

DINÂMICA POPULACIONAL, DENSIDADE - DEPENDENTE EM PROCESSOS
DE DISPERSÃO E MIGRAÇÃO*

[Density- dependent population dynamics in dispersion and migration process]

Renata Cristina SOSSAE¹
João Frederico C. A. MEYER^{2,3}

RESUMO

Neste trabalho apresentamos tanto um breve relato histórico de modelos clássicos de Dinâmica Populacional, quanto a mudança de Equações Diferenciais Ordinárias Homogêneas para Equações Diferenciais Parciais com variáveis espaciais e temporal. Um modelo recente para a migração de populações de peixes, de DINIZ (1994), é apresentado. Um modelo que inclui componentes densidade-dependentes no modelo de Diniz é sugerido, resultando em uma Equação Diferencial Parcial Não Linear. Resultados de Existência e Unicidade são apresentados, além de uma visualização de simulações computacionais.

PALAVRAS-CHAVE: modelo matemático, dispersão populacional, migração, densidade-dependência, simulação numérica

ABSTRACT

In this paper briefly mention classical models for Population Dynamics, besides exhibiting the historical move from purely homogeneous Ordinary Differential Equations to Partial Differential Equations that include both time and space variations. A recent model for migration of fish populations, by DINIZ (1994), is shown. A model including density dependent behaviour in Diniz's model is suggested, and a nonlinear resulting Partial Differential Equations is obtained. Existence and Uniqueness results are mentioned, and a numerical scheme for simulations is presented, with the visualization of some computational results.

KEY WORDS: mathematical modelling, population dispersal, migration, density-dependence, numerical simulation

1. INTRODUÇÃO

Os modelos clássicos de Dinâmica Populacional consideram somente a variação temporal. São equações do tipo

$$\frac{1}{P} \frac{dP}{dt} = f(P)$$

Assim um exemplo clássico desta equação é o modelo de Malthus (1789):

$$\frac{dP}{dt} = \lambda(P)$$

cujas solução, $P(t) = P_0 e^{\lambda t}$, para $P_0 = P(0)$ caracteriza o crescimento dito, corretamente, exponencial.

Este modelo se adapta a períodos curtos de tempo pelo fato da taxa intrínseca $f(P)$ não depender do tempo nem da própria população.

Diversas tentativas foram feitas para melhorar este modelo. Uma das mais usadas foi aquela feita por Verhulst em 1838, fazendo com que a taxa intrínseca f variasse linearmente com a própria população P :

$$f(P) = a - bP = \lambda \left(1 - \frac{P}{K}\right)$$

* Artigo Científico - aprovado para publicação em 31/07/95

(1) Professor Mestre - Departamento de Matemática Aplicada - UNICAMP - Campinas-SP

(2) Professor Doutor - Departamento de Matemática Aplicada - UNICAMP-Campinas-SP

(3) Endereço/Address: Universidade Estadual de Campinas - Cidade Universitária "Zeferino Vaz" - Distrito Barão Geraldo - CEP-13083-9 - Campinas-SP.

Assim a equação se torna:

$$\frac{dP}{dt} = (a - bP) P = \lambda \left(1 - \frac{P}{K}\right) P$$

cujas solução é

$$P(t) = \frac{a}{b + (1/C)e^{-at}}$$

onde $C = P_0 / (a - bP_0)$ para uma condição inicial dada por $P(0) = P_0$.

Outros modelos surgiram nessa tentativa de melhorar as "previsões" sobre as populações.

Algumas abordagens detalhadas destes modelos são apresentadas em MURRAY (1989), BASSANEZZI & FERREIRA (1989) e EDELSTEIN-KESHET (1988).

Além do Modelo de Gompertz de 1825, temos:

Shmith de 1963:

$$\frac{dP}{dt} = \lambda \frac{P_s - P}{P_s + aP} P \quad a, \lambda > 0$$

Goel, Maitra Montroll de 1971:

$$\frac{dP}{dt} = \lambda \left(1 - \left(\frac{P}{P_s}\right)^\alpha\right) P \quad a, \lambda > 0$$

Ayalla, Ehrenfeld, Gilpin de 1973:

$$\frac{dP}{dt} = (\lambda - aP + be^{-P}) P \quad a, b, \lambda > 0$$

Estes modelos que dependem somente da variável temporal consideram uma distribuição espacial homogênea dos indivíduos de cada espécie, mas isto de fato não acontece.

Deste modo, cada vez mais há necessidade de se levar em conta a existência das variáveis espaciais.

