



Universidade Estadual de Campinas

INSTITUTO DE MATEMÁTICA, ESTATÍSTICA E COMPUTAÇÃO CIENTÍFICA

Departamento de Matemática Aplicada

Dissertação de Mestrado

**Dispersão de Longo Alcance e Efeito Allee em
um Processo Invasivo**

por

Salvador Lou Vega

Mestrado em Matemática Aplicada - Campinas - SP

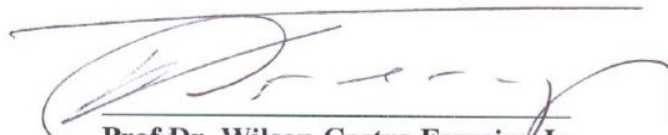
Orientador: Prof. Dr. Wilson Castro Ferreira Jr.

Apoio financeiro: CNPq

Dispersão de Longo Alcance e Efeito Allee em um Processo Invasivo

Este exemplar corresponde à redação final da dissertação devidamente corrigida e defendida por **Salvador Lou Vega** e aprovada pela comissão julgadora.

Campinas, 31 de outubro de 2008



Prof.Dr. Wilson Castro Ferreira Jr.

Banca Examinadora:

- 1.Prof.Dr. Wilson Castro Ferreira (IMECC-UNICAMP)
- 2.Prof.Dr. Diomar Mistro (UFSM)
- 3.Prof.Dr. Luiz Alberto Diaz (UFSM)

Dissertação apresentada ao Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica, UNICAMP, como requisito parcial para obtenção do Título de MESTRE em **Matemática Aplicada**

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO IMECC DA UNICAMP**
Bibliotecária: Maria Júlia Milani Rodrigues – CRB8a 2116

Lou Vega, Salvador
L92d Dispersão de longo alcance e efeito Allee em um processo
invasivo / Salvador Lou Vega -- Campinas, [S.P. :s.n.], 2008.

Orientador : Wilson Castro Ferreira Jr.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas,
Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica.

1. Efeito Allee. 2. Dispersão a longa distância. 3. Núcleo de
dispersão. I. Ferreira Jr., Wilson Castro. II. Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica.
III. Título.

Título em inglês: Long distance dispersal and Allee effect in an invasion process.

Palavras-chave em inglês (Keywords): 1. Allee effect. 2. Long distance dispersal. 3. Dispersal
kernel.

Área de concentração: Biomatemática

Titulação: Mestre em Matemática Aplicada

Banca examinadora:

Prof. Dr. Wilson Castro Ferreira Jr. (IMECC-UNICAMP)

Prof. Dr. Diomar Mistro (UFSM)

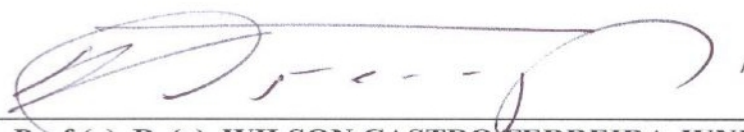
Prof. Dr. Luiz Alberto Diaz (UFSM)

Data da defesa: 31/10/2008

Programa de pós-graduação: Mestrado em Matemática Aplicada

Dissertação de Mestrado defendida em 31 de outubro de 2008 e aprovada

Pela Banca Examinadora composta pelos Profs. Drs.



Prof.(a). Dr(a). WILSON CASTRO FERREIRA JUNIOR



Prof. (a). Dr (a). DIOMAR CRISTINA MISTRO



Prof. (a). Dr (a). LUIZ ALBERTO DIAZ RODRIGUES

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Prof. Wilson Castro Ferreira Jr., pela paciência, dedicação, profissionalismo e principalmente, por todo o conhecimento e crescimento transmitidos durante o este período de estudos de mestrado.

Aos professores Dr. Diomar Mistro e Dr. Luiz Alberto Diaz, pelas sugestões e grandes contribuições para o aprimoramento deste trabalho. Suas recomendações foram de grande valor, obrigado.

Aos secretários da SPG, Tânia e Ednaldo, pela disposição e prestatividade durante o período de realização do meu mestrado.

Ao CNPq pelo apoio financeiro.

Aos queridos amigos: Márcio, Roberta, Licia, Andressa, Leidy, Juliana, Douglas, Washington, Diego, Dafne, Ramon, Lucas, Elizabeth, Tulio. Que me brindaram sua amizade, me apoiaram e contribuíram para a realização do meus estudos de mestrado. Espero poder reencontrá-los no seguimento de nossas vidas.

À minha família, que sempre estiveram e estão ao meu lado em qualquer situação. Vocês me fortalecem, muito obrigado.

E, sobre tudo e todos, agradeço a Deus, que nunca me deixou sozinho neste caminho da vida, e que continua me acompanhando.

Resumo

Proponemos um modelo matemático para uma planta invasora, que acopla a dinâmica de reprodução com Efeito Allee e a dispersão de longa distância de uma planta invasora. Consideramos um efeito Allee devido à limitação de pólen, que reduz a produção de sementes. Introduzimos o efeito Allee através de uma função de probabilidade de encontro pólen-estigma que depende da densidade de plantas. Para a modelagem do processo de dispersão utilizamos equações íntegro-recursiva (IRE) tomando um núcleo de dispersão misto, que representa a dispersão local e a longa distância. Analisamos a dinâmica local do modelo determinando os pontos de equilíbrio e as suas estabilidades, para então analisar o processo de dispersão. Analisamos o modelo de dispersão por meio de simulação numérica, o que permitiu observar o deslocamento espacial da frente da invasão. Isto permitiu calcular a velocidade de expansão. Determinamos a influência do efeito Allee, da capacidade reprodutiva e da dispersão de longa distância sobre a velocidade de expansão. Observamos que o efeito Allee torna velocidades aceleradas em velocidades constantes de expansão. A velocidade de expansão decresce com o aumento na intensidade do efeito Allee, mas aumenta com a capacidade reprodutiva. A dispersão de longa distância gera maiores velocidades de expansão, embora para fortes intensidades do efeito Allee o acréscimo na velocidade não é significativo em relação à velocidade gerada pela dispersão local. Os resultados mostram que apesar da dispersão contribuir ao aumento na velocidade de expansão, a dispersão também torna a população mais suscetível à extinção.

Palavras-chave: Efeito Allee, Dispersão a longa distância, equações íntegro-recursivas, núcleos de dispersão.

