da equação (6) fica na forma

$$\begin{aligned} \frac{\rho_i^{j+1} - \rho_i^j}{k} &= \frac{D_x}{2} \frac{j+1/2}{i} \left(\frac{\rho_{i+1}^{j+1} - \rho_{i-1}^{j+1}}{2h} + \frac{\rho_{i+1}^j - \rho_{i-1}^j}{2h} \right) \\ &+ \frac{D_i^{j+1/2}}{2} \left(\frac{\rho_{i+1}^{j+1} - 2\rho_i^{j+1} + \rho_{i-1}^{j+1}}{h^2} + \frac{\rho_{i+1}^j - 2\rho_i^j + \rho_{i-1}^j}{h^2} \right) + r^{j+1/2} \rho_i^j \left(1 - \frac{\rho_i^j}{K^{j+1/2}}\right). \end{aligned} \quad (8)$$

Após algumas manipulações, pode-se colocar a equação discretizada na forma

$$\begin{aligned} A_{i,j+1/2} \rho_{i+1}^{j+1} + (1 + B_{i,j+1/2}) \rho_i^{j+1} + C_{i,j+1/2} \rho_{i-1}^{j+1} &= \\ - A_{i,j+1/2} \rho_{i+1}^j + (1 - B_{i,j+1/2}) \rho_i^j + C_{i,j+1/2} \rho_{i-1}^j + kr^{j+1/2} \rho_i^j \left(1 - \frac{\rho_i^j}{K^{j+1/2}}\right) \end{aligned} \quad (9)$$

onde

$$A_{i,j+1/2} = -\lambda D_x \frac{j+1/2}{i} - \gamma D_i^{j+1/2}, \quad B_{i,j+1/2} = 2\gamma D_i^{j+1/2}, \quad C_{i,j+1/2} = \lambda D_x \frac{j+1/2}{i} - \gamma D_i^{j+1/2},$$

e as constantes λ e γ são tais que

$$\lambda = \frac{k}{4h}, \quad \gamma = \frac{k}{2h^2}. \quad (10)$$

4 Resultados

A partir da discretização da equação (1), dada pela expressão (9), foi possível realizar simulações numéricas resolvendo um sistema não linear e encontrando os valores de $\rho(x, t)$ no tempo avançado t_{j+1} para cada x_i . Com isso, foi possível analisar a interferência de cada parâmetro do modelo na dinâmica populacional descrita. A resolução do sistema foi feita utilizando a biblioteca *NumPy*, e todas as imagens foram geradas utilizando a biblioteca *Matplotlib.pyplot*, ambas do Python. Em cada simulação foram usados os passos de discretização $h = 2 \cdot 10^{-3}$ (espaço) e $k = 4.0 \cdot 10^{-2}$ (tempo). Os códigos desenvolvidos são abertos e podem ser acessados na plataforma GitHub⁴.

Em relação à difusão variável, os quatro parâmetros que provocam alteração na forma como os indivíduos se espalham no fragmento são D_0, k_1, k_2 e p_K . Pode-se verificar que D_0 contribui para a velocidade de difusão, pois, quanto maior o valor desse parâmetro, mais rápido a densidade

⁴<https://github.com/MukRodrigues/Simulacao-difusao-reacao.git>

decrece e se homogeneiza. Na capacidade de suporte K , dada pela equação (4), k_1 contribui para a redução da velocidade de difusão. Isso faz com que a densidade populacional decresça mais lentamente, possibilitando a persistência da população. O parâmetro k_2 provoca aumento ou diminuição da capacidade de suporte, a depender do período de oscilação p_K . Quanto maior o valor desse parâmetro, maior a diferença entre a maior capacidade de suporte do ambiente ($K = k_1 + k_2$) e a menor ($K = k_1 - k_2$).