Os modelos que consideram as variações temporal e espacial têm sido de grande utilidade em diversos campos, com destaque, do ponto de vista histórico, para a demografia, a epidemiologia e o gerenciamento da pesca.

O modelo mais simples de movimento assume que o meio é constante e homogêneo, que todos os indivíduos são idênticos e que eles se movimentam aleatoriamente. Estas condições levam à equação dada por:

$$\frac{\partial N(x, y, t)}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2} \right) \quad (1)$$

onde:

$N = N(x, y, t)$ é a densidade da população

t é o tempo

x, y são as coordenadas espaciais

D o coeficiente de difusão que, neste caso, recebe o nome de *coeficiente de dispersão populacional*.

Kareiva utilizou esta equação para analisar o movimento local de diversos insetos herbívoros e para classificar espécies de acordo com sua capacidade de dispersão.

No trabalho "Local Movement in Herbivorous insects: applying a passive diffusion model to mark-recapture field experiments" à equação (1) foram ajustados dados de campo, chegando à mencionada classificação (KAREIVA, 1983).

O modelo usado por Kareiva envolve um período bastante reduzido de tempo - e a dinâmica vital não é considerada.

Skellam foi um dos primeiros a estudar a difusão espacial de animais por períodos de tempo mais longos, considerando uma taxa intrínseca de reprodução $f(P)$ e uma propagação aleatória (SKELLAM, 1951):

$$\frac{\partial P}{\partial t} = D \Delta P + P f(P), \quad (x, y) \in \Omega \subset \mathbb{R}^2, t \in [0, T] \quad (2)$$

onde $f(P) = \alpha = \text{constante}$

D é a taxa de dispersão

$P(x,y,t)$ é a densidade da população num dado tempo e local

Este modelo não considerou, porém, processos migratórios, nem fenômenos densidade-dependentes.

Fischer, apud MURRAY (1989) estudou a equação mais simples de difusão-reação não

linear, analisando o espalhamento espacial de um gene favorecido numa população, obtendo

$$\frac{\partial P}{\partial t} = D\Delta P + Pf(P)$$

com $f(P) = \lambda(1 - P)$

2. O MODELO MATEMÁTICO

Apresentamos aqui o uso da Equação de Difusão-Advecção para modelar o que ecólogos denotam como dispersão populacional e processos migratórios que, como o próprio crescimento populacional, podem ser densidade dependentes. A equação torna-se:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \text{div}(\alpha \nabla P) - \text{div}(VP) - \sigma P + f(x,y,t) \in \Omega \times [0,T] \quad (3)$$

sendo:

$P = P(x,y,t)$ a população ou a densidade populacional

α o coeficiente de difusão ou dispersão populacional

σ o coeficiente de mortalidade da espécie no meio Ω durante o período $[0,T]$

f , a fonte, é a taxa intrínseca de reprodução da espécie.

A Dinâmica Vital f pode assumir as diferentes formas clássicas:

1. λP — Modelo de Malthus
2. $\lambda(1 - P/K)P$ — Modelo de Verhulst
3. $\lambda P \ln(K/P)$ — Modelo de Gompertz
4. $\lambda(1 - (P/K)^a)P$ — Modelo de Smith

Todos estes casos, exceto o primeiro, introduzem a não linearidade na equação citada, exigindo uma atenção especial tanto na análise quanto nos esquemas de aproximação numérica (VAN den BOSCH; METZ; DIEKMANN, 1990, SOSSAE & MEYER, 1993, DINIZ, 1994)

Diniz trabalha com a equação (3), de dinâmica vital malthusiana para simular a brusca mudança no habitat de populações de peixes (DINIZ, 1994).

Estudamos neste trabalho o caso da não linearidade determinada pelo modelo densidade-dependente de Verhulst, ou seja, a equação assume a forma:

$$\frac{\partial P}{\partial t} - \alpha \Delta P + \text{div}(VP) + (\sigma - a)P + bP^2 = 0 \quad (4)$$

Do ponto de vista genérico, as condições iniciais e de contorno são do tipo:

$$P(x,y,0) = P_0(x,y), \quad (x,y) \in \Omega$$

$$P(x,y,t) = g_0, \quad (x,y) \in \Gamma_0, t \in [0,T]$$

$$\frac{\partial P}{\partial n}(x,y,t) = g_1, \quad (x,y) \in \Gamma_1, t \in [0,T]$$

com Γ_0 e Γ_1 disjuntos formando o bordo $\partial\Omega$.