Abstract

We present a mathematical model which couples the reproductive dynamic with an Allee effect and a long distance dispersal of an invasive plant. We consider an Allee effect due to pollen limitation, which reduces seed production. We introduce the Allee effect through a probability function that describes pollen-stigma encounters as function of the population density. To model the dispersal process we used integro-difference equations (IDE) and employed a mixed kernel which represents the local and long distance dispersal processes. We analyzed the local dynamic through the stability of their equilibrium points. For the spatial dynamic we used numerical simulations, that allowed us to observe the spatial displacement of the invasion front. This permitted us to compute the expansion speeds. We determined the influence of the Allee effect, reproductive capacity and the long distance dispersal on the invasion speeds. We observed that an Allee effect turns accelerating expansion speeds into constant speeds. Expansion speeds decreases with Allee effect intensity but increases with the reproductive capacity of the population. Long distance dispersal produces higher invasion speeds, but for strong intensities of the Allee effect, the increase is not significant in relation to the speeds generated by the local dispersal. Our results show that while dispersal contributes to expansion speeds, it also turns the population more susceptible to extinction.

Key words: Allee effect, long distance dispersal, integro-difference equations, dispersal kernels.

Conteúdo

Introdução	1
1 Invasões Biológicas	3
1.1 Reprodução em plantas e o seu efeito na Invasão	4
1.1.1 Modelos determinísticos de crescimento populacional com efeito Allee	7
1.2 Processo de dispersão em plantas	8
1.3 Modelos de dispersão de sementes	10
1.3.1 Modelos Fenomenológicos ou Estatísticos	11
1.3.2 Modelos Teóricos	14
2 Modelos Matemáticos para Invasões Biológicas	17
2.1 Soluções Ondas Viajantes e Velocidade de Expansão	19
2.2 Efeito Allee nos Modelos Matemáticos de Invasão	26
3 Modelo de reprodução e dispersão de uma planta invasora	30
3.1 Modelo discreto de crescimento populacional denso-dependente com Efeito Allee	31
3.2 Modelo espacial: processo de dispersão	34
4 Dinâmica do modelo de crescimento populacional com Efeito Allee	37
4.1 Dinâmica de crescimento populacional padrão	38
4.2 Dinâmica de crescimento populacional com efeito Allee	40
4.2.1 Pontos de Equilíbrio	41
4.2.2 Estabilidade dos Pontos de Equilíbrio	43
4.3 Discussão	45
5 Dinâmica espacial: Processo de Dispersão	50
5.1 Metodologia para a análise e simulação numérica do modelo IRE	51
5.2 Expansão espacial da população	51
5.2.1 Simulação Numérica do modelo IRE com efeito Allee	51
5.2.2 Simulação numérica do modelo IRE padrão	52
5.3 Velocidades Assintóticas de expansão, valores reprodutivos e efeito Allee	54
5.4 Velocidade assintótica e a dispersão de longa distância	55
5.5 Onda estacionária	57
5.6 Discussão	60

Conclusões	63
Bibliografia	65

Introdução

Invasão de plantas não nativas é uma ameaça para a agricultura, fontes de água e outros recursos, assim como para a diversidade biológica (Parker, 2004). As invasões de plantas produzem grandes perdas econômicas, além disso muitos recursos se investem na sua erradicação e controle.

Existe um grande esforço para elaborar estratégias de erradicação e de controle. As estratégias se baseiam no entendimento do processo de invasão e da biologia da espécie invasora. Pesquisa na dinâmica de invasões fornece a base teórica para a elaboração de estratégias de manejo e controle razoáveis tanto prática como econômica.

Uma abordagem para o entendimento do processo de invasão é através de modelos matemáticos. Os modelos matemáticos que descrevem a expansão de uma população basicamente acoplam uma dinâmica de reprodução e uma de dispersão. Os primeiros modelos matemáticos em modelar a expansão de organismos foram o modelo de Skellam (1951) e de Fisher (1937). Se bem estes modelos baseados em equações de reação e difusão predizem razoavelmente a expansão de algumas invasões, existem outros casos em que a predição da expansão dada por estes modelos não é adequada (Hastings et al., 2005). Os modelos de Skellam (1951) e Fisher (1937) serviram como plataforma para o desenvolvimento de outros modelos mais realistas e complexos (Hastings et al., 2005; Taylor e Hastings, 2005). Existem modelos gerais sobre expansão e invasão (ver Hastings et al. 2005), mas também tem-se desenvolvido modelos específicos para espécies invasoras em particular (Takasu et al., 2000; Johnson et al., 2006). A principal informação que os modelos de invasão fornecem é a predição da velocidade de expansão da população.

Novos modelos de invasão incorporam mais detalhes sobre o crescimento populacional e os mecanismos de dispersão. Estes ingredientes tornam mais realistas os modelos, fornecendo informação mais detalhada sobre o processo de invasão e como controlar as invasões. A recente utilização de equações de íntegro-recursivas para a modelagem de expansão de população, abriu uma grande possibilidade de incorporar diferentes padrões de dispersão (Kot e Schaffer, 1986; Kot, 1992; Kot et al., 1996). As equações de íntegro-recursivas permitem a incorporação da dispersão de longo alcance. A dispersão de longo alcance é considerada fator essencial no processo de invasão (Pauchard e Shea, 2006; Liebhold e Tobin, 2008), e responsável pelas velocidades de expansão observáveis em algumas espécies (Clark, 1998).

Por outro lado a incorporação do efeito Allee nos modelos de invasão de espécies sexuadas torna ainda mais realista o modelo. Dinâmicas de reprodução com efeito Allee tem sido utilizado em estratégias de controle de invasões em espécies sexuadas. Assim o conhecimento do efeito Allee na dinâmica de invasão fornece idéias para o controle de invasões (Liebhold e Tobin, 2008).

O presente trabalho utiliza equações íntegro-recursivas para a modelagem da expansão de uma planta invasora sujeita a efeito Allee com uma dispersão de longo alcance. Através do modelo procura-se determinar a influência do efeito Allee no processo de invasão, analisando as velocidades de expansão segundo a intensidade do efeito Allee e a dispersão de longo alcance. Por outro lado analisa-se a susceptibilidade de extinção da população devido ao efeito Allee. Com o presente trabalho procura-se um maior entendimento sobre os processos de invasão e conhecimento para o manejo e controle de invasões principalmente de plantas.