Na função de reação (3), os seis parâmetros que provocam alteração no crescimento da população são k_1, k_2, p_K, r_1, r_2 e p_r . Os parâmetros k_1, k_2 e p_K da capacidade de suporte limitam o crescimento e o decrescimento da população e, conseqüentemente, contribuem para que haja alguma estabilização da densidade populacional ao longo do tempo. A depender do fator limitante

$$1 - \frac{\rho(x, t)}{K(t)} \tag{11}$$

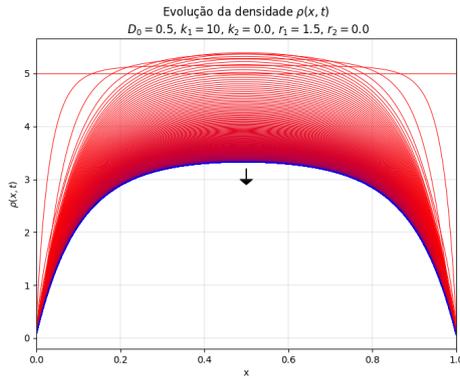
da função de reação, pode-se observar o crescimento da população à medida que a capacidade de suporte supera os valores da densidade em cada ponto do intervalo, ou seja, quando $K(t) > \rho(x, t)$ (considerando $r > 0$). Caso contrário, observa-se decrescimento, quando $K(t) < \rho(x, t)$.

Já na taxa de crescimento r , dada pela equação (5), r_1 intensifica o crescimento populacional quando o seu valor consegue superar a ação do coeficiente básico de difusão D_0 . O decrescimento da densidade pode ocorrer quando r_1 não é suficiente para sobrepor o efeito da difusividade, dada pela equação (2). O parâmetro r_2 provoca uma oscilação de período p_r nessa mesma taxa, permitindo observar as alterações que r provoca no modelo quando se alcança o maior valor ($r = r_1 + r_2$) e o menor ($r = r_1 - r_2$). Ocorre que, tanto no cenário de crescimento populacional quanto no cenário de decrescimento, pode-se verificar um efeito de *regressão periódica* da densidade conforme o tempo avança. Quanto maior o valor de r_2 , maior será essa regressão.

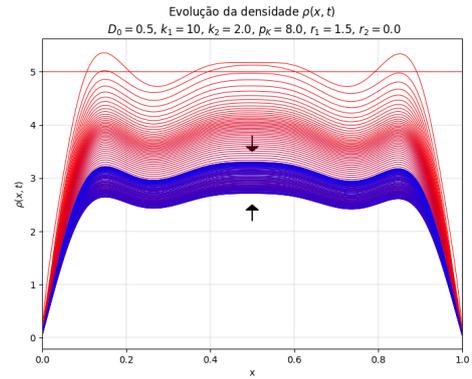
Caso haja crescimento da população, significa que o ambiente tem condições suficientes para comportar a população. Em outras palavras, o ambiente oferece condições viáveis à permanência dos indivíduos, a ponto de a competição intraespecífica não impedir o crescimento populacional. Em contrapartida, o decrescimento da população indica que a competição intraespecífica torna o ambiente inviável à permanência dos indivíduos, devido à presença excessiva de indivíduos no fragmento. Portanto, essa competição é o fator limitante ao crescimento.

Os resultados das simulações numéricas podem ser observados na Figura 2. A Figura 2(a) apresenta uma seta preta indicando a tendência da densidade diminuir, a partir da distribuição inicial da densidade $\rho(x_i, 0) = 5$. As Figuras 2(b), 2(c) e 2(d) apresentam duas setas, indicando o efeito de regressão da densidade. Em cada figura, as curvas que transitam do vermelho para o azul indicam a densidade calculada em diferentes instantes de tempo, de modo que as curvas vermelhas estão mais próximas do tempo inicial $t_0 = 0$, enquanto as curvas azuis estão mais próximas do tempo final da simulação. Os valores dos parâmetros considerados nas simulações foram: (a) $D_0 = 0.5, k_1 = 10, k_2 = 0, r_1 = 1.5, r_2 = 0$, (b) $D_0 = 0.5, k_1 = 10, k_2 = 2, p_k = 8, r_1 = 1.5, r_2 = 0$, (c) $D_0 = 0.5, k_1 = 10, k_2 = 0, r_1 = 3, r_2 = 0.6, p_r = 5$, (d) $D_0 = 0.5, k_1 = 10, k_2 = 2, p_k = 8, r_1 = 3, r_2 = 0.6, p_r = 5$.