Aqui, α é o coeficiente de difusão;

$V = (V_1, V_2)$ é o vetor de velocidade da migração na direção x e y ;

σ é o coeficiente da mortalidade;

a é o crescimento exponencial linear;

b é o crescimento não linear.

Algum esforço algébrico nos leva a verificar, para a equação não linear (4), as condições do Teorema de Lions (LIONS, 1961) para tal tipo genérico de operador, garantindo tanto existência quanto unicidade da solução.

3. O MODELO DISCRETO

Isto posto, via Método de Galerkin, passamos ao uso do Método dos Elementos Finitos (neste caso, de segunda ordem) (PALOMINO, 1993).

Seja V_h um subespaço V de dimensão finita N_h , gerado por $\{\varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_{N_h}\}$. Queremos uma solução aproximada $v_h \in V_h$, tal que

$$v_h = \sum_j c_j(t) \varphi_j(x, y) = \sum_j c_j(t) \varphi_j$$

A formulação de (4) em V , torna-se, em V_h :

$$\sum_{j=1}^N \frac{dc_j}{dt}(t) (\varphi_j | v_h) + \alpha \sum_{j=1}^N c_j(t) (\nabla \varphi_j | v_h) + (\sigma - a) \sum_{j=1}^N c_j(t) (\varphi_j | v_h) + V \sum_{j=1}^N c_j(t) (\nabla \varphi_j | \varphi_j) + b \left[\left(\sum_{k=1}^N c_k(t) \varphi_k \right) \left(\sum_{j=1}^N c_j(t) \varphi_j | v_h \right) \right] = 0$$

Tomando no lugar de v_h cada uma das φ_i da base temos o seguinte sistema não linear (ver o último termo acima) de EDO:

$$\sum_{j=1}^N \frac{dc_j}{dt}(t) (\varphi_j | \varphi_i) + \alpha \sum_{j=1}^N c_j(t) (\nabla \varphi_j | \nabla \varphi_i) + (\sigma - a) \sum_{j=1}^N c_j(t) (\varphi_j | \varphi_i) + V \sum_{j=1}^N c_j(t) (\nabla \varphi_j | \varphi_i) + b \sum_{k=1}^N c_k(t) \left(\sum_{j=1}^N c_j(t) (\varphi_k \varphi_j | \varphi_i) \right) = 0$$

Ao invés de resolver o sistema não linear, substituindo (na não linearidade) um dos $(c_i^{(n+1)})_i$ por $(c_i^{(n)})_i$ e usando o Método de Crank-Nicolson, obtemos:

$$\begin{aligned} & \sum_{j=1}^N c_j^{(n+1)} \left\{ \left(1 + (\sigma - a) \frac{\Delta t}{2} \right) (\varphi_j | \varphi_i) + \alpha \frac{\Delta t}{2} (\nabla \varphi_j | \nabla \varphi_i) + V_1 \frac{\Delta t}{2} \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial x} | \varphi_i \right) + \right. \\ & \left. + V_2 \frac{\Delta t}{2} \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial y} | \varphi_i \right) + b \frac{\Delta t}{2} \left(\sum_{k=1}^N c_k^{(n)} \right) (\varphi_k \varphi_j | \varphi_i) \right\} = \\ & = \sum_{j=1}^N c_j^{(n)} \left\{ \left(1 - (\sigma - a) \frac{\Delta t}{2} \right) (\varphi_j | \varphi_i) - \alpha \frac{\Delta t}{2} (\nabla \varphi_j | \nabla \varphi_i) - V_1 \frac{\Delta t}{2} \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial x} | \varphi_i \right) - \right. \\ & \left. - V_2 \frac{\Delta t}{2} \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial y} | \varphi_i \right) - b \frac{\Delta t}{2} \left(\sum_{k=1}^N c_k^{(n)} \right) (\varphi_k \varphi_j | \varphi_i) \right\} \end{aligned}$$

Basta, portanto resolver o seguinte sistema linear:

$$A(c^{(n)})c^{(n+1)} = Bc^{(n)}$$

com a condição inicial $c^{(0)} = (c_1^{(0)}, c_2^{(0)}, \dots, c_N^{(0)})$ onde $A = (a_{ij})$ está definida por

$$\begin{aligned} a_{ij} = & \left(1 + (\sigma - a) \frac{\Delta t}{2} \right) (\varphi_j | \varphi_i) + \alpha \frac{\Delta t}{2} (\nabla \varphi_j | \nabla \varphi_i) + V_1 \frac{\Delta t}{2} \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial x} | \varphi_i \right) + \\ & + V_2 \frac{\Delta t}{2} \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial y} | \varphi_i \right) + b \frac{\Delta t}{2} \left(\sum_{k=1}^N c_k^{(n)} \right) (\varphi_k \varphi_j | \varphi_i) \end{aligned}$$