Capítulo 1

Invasões Biológicas

O processo de Invasão biológica pode dividir-se em três fases sequenciais (Liebhold e Tobin, 2008):

1. Introdução;
2. Colonização;
3. Expansão.

A introdução se refere ao transporte dos indivíduos de uma espécie a uma nova localidade, fora da distribuição natural da espécie. O processo de transporte na fase de introdução ocorre em uma escala espacial global (p.e. inter-continental, entre extremos do mesmo continente, continente - ilha, etc.). Se bem a introdução ocorre por meios naturais, a maioria das vezes acontece de forma intencionada ou não intencionada, pelo homem (Pauchard e Shea, 2006). Quando o transporte é dado por meios naturais, acontece de forma eventual e por mecanismos não usuais de dispersão do organismo (p.e: transporte trans oceânico de sementes dispersadas normalmente pelo vento) (Pauchard e Shea, 2006; Higgins et al., 2003). A fase de introdução depende principalmente da oportunidade da espécie de chegar a uma nova localidade, mas também da sobrevivência dos indivíduos na nova localidade. A população fundadora deve sobreviver no ambiente novo e estabelecer-se para logo se reproduzir.

Uma vez que uma população foi introduzida em uma nova localidade, a população fundadora começa reproduzir-se e dispersa-se localmente colonizando novos habitats na vizinhança. Esta fase é referida como colonização e é uma etapa crítica no processo de invasão (Liebhold e Tobin, 2008). A população fundadora deve aumentar em densidade e colonizar uma área mínima para garantir a sua sobrevivência. O resultado da colonização é o estabelecimento da população na nova localidade, que garanta a sua permanência no lugar. Na maioria das vezes as invasões fracassam, devido a que a população fundadora não consegue estabelecer-se na nova localidade. Em geral a população fundadora é pequena, portanto suscetível à extinção por eventos estocásticos e variações ambientais ou por fatores demográficos relacionados com baixas densidades como endogamia e efeito Allee. O êxito de uma colonização depende do tamanho da população introduzida, da capacidade reprodutiva e de dispersão da espécie (Drake e Lodge, 2006; Lewis e Kareiva, 1993). A escala espacial de dispersão relevante na fase de colonização é a local. A dispersão local de sementes dos

indivíduos introduzidos é o processo inicial para a formação de uma nova população (Pauchard e Shea, 2006). A dispersão local se dá pelos mecanismos adaptativos com que a espécie se dispersa (p.e vento, animais, água, etc).

A fase de expansão se refere ao aumento da distribuição da população a partir da localidade onde foi introduzida. Após da fase de colonização, a população começa expandir-se, aumentando seu raio de distribuição. A fase de expansão é caracterizada pelo aumento do raio de distribuição com o tempo (Liebhold e Tobin, 2008), e é determinada pela capacidade reprodutiva e de dispersão da espécie e da frequência da dispersão de longo alcance (Clark, 1998; Kot et al., 1996). A combinação da dispersão local e dispersão de longa distância é referida como dispersão estratificada (Shigesada et al., 1995). A escala espacial do processo de dispersão na fase de expansão pode considerar-se como regional, e é determinada pelos indivíduos que se dispersam localmente e a longas distâncias (Pauchard e Shea, 2006; Liebhold e Tobin, 2008). A fração da população que se dispersa longas distâncias dá origem às populações satélites na frente da invasão (Liebhold e Tobin, 2008). Se bem a dispersão de longa distância é um processo eventual, ela aumenta consideravelmente a velocidade de expansão da população (Clark, 1998; Kot et al., 1996).

Observamos que o processo de invasão é caracterizado por um processo de dispersão de múltiplas escalas, e cada fase de invasão é caracterizada por uma escala espacial de dispersão. Podemos definir arbitrariamente três escalas espaciais de dispersão segundo Pauchard e Shea (2006) : a) global, b) regionale c) local. Se bem a fronteira entre cada uma das escalas não é bem definida, considera-se que as diferentes escalas espaciais são geradas por diferentes mecanismos de dispersão (Higgins et al., 2003; Pauchard e Shea, 2006). Consideramos de forma geral, que as escalas global e regionale são geradas por uma dispersão de longa distância, e a escala local por uma dispersão local. A falha de um mecanismo de dispersão em qualquer uma das escalas, seja local ou de longa distância, pode evitar que a planta se torne invasiva num ambiente determinado. Por outro lado, a capacidade reprodutiva da espécie e fatores que afetam a sua reprodução influem no êxito de colonização e na velocidade de expansão da espécie invasora. Observamos que o processo de invasão de plantas é caracterizado principalmente por dois processos biológicos: a) dispersão e, b) reprodução.

1.1 Reprodução em plantas e o seu efeito na Invasão

A colonização e a expansão dependem da capacidade reprodutiva da planta. As duas fases têm relação com o êxito de estabelecimento dos indivíduos dispersados. No caso da colonização, quanto maior a capacidade reprodutiva da espécie, maior é taxa de crescimento da população fundadora, reduzindo a probabilidade de extinção por variações ambientais. Por outro lado, no caso da expansão, quanto maior a quantidade de sementes dispersadas maior a probabilidade de colonização de novos habitats.

Em uma população fechada e homogênea a taxa de crescimento populacional depende da taxa de mortalidade e de reprodução. Em geral a taxa de crescimento populacional depende da densidade, e frequentemente acontece de duas formas: a) regulação do crescimento por competição intra-específica por recursos limitados e b) deflação da população.

A regulação do crescimento populacional pela competição intra-específica pode dar-se através de

várias formas com o aumento da densidade (Begon et al., 2006):

- i. Redução na taxa de reprodução per capita;
- ii. Aumento na taxa de mortalidade per capita;
- iii. Redução na taxa de reprodução per capita e aumento na taxa de mortalidade per capita.

Qualquer destes mecanismos, produz uma diminuição na taxa de crescimento populacional com o aumento da densidade. A quantidade de recursos determina a densidade que o ambiente pode suportar, assim, existe uma densidade máxima que a população pode atingir. Esta densidade máxima é referida como a densidade de capacidade de suporte.

A deflação é um fenómeno que ocorre a nível populacional e pode acontecer devido ao efeito Allee (Stephens e Sutherland, 1999). O Efeito Allee é definido como uma relação positiva entre qualquer componente da aptidão (p.e.: sobrevivência, capacidade reprodutiva) de um indivíduo e a densidade ou número de conspécificos (Stephens e Sutherland, 1999). A aptidão de um indivíduo está relacionada com o número de descendentes com que ele contribui à próxima geração. Portanto, a aptidão de um indivíduo pode ser medida através da probabilidade de sobrevivência ou de reproduzir-se (Stephens e Sutherland, 1999). As componentes da aptidão de um indivíduo podem aumentar ou diminuir com a densidade (Figura 1.1). Por exemplo, no caso de competição intra-específica existe uma relação negativa entre a aptidão dos indivíduos e a densidade populacional (Figura 1.1 c). Por outro lado, em espécies sexuadas um aumento na densidade pode aumentar a probabilidade de encontro entre indivíduos de sexos opostos, aumentando assim a probabilidade de reprodução dos indivíduos. Neste caso, existe uma relação positiva entre a aptidão e a densidade populacional (Figura 1.1 a,b).