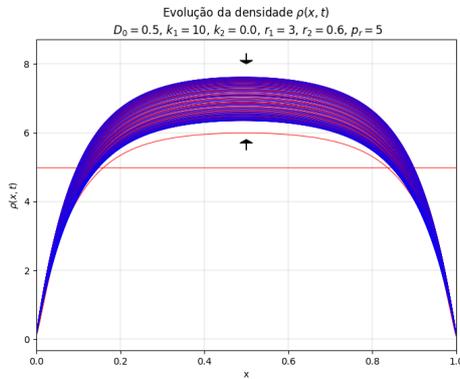
A Figura 2(a) ilustra um cenário de diminuição da densidade. Foram consideradas as funções r e K constantes, isto é, com $r_2 = k_2 = 0$. O que se observa é a tendência de homogeneização da densidade, mesmo que, nos primeiros instantes de tempo, possa-se verificar o aumento da concentração de indivíduos no interior do espaço. Isso retrata a ação da competição intraespecífica desacelerando o crescimento da população no interior à medida que o tempo avança. Da mesma forma, a Figura 2(b) também mostra um cenário de diminuição da densidade. Nela, a taxa de crescimento é constante e a capacidade de suporte é variável no tempo ($k_2 \neq 0$). Nota-se a sobreposição das curvas de densidade nas partes azuis do gráfico devido à oscilação periódica da capacidade de suporte, que permite a persistência da população no ambiente mesmo havendo uma



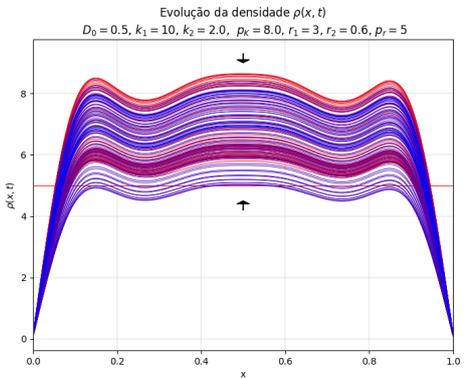
(a) Diminuição da densidade: r e K constantes.



(b) Diminuição da densidade: r constante e K variável.



(c) Aumento da densidade: r variável e K constante.



(d) Aumento da densidade: r e K variáveis.

Figura 2: Resultados da simulação numérica da equação de difusão-reação (1) com fonte logística usando o Método de Crank-Nicolson. Fonte: Autores.

redução da densidade inicial. No começo, a densidade apresenta a tendência de se homogeneizar, mas não totalmente, pois o ambiente oferece condições suficientes para que a competição intraespecífica não provoque a extinção local dos indivíduos. Pode-se verificar que as regiões nas quais as curvas estão mais próximas umas das outras (em vermelho e em azul) correspondem ao período em que a capacidade de suporte alcança seu valor mais elevado ($K = k_1 + k_2$), enquanto que, onde as curvas estão mais espaçadas, a capacidade de suporte atinge seu valor mais baixo ($K = k_1 - k_2$).