e $B = (b_{ij})$ é tal que

$$\begin{aligned} b_{ij} = & \left(1 - (\sigma - a) \frac{\Delta t}{2} \right) (\varphi_j | \varphi_i) - \alpha \frac{\Delta t}{2} (\nabla \varphi_j | \nabla \varphi_i) - V_1 \frac{\Delta t}{2} \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial x} | \varphi_i \right) - \\ & - V_2 \frac{\Delta t}{2} \left(\frac{\partial \varphi_j}{\partial y} | \varphi_i \right) - b \frac{\Delta t}{2} \left(\sum_{k=1}^N c_k^{(n)} \right) (\varphi_k \varphi_j | \varphi_i) \end{aligned}$$

4. ENSAIOS NUMÉRICOS: RESULTADOS E CONCLUSÕES

Nas figuras abaixo temos algumas simulações³ para:

$$\begin{cases} \alpha = 0,05 \\ \sigma = 0,02 \\ a = 0,5 \\ b = 0,1 \\ \Delta t = 0,5 \end{cases}$$

nos casos indicados de migração. Em todos os casos optou-se pela superfície aproximada no instante $t=100$, que corresponde praticamente ao estado estacionário.

Na FIGURA 1 não há migração, isto é, $V_1 = V_2 = 0$.

Nas FIGURAS 2 e 3 estão ilustradas, respectivamente, os casos de: migração na

direção do eixo x , o que corresponde a $V_1 = 0,1$ e $V_2 = 0$ e migração só na direção y , isto é, $V_1 = 0$ e $V_2 = 0,1$.

Na FIGURA 4 tem-se a situação de uma componente migratória correspondendo a $V = (V_1, V_2) = (0,1, 0,1)$, ou seja, nas duas direções.

Em todos os tipos de migração, temos, ainda, o comportamento densidade-dependente dito logístico. Esta característica pode ser observada nas FIGURAS de 5 a 8 em que cada tipo de migração anteriormente ilustrado é reproduzido para um único ponto no domínio (x,y) . O ponto, aleatoriamente selecionado é # 86 da malha utilizada.

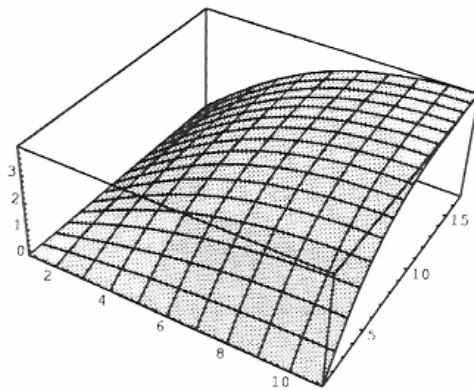


FIGURA 1 — Sem migração

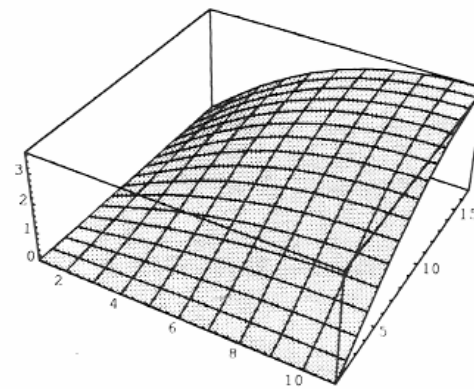


FIGURA 2 — Migração só na direção x

³ compilador FORTRAN, ambiente UNIX da Sun System (LABMA) e Mathematica.