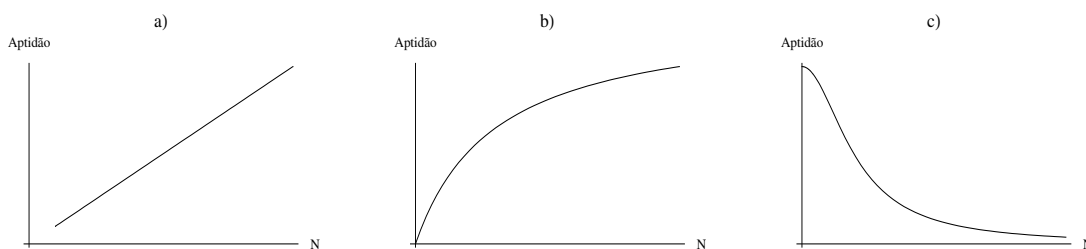


Figura 1.1: Relação entre a aptidão do indivíduo e a densidade populacional (N). a) Relação linear positiva; b) Relação positiva com saturação; c) Relação negativa.

Consideremos que a probabilidade de reprodução aumenta com a densidade em indivíduos de espécies sexuadas, mas o aumento na densidade incrementa a competição intraespecífica pelos recursos limitados do ambiente. A Figura 1.2 mostra como as componentes de sobrevivência e de reprodução variam com a densidade, assim como o resultado da combinação das duas componentes, determinando a aptidão resultante do indivíduo com a densidade. Observamos que para um pequeno intervalo de densidade existe uma relação positiva entre a aptidão e a densidade de indivíduos.

Quando a aptidão resultante (p.e resultado líquido da probabilidade de sobrevivência e de reprodução) do indivíduo é favorecida com o aumento da densidade, temos um efeito Allee de-

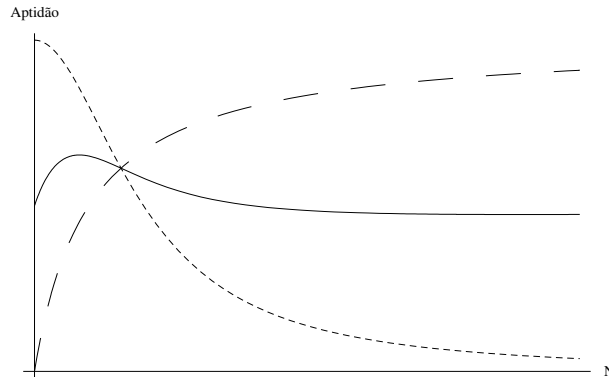


Figura 1.2: Relação das componentes da aptidão (sobrevivência e reprodução) e a aptidão resultante com a densidade (N). (---) Sobrevivência; (- - -) Reprodução; (- · -) Aptidão Resultante.

mográfico (Stephens e Sutherland, 1999). Observamos na Figura 1.2 que para um pequeno intervalo de densidade existe uma relação positiva entre a aptidão e a densidade de indivíduos. A influência do efeito Allee demográfico na dinâmica populacional é uma relação positiva entre a taxa de crescimento per capita da população e a densidade (pelo menos para um intervalo de densidade). O efeito Allee demográfico (daqui em diante efeito Allee) ocorre principalmente para densidades populacionais baixas. Muitas vezes o resultado do efeito Allee é a introdução de uma densidade crítica na dinâmica populacional (Boukal e Berec, 2002). Abaixo desta densidade crítica a população apresenta uma taxa de crescimento per capita negativa, que leva a população à extinção. Quando o efeito Allee produz uma taxa per capita negativa para um intervalo de densidades baixas, temos um efeito Allee forte (Figura 1.3) (Wang e Kot, 2001; Wang et al., 2002). Se a população apresenta uma taxa de crescimento per capita baixa para densidades pequenas mas nunca negativa, temos um efeito Allee fraco (Figura 1.3) (Wang e Kot, 2001; Wang et al., 2002). O efeito Allee fraco nunca gera uma densidade crítica na dinâmica populacional. Na Figura 1.3 observamos três casos de taxas de crescimento per capita: a) efeito Allee forte, b) efeito Allee fraco, c) sem efeito Allee. Observamos que nos casos de efeito Allee temos uma relação positiva entre a taxa de crescimento per capita e a densidade (pelo menos para um intervalo da densidade). No caso do efeito Allee forte, existe um intervalo de densidade em que a taxa de crescimento per capita é negativa.

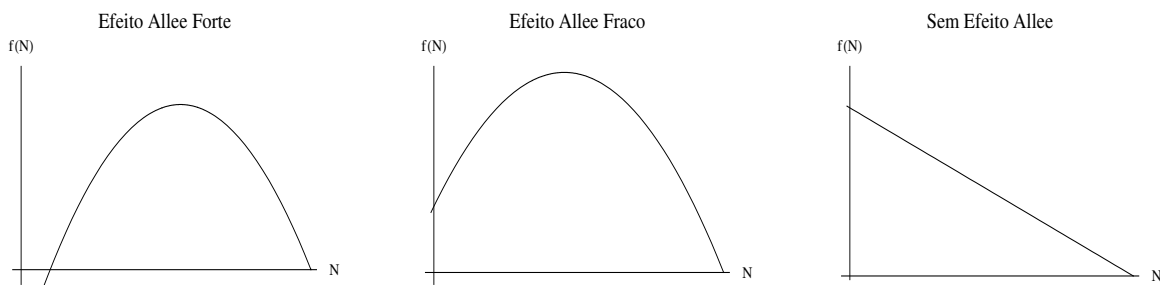


Figura 1.3: Funções de crescimento per capita $f(N)$.

O efeito Allee pode resultar de vários fenômenos, entre eles estão predação cooperativa, termorre-

gulação social, aumento da vigilância contra predadores, aumento da probabilidade de emparelhamento em espécies sexuadas, etc. (Stephens e Sutherland, 1999).