Os dois últimos cenários, representados nas Figuras 2(c) e 2(d), são cenários de aumento de densidade, considerando r variável ($r_2 \neq 0$). O parâmetro r_1 é responsável pelo aumento de densidade em ambas as figuras. A mudança desse parâmetro de $r_1 = 1.5$ (Figura 2(a)) para $r_1 = 3$ (Figura 2(c)) possibilitou a descrição de situações de crescimento, pois, conforme esse valor aumenta, observa-se maior aglomeração de indivíduos no interior do intervalo, através das curvas de densidade mais elevadas. Contudo, esse crescimento é limitado pela capacidade de suporte. A presença do parâmetro r_2 provoca aumento e redução periódicos da taxa de crescimento, a ponto de, novamente, se observar o efeito de sobreposição das curvas de densidade (regressão), conforme visto na Figura 2(b). Isso significa que, conforme a densidade aumenta, ocorre uma diminuição periódica da taxa de crescimento r . Caso essa diminuição seja suficiente para que a difusividade, dada pela

equação (2), sobreponha o crescimento, será observado esse efeito de sobreposição das curvas de densidade. Por fim, o último cenário, ilustrado na Figura 2(d), apresenta o efeito da variação da capacidade de suporte ($k_2 \neq 0$). Nesse caso, verificam-se os comportamentos oscilatórios das Figuras 2(b) e 2(c), ocorrendo o efeito de regressão de forma mais intensa e a permanência dos indivíduos no fragmento de habitat ao longo do tempo.

5 Considerações Finais

Neste trabalho foi utilizado o conceito de difusão para descrever a dinâmica de uma metapopulação, considerando-se a variação populacional e o espalhamento de indivíduos pelo ambiente. Para isso, foi estudada uma equação diferencial parcial de difusão-reação, dada pelo modelo (1). Foram consideradas uma função de difusão variável e uma função de reação logística, dadas pelas expressões (2) e (3), respectivamente, para representar as alterações ambientais no comportamento da população. Nessas condições, foram feitas simulações numéricas usando o Método de Crank-Nicolson, gerando gráficos que ilustram a forma na qual os parâmetros dessas funções interferem no modelo.

Dessa forma, foram verificadas as circunstâncias nas quais ocorre o espalhamento dos indivíduos em um fragmento de habitat isolado, assim como a sobrevivência dos indivíduos em cada fragmento. A partir dos resultados encontrados foi possível verificar que a presença da fonte logística provoca um crescimento da densidade de população limitado pela competição intraespecífica. Constatou-se que o modelo permite descrever crescimento limitado e persistência. Em relação às funções periódicas consideradas para representar a taxa de crescimento e a capacidade suporte, é importante observar que estas funções devem ser limitadas e, ainda, restringir a capacidade suporte K a valores não negativos, pelo próprio significado biológico que esse fator tem. Como trabalho futuro, é previsto aprimorar o modelo incorporando um fator de migração, para conectar vários fragmentos de habitat, possibilitando obter um modelo metapopulacional mais completo.

Agradecimentos

O presente trabalho foi realizado com apoio da Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) e da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

Referências

- [1] R. Bassanezi e W. Ferreira. **Equações Diferenciais com Aplicações**. São Paulo: Harbra, mai. de 1988, p. 585.
- [2] B. D. Coleman, Y. H. Hsieh e G. P. Knowles. “On the optimal choice of r for a Population in a periodic Environment”. Em: **Mathematical Biosciences** 46.1-2 (1979), pp. 71–85. DOI: [https://doi.org/10.1016/0025-5564\(79\)90015-4](https://doi.org/10.1016/0025-5564(79)90015-4).
- [3] E. H. Colombo e C. Anteneodo. “Nonlinear population dynamics in a bounded habitat”. Em: **Journal of Theoretical Biology** 446 (2018). DOI: [10.1016/j.jtbi.2018.02.030](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2018.02.030).
- [4] S. P. Harrison e A. D. Taylor. “Empirical Evidence for Metapopulation Dynamics”. Em: **Metapopulation Biology**. San Diego: Academic Press, 1997, pp. 27–42. ISBN: 978-0-12-323445-2. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-012323445-2/50004-3>.
- [5] O. J. Marini-Filho e R. P. Martins. “Teoria de metapopulações, novos princípios na biologia da conservação”. Em: **Ciência Hoje** 27 (2000), pp. 22–29.