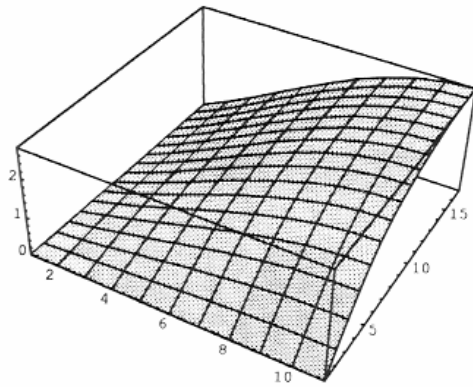


FIGURA 3 — Migração só na direção y

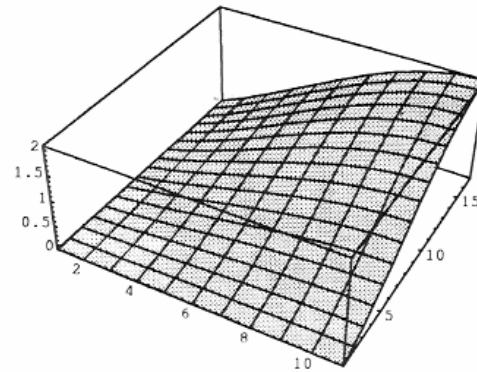


FIGURA 4 — Migração nas direções x e y

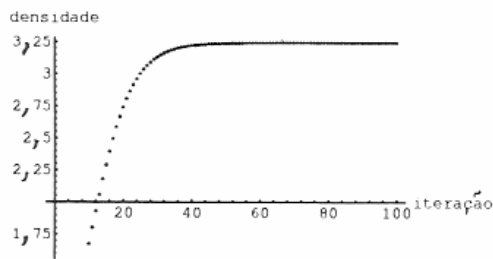


FIGURA 5 — Sem migração

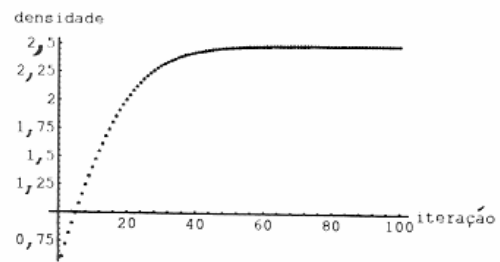


FIGURA 6 — Migração só na direção x

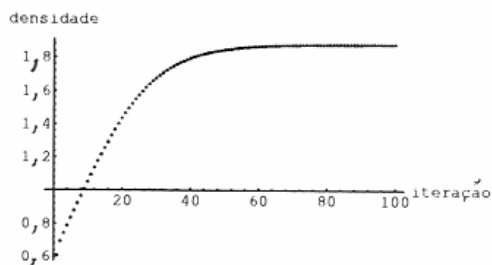


FIGURA 7 — Migração só na direção y

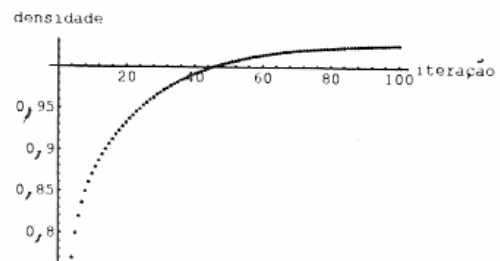


FIGURA 8 — Migração nas direções x e y

SOSSAE, R.C. & MEYER, J.F.C.A. 1995 Dinâmica populacional, densidade-dependente em processos de dispersão e migração. *B. Inst. Pesca*, São Paulo, 22(2): 41 - 47, jul./dez.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BASSANEZZI, R.C. & FERREIRA, W.C. 1989 *Equações Diferenciais e Aplicações*, HARBRA.
- DINIZ, L.G. 1994 *A Mudança no habitat de populações de peixes: de rio a represa - o modelo matemático*. (Dissertação de Mestrado, Instituto de Matemática, UNICAMP, Campinas).
- EDELSTEIN-KESHET, L. 1988 *Mathematical Models in Biology*, New York, Random House.
- KAREIVA, P.M. 1983 Local Movement in Herbivorous insects: applying a passive diffusion model to mark-recapture field experiments. *Oecologia*, Berlin, 57,332-27.
- LIONS, J.L. 1961 *Equations Diferentielles Operationelles*. Berlin Heidelberg New York, Springer.
- MURRY, J.D. 1989 *Mathematical Biology*. Springer-Verlag. Berlin.
- OKUBO, A. 1980 *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models*. Berlin Heidelberg New York, Springer.
- PALOMINO, C.S. 1993 *Modelagem Matemática e Aproximação Numérica do Estudo de Poluentes no Ar*. (Dissertação de Mestrado, Instituto de Matemática, UNICAMP, Campinas).
- SKELLAM, J.C. 1951 Random Dispersal in Theoretical Populations. *Biometrika*, 38:196-218.
- SOSSAE, R.C. & MEYER, J.F.C.A. 1993 Fenômenos Dispersivos e Migratórios em Modelos de Dinâmica Populacional. In: XVI CONGRESSO NACIONAL DE MATEMÁTICA APLICADA E COMPUTACIONAL, 6-9 set., Uberlândia, 1993. *Anais...* p.29.
- VAN den BOSCH, F.; METZ, J.A.J.; DIEKMANN 1990 The velocity of spatial population expansion. *Journal of Mathematical Biology*, 28:525-29.