O efeito Allee pode interferir na fase de colonização de plantas invasoras, pois a população introduzida é pequena. O efeito Allee pode retardar o crescimento populacional, com o qual a população fundadora fica por um maior período de tempo suscetível à extinção por eventos estocásticos e variações ambientais. No caso de um efeito Allee forte, a densidade da população inicial pode estar abaixo da densidade crítica, portanto apresentar uma taxa de crescimento negativa, resultando na extinção da população. Por outro lado, o efeito Allee pode não só acontecer na fase de colonização, mas também na frente da invasão. A população na frente da invasão frequentemente é baixa, favorecendo a possibilidade de surgir o efeito Allee (Taylor e Hastings, 2005; Davis et al., 2004; Parker, 2004), o que pode reduzir a velocidade de expansão da população (Wang e Kot, 2001; Wang et al., 2002; Lewis e Kareiva, 1993).

1.1.1 Modelos determinísticos de crescimento populacional com efeito Allee

A introdução do efeito Allee num modelo de crescimento pode efectuar-se de duas formas: a) de forma heurística e b) de forma teórica. A forma heurística consiste em ajustar uma função adequada ao crescimento per capita denso-dependente esperado ou observado (Figura 1.3). A taxa de crescimento populacional descrito por uma equação diferencial, toma a forma geral :

$$\frac{dn}{dt} = f(n)n, \quad (1.1)$$

onde $f(n)$ é o crescimento per capita da população, e n é a densidade populacional. No caso de uma população com gerações discretas temos a equação de diferenças:

$$n_{t+1} - n_t = f(n_t)n_t. \quad (1.2)$$

O efeito Allee estabelece uma relação positiva entre a taxa de crescimento per capita e a densidade, portanto, a função de crescimento per capita $f(n)$ deve ser crescente para um intervalo de densidades (geralmente pequenas). No caso do efeito Allee forte, a função $f(n)$ deve ser negativa para um intervalo de densidade (Figura 1.3) ou menor que a unidade no caso de equações de diferenças. A densidade crítica introduzida pelo efeito Allee forte corresponde a um ponto de equilíbrio instável do sistema. Para densidades menores que a crítica, a população se extingue, enquanto que, para densidades maiores, a população cresce até a capacidade de suporte do ambiente.

Existem modelos de crescimento populacional que introduzem o efeito Allee de forma teórica (Veit e Lewis, 1996; Dennis, 1989) e referências em Boukal e Berec (2002). Estes modelos são mais apropriados para entender como o mecanismo que gera o efeito Allee, influi na taxa de crescimento da população. A introdução do efeito Allee deve estar ligada à taxa de reprodução ou à taxa de mortalidade (sobrevivência) da população. Um dos mecanismos comumente modelados que gera efeito Allee, é a probabilidade de emparelhamento em populações de espécies sexuadas (Boukal e Berec, 2002). Com frequência o efeito Allee é introduzido multiplicando a taxa de reprodução per capita por uma função que descreve a probabilidade de encontros entre indivíduos de sexo oposto.

A função de probabilidade de encontros utilizada deve satisfazer algumas condições básicas (Boukal e Berec, 2002):

- i. Não existe emparelhamento quando a densidade populacional é zero;
- ii. A probabilidade de encontros aumenta monotonicamente com a densidade populacional;
- iii. O emparelhamento é quase garantido quando a densidade é alta.

Dennis (1989) derivou de forma teórica duas funções de probabilidade de encontros em função da densidade populacional (Tabela 1.1), que satisfazem às condições básicas de funções de probabilidade de encontros (Figura 1.4).

Tabela 1.1: Funções de probabilidade de encontro.

Exponencial Negativa (EN):	$P(n) = 1 - e^{-\beta n},$	$\beta > 0.$
Hipérbole Retangular (HR):	$P(n) = \frac{n}{\theta + n},$	$\theta > 0.$

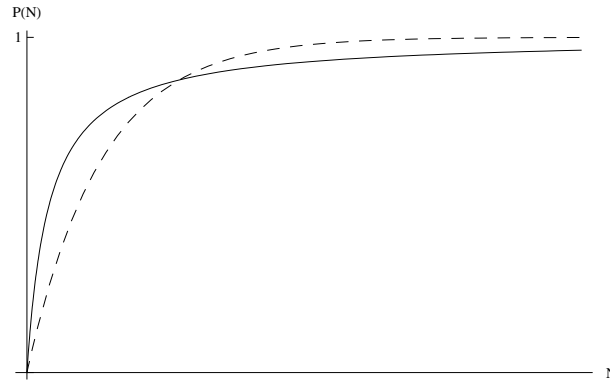


Figura 1.4: Funções de probabilidade de encontros entre indivíduos de sexos opostos. (—) função NE, com $\beta = 1.5$; (---) função RH, com $\theta = 0.5$.

O parâmetro θ representa a densidade em que um indivíduo tem probabilidade $\frac{1}{2}$ de se emparelhar, e o valor $\frac{1}{\beta}$ é a densidade populacional na qual a probabilidade de emparelhamento é $1 - e^{-1} \approx 0.632$ (Dennis, 1989). As funções de probabilidade de emparelhamento (NE) e (RH) foram ajustadas a dados experimentais não encontrando diferenças significativas entre as duas funções (Dennis, 1989; McCarthy, 1997). Por outro lado, as funções de probabilidade se ajustam satisfatoriamente a dados experimentais de frequência de emparelhamento com relação à densidade para algumas espécies (Dennis, 1989).

1.2 Processo de dispersão em plantas

A dispersão é o processo de movimentação de um organismo entre localidades. As plantas se movimentam no espaço através das sementes, e elas podem se movimentar por uma variedade de mecanismos. Os diferentes mecanismos que as plantas empregam para se dispersar são referidos como as síndromes de dispersão (van der Pijl, 1982). Entre as síndromes de dispersão mais comuns estão a dispersão por vento (anemocoria), dispersão por animais de forma interna (endozoocoria) e de forma externa (ectozoocoria), dispersão por água (hidrocoria), etc. Geralmente a síndrome de dispersão está relacionada com a morfologia da unidade de dispersão, portanto a síndrome de dispersão de uma planta está definida em princípio pela morfologia da semente. Considerando isto podemos dizer que a planta está adaptada a uma síndrome de dispersão, e é este o mecanismo comum ou standard pelo qual a planta se dispersa. Embora a planta esteja adaptada a uma síndrome de dispersão em particular, isto não exclui que a planta eventualmente possa se dispersar por outro mecanismo (Higgins et al., 2003). De fato, vários mecanismos podem intervir no processo completo de dispersão (desde a planta mãe até o lugar definitivo onde a semente germinará). Por exemplo, a semente pode experimentar uma primeira dispersão pelo seu mecanismo usual, e logo uma segunda dispersão pode acontecer por mecanismos não usuais da planta (Chambers e MacMahon, 1994).

Diferentes processos de dispersão em plantas podem agir sobre diferentes escalas de distância (Nathan e Muller-Landau, 2000). Portanto, o processo de dispersão é considerado como processo de múltiplas escalas. Pode-se definir duas escalas espaciais no processo de dispersão: a) dispersão a longa distância (dispersão DLD), e b) dispersão local (DL). Se bem a fronteira entre as duas escalas espaciais não é bem definida, os mecanismos envolvidos no processo de dispersão das duas escalas são diferentes (Pauchard e Shea, 2006; Higgins et al., 2003).

Alguns trabalhos mostram que os mecanismos (síndromes) de dispersão das plantas não é informação suficiente para descrever o processo de dispersão a longa distância (DLD) (Portnoy e Willson, 1993; Higgins et al., 2003). Em outras palavras, os mecanismos de dispersão envolvidos na dispersão DLD, podem ser diferentes ou agir de diferente forma do que mecanismos que operam na dispersão local (DL).

A dispersão a longa distância (DLD) é uma dispersão ocasional ou eventual. Os mecanismos da DLD podem agrupar-se em três categorias não excludentes (Higgins et al., 2003):

1. *Variação no comportamento do vetor comum ou padrão de dispersão.* Comportamento não usual do vetor standard de dispersão pode resultar em uma DLD. Por exemplo, fortes e turbulentas correntes de vento ocasionais, podem transportar sementes anemocoras (dispersão por vento) longas distâncias (Nathan et al., 2002). Em sementes endozoocoras (dispersão por animais), a retenção ocasional das sementes por longos períodos de tempo pelos animais frugívoros, pode resultar em uma dispersão DLD.
2. *Variação nas propriedades da unidade de dispersão.* A variação contínua de características das sementes resulta que umas sementes se dispersem consideravelmente mais longe do que outras (ver Augspurger e Franson (1987)).
3. *Mecanismos não comuns ou não padrões de dispersão.* Outros mecanismos diferentes de

dispersão da planta podem agir na dispersão de sementes. Algumas vezes, estes mecanismos de dispersão resultam em dispersões de longa distância. Por exemplo, sementes adaptadas para dispersar-se pelo vento podem flutuar na água, e se uma semente cair na água, esta pode ser carregada por longas distâncias pelo fluxo da água. Algumas sementes podem ser aderidas acidentalmente a animais, e ser dispersadas assim longas distâncias. O homem intervém com frequência na dispersão a longa distância (muitas vezes intencionalmente) (Pauchard e Shea, 2006; Higgins et al., 2003)

A dispersão DLD é eventual ou acidental, portanto apenas uma pequena fração ($< 10\%$) das sementes são dispersadas longas distâncias. No entanto, é sugerido que a dispersão DLD é responsável pela taxa de migrações em plantas (Higgins et al., 2003; Clark, 1998; Levin et al., 2003; Nathan e Muller-Landau, 2000).

O resultado da dispersão DLD pode ser a introdução da planta num novo continente, ilha ou numa nova localidade não muito próxima da população fonte. Uma vez que a planta não nativa é introduzida numa nova localidade, os indivíduos fundadores se reproduzem e se dispersam localmente, permitindo à planta introduzida colonizar a nova localidade e expandir-se. A DLD também intervém na fase de expansão, originando populações satélites na frente da invasão e incrementando a velocidade de invasão (Liebhold e Tobin, 2008).

A dispersão local é a mais comum, e a maioria das sementes são dispersadas localmente pelo mecanismo ao qual a planta está adaptada para se dispersar. A síndrome de dispersão da planta provê suficiente informação para descrever a dispersão local (Higgins et al., 2003). Com a dispersão local, as plantas conseguem invadir novos habitats na vizinhança e expandir-se localmente. A dispersão local é fundamental no processo de colonização e na manutenção da população local.

O resultado do processo de dispersão em qualquer escala espacial (local ou DLD) é o mesmo, a chegada de sementes a um novo habitat ou localidade onde uma nova população pode-se estabelecer. A falha de um mecanismo de dispersão, seja local ou de longa distância, pode evitar que a planta se torne invasiva num ambiente determinado.

A expansão da população de uma planta através da paisagem é função da capacidade reprodutiva da planta, capacidade de dispersão, disponibilidade de lugares para recrutamento e a estrutura da paisagem (muitas vezes determinada pelo homem) (Higgins e Richardson, 1999).

1.3 Modelos de dispersão de sementes

Nas plantas assim como em outros organismos sésseis, o movimento das unidades de dispersão (i.d.; sementes, ovos, larvas) é o primeiro processo demográfico espacial (Nathan e Muller-Landau, 2000). A descrição do processo de dispersão de sementes é importante na compreensão do processo demográfico espacial das plantas. Para entender o processo de dispersão é preciso (Levin et al., 2003):

- i. Medir o padrão espacial de dispersão;
- ii. Explorar os mecanismos que geram o padrão espacial;

iii. Examinar suas consequências.

Dois tipos de modelos matemáticos são utilizados para descrever os padrões espaciais de dispersão de sementes: a) Modelos Fenomenológicos, e b) Modelos Mecanísticos ou Teóricos. Os modelos fenomenológicos também são conhecidos como modelos estatísticos. Estes modelos se baseiam em ajustar funções a dados observáveis de dispersão. Eles utilizam somente dados de distâncias de dispersão, e não requerem informações sobre os mecanismos dos processos que geram o padrão de dispersão (Nathan et al., 2002; Higgins et al., 2003). Os modelos fenomenológicos são relativamente mais fáceis de obter que os teóricos, mas eles possuem a desvantagem que seus parâmetros não estão relacionados diretamente com as características particulares da planta ou vetor de dispersão (Nathan e Muller-Landau, 2000). Geralmente os modelos teóricos são mais difíceis de construir, em parte porque eles incorporam mais parâmetros, que podem ser difíceis de estimar. No entanto eles incorporam informação biológica dos elementos do sistema que descrevem e permitem ver o efeito de vários fatores que intervêm no processo de dispersão (i.e.: características físicas e biológicas da planta, características do vetor dispersante, heterogeneidade da paisagem, etc.). Através dos modelos teóricos pode-se explorar os mecanismos que geram os padrões espaciais de dispersão, embora a validação dos modelos mecanísticos não é simples. Os modelos mecanísticos são imprescindíveis para o entendimento do processo de dispersão, embora os modelos fenomenológicos sejam os mais utilizados para prever taxas de migração (Levin et al., 2003; Nathan et al., 2002).

1.3.1 Modelos Fenomenológicos ou Estatísticos

Freqüentemente os padrões de dispersão de sementes podem ser estudados por meio de curvas de dispersão, que descrevem a distribuição de frequências das distâncias que as sementes se dispersam a partir da fonte (Levin et al., 2003; Nathan e Muller-Landau, 2000). As curvas de dispersão podem, em princípio, formar qualquer curva de distribuição. No entanto, a maioria de dados empíricos de dispersão de sementes se ajusta a uma distribuição leptocúrtica unimodal, caracterizada por um pico perto da fonte seguida por uma diminuição rápida (Levin et al., 2003). Devido à dificuldade de registrar os efeitos da dispersão DLD, os dados empíricos limitam-se a descrever principalmente a dispersão local (curta distância) (Nathan e Muller-Landau, 2000; Levin et al., 2003).

As curvas de dispersão são representadas por distribuições de densidade de probabilidade, que comumente são chamadas núcleos de dispersão. Os núcleos de dispersão (homogêneos no espaço) são representados normalmente em coordenadas cartesianas por $k(x - \tilde{x}, y - \tilde{y})$. A expressão $k(x - \tilde{x}, y - \tilde{y})dxdy$ representa a probabilidade de uma semente liberada no elemento de área $dxdy$ no ponto (x, y) , ser dispersada até ponto localizado em $(\tilde{x}, \tilde{y})$. Dependendo da simetria dos processos de dispersão de sementes, útil empregar coordenadas polares r, θ , onde $r = \sqrt{x^2 + y^2}$ é a distância entre o ponto de liberação e o ponto de chegada da semente, e θ é o ângulo radial, que dá a orientação da dispersão. Caso a dispersão seja isotrópica, a probabilidade de chegada da semente num anel de espessura dr a uma distância r da fonte é $2\pi rk(r)dr$. Em algumas situações, a dispersão é orientada numa direção preferencial. Nestes casos, é conveniente modelar o processo numa dimensão, onde $k(x - \tilde{x})dx$ é a probabilidade de uma semente liberada no segmento de comprimento dx centrado no ponto x seja depositada no ponto $\tilde{x}$ (Levin et al., 2003).

Sendo os núcleos de dispersão funções de densidade de probabilidade, eles satisfazem as seguintes condições:

$$k(x, \tilde{x}) \geq 0 \quad \forall x, \tilde{x} \in \mathbf{R}^n; \quad \int_{-\infty}^{\infty} k(x, \tilde{x}) dx = 1 \quad \forall \tilde{x} \in \mathbf{R}^n. \quad (1.3)$$

Tradicionalmente, três tipos de distribuições têm sido ajustadas para descrever os dados empíricos de padrões de dispersão de sementes (Levin et al., 2003) (Tabela 1.2, Figura 1.5): a) *Gaussiana*, b) *Exponencial Negativa*, c) *Potência Inversa*.

Tabela 1.2: Núcleos de Dispersão

<i>Distribuição Gaussiana</i>	$\frac{1}{\sigma\sqrt{\pi}} e^{-\frac{x^2}{\sigma^2}}$
<i>Distribuição Exponencial Negativa</i>	$\frac{1}{2\sigma} e^{-\frac{x}{\sigma}}$
<i>Distribuição Potência Inversa</i>	x^{-a}

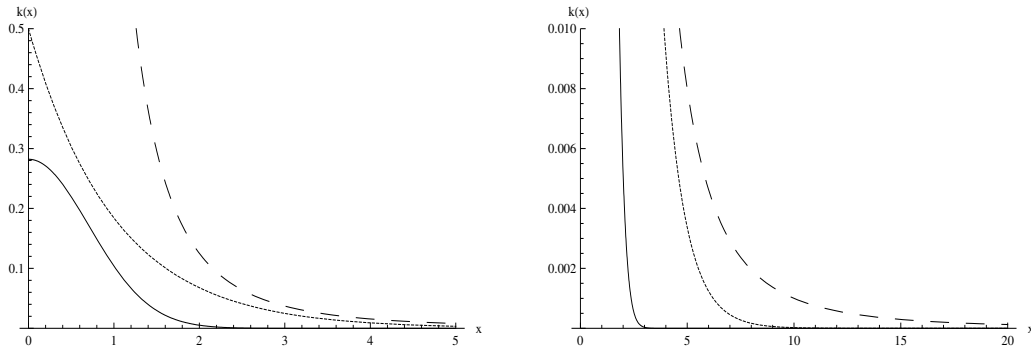


Figura 1.5: Núcleos de dispersão $k(x)$. (—) Distribuição Gaussiana, (.....) Distribuição Exponencial Negativa, (— —) Distribuição Potência Inversa

A distribuição *Gaussiana* é uma função bem definida (sem singularidades), mas não descreve o padrão leptocúrtico observável em dados empíricos. Por outro lado, a distribuição *Exponencial Negativa* é provavelmente o núcleo de dispersão mais utilizado, embora nem a distribuição *Exponencial Negativa* nem a *Gaussiana* representem satisfatoriamente o processo de dispersão a longa distância. A dispersão a longa distância é um processo altamente estocástico e difícil de estimar, portanto difícil de incorporá-la (obtê-la) nos dados empíricos. Conseqüentemente as funções ajustadas aos dados experimentais subestimam a dispersão a longa distância. Como resultado temos que a cauda ($k(z), z \rightarrow \infty$) dos núcleos de dispersão (segmento da função que representa o processo DLD) é muito leve para representar os casos de DLD. Este é o caso das distribuições *Gaussiana* e *Exponencial Negativa* (Figura 1.5). Um núcleo de dispersão que incorporasse a dispersão DLD, seria um núcleo com cauda pesada. Núcleos de dispersão deste tipo, são aqueles que a caída da função é menos rápida em comparação à distribuição *Gaussiana* ou *Exponencial Inversa* Nathan et al. (2002). A função *Potência Negativa* possui cauda pesada, apesar de não ser uma função de densidade de probabilidade, ajusta bem os dados de dispersão de longa distância.

Os núcleos de dispersão *Gaussiana*, *Exponencial Negativa* e *Potência Inversa* dependem de um parâmetro só. O parâmetro nos núcleos *Gaussiana* e *Exponencial Negativa* corresponde à variância dos dados. A variância representa a distância média que as sementes se dispersam desde a fonte. Um núcleo mais inclusivo (mais geral) é o núcleo de dois parâmetros utilizado por Clark (1998) na modelagem de taxas de migração pós-glacial de árvores:

$$k(x) = \frac{c}{2\alpha\Gamma(\frac{1}{c})} e(-|\frac{x}{\alpha}|^c), \quad (1.4)$$

onde $\Gamma(x)$ é a função gama, c e α são parâmetros de forma da curva e de distância, respectivamente. A curtose de uma distribuição é uma medida do peso atribuído à cauda da distribuição. O parâmetro c se relaciona com a curtose da distribuição, e portanto, representa o peso da cauda da curva de distribuição (1.4). O parâmetro α representa a variância da curva de distribuição, e é uma medida da distância média que as sementes se dispersam desde a fonte. A curva de distribuição (1.4) inclui uma família de distribuições exponenciais. A distribuição *Exponencial Negativa* se obtém quando $c = 1$ e a *Gaussiana* quando $c = 2$. Núcleos de dispersão com cauda pesada são obtidos quando $c < 1$ (Clark, 1998). Este núcleo de dispersão é muito flexível, mas apresenta duas grandes limitações. Quando $c < 1$ a curva apresenta cauda pesada, mas perde a característica leptocúrtica perto da fonte, em outras palavras a curva de distribuição é convexa perto da fonte. Quando $c > 1$, a curva é leptocúrtica, mas a cauda do núcleo de dispersão não é suficientemente pesada para representar a dispersão DLD (Figura 1.6). Por outro lado, resulta difícil ajustar os dois parâmetros α e c simultaneamente no processo de ajustar a distribuição (1.4) aos dados empíricos e obter uma curva que represente bem a dispersão local e a dispersão de longa distância (Clark et al., 1999).

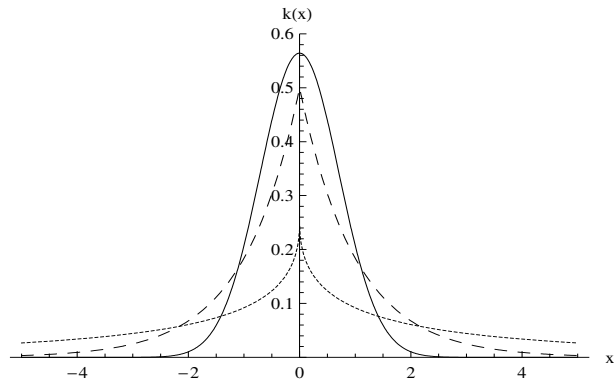


Figura 1.6: Núcleo de distribuição (1.4) para vários valores de c : (—) $c = 2$, (---) $c = 1$, (.....) $c = \frac{1}{2}$ e um valor fixo de $\alpha = 1$ (variância).

Geralmente os núcleos de distribuições se obtém ajustando curvas de distribuição aos dados experimentais por meio de quadrados mínimos. A informação sobre o padrão de dispersão de sementes esta representada principalmente na variância e curtose da curva de distribuição. Outra forma de obter núcleos de dispersão é ajustando a variância da distribuições com a variância dos dados experimentais (Lutscher, 2007). Uma mesma distribuição pode gerar velocidades de expansão diferentes se ela é ajustada por quadrados mínimos ou pela variância dos dados. A distribuição ajustada pela

variância representa melhor os eventos de dispersão a longa distância, enquanto que a ajustada por quadrados mínimos captura principalmente a dispersão de curta distância (Lutscher, 2007).

Considerando que o processo de dispersão de sementes é um processo de múltiplas escalas espaciais, uma combinação de núcleos de dispersão tem sido sugerida para representar o processo de dispersão local e DLD (Clark, 1998; Higgins et al., 2003). Este tipo de modelagem de núcleos de dispersão é chamado "*difusão estratificada*", e permite misturar núcleos dispersão que descrevem bem os dados empíricos de dispersão local e núcleos que representam a dispersão DLD (Shigesada et al., 1995; Nathan et al., 2002; Clark, 1998; Higgins et al., 2003). De forma geral pode-se representar o núcleo de dispersão $k(x)$, como uma mistura de n funções de densidade de probabilidade:

$$k(x) = p_1 f_1(x) + \cdots + p_n f_n(x), \quad (1.5)$$

onde p_i é a proporção de sementes que se dispersam de acordo à i -ésima função de densidade de probabilidade $f_i(x)$ (Higgins et al., 2003).

1.3.2 Modelos Teóricos

Para entender o processo de dispersão são necessários os modelos teóricos para explicar os padrões observáveis de dispersão. Eles predizem padrões de dispersão de sementes diretamente das características das plantas e dos vetores dispersantes. Apesar de serem complicados de desenvolver e parametrizar, eles têm a capacidade de prever as mudanças na densidade de sementes e a localização de deposição das sementes (Nathan e Muller-Landau, 2000).

Modelos mecanísticos têm sido desenvolvidos principalmente para a dispersão de plantas anemócoras (sementes dispersadas pelo vento). Eles predizem satisfatoriamente a dispersão local por vento, utilizando informação sobre condições do vento e características relevantes da planta como a fecundidade e altura da planta e propriedades aerodinâmicas das sementes (Levin et al., 2003; Okubo e Levin, 2001)

"*Plume Models*" é um conjunto relevante de modelos que têm sido utilizados para a modelagem da dispersão de sementes por vento (Levin et al., 2003). O "*Gaussian Plume Model*" tem sido empregado para descrever a dispersão de partículas leves tais como partículas poluentes no ar, esporos, pólen, etc. O modelo (1.6) descreve a distribuição horizontal e vertical de partículas sob a influência de difusão e advecção (velocidade do vento horizontal) (Okubo e Levin, 1989; Overcamp, 1976):

$$\rho(x, z) = \frac{N_0}{2\pi u \sigma_z} \left(e^{\frac{-(x-H)^2}{2\sigma_z^2}} + e^{\frac{-(x+H)^2}{2\sigma_z^2}} \right), \quad (1.6)$$

onde N_0 é o número de partículas liberadas, H é a altura de liberação das partículas, (x, z) são as componentes horizontal e vertical respectivamente, u é a velocidade do vento horizontal e σ_z^2 é dado por

$$\sigma_z^2 = \frac{2K_z x}{u},$$

onde K_z é o termo de difusão vertical. Utilizando o "*Gaussian Plume Model*" podemos prever a distribuição da densidade de partículas na superfície, calculando (1.6) em $z = 0$ e multiplicando pela velocidade de deposição das partículas (V) (Figura 1.7) (Okubo e Levin, 1989):

$$\rho(x) = \frac{N_0 V}{\pi u \sqrt{2K_z \frac{x}{u}}} e^{-\frac{H^2 \frac{x}{u}}{4K_z \frac{x}{u}}}. \quad (1.7)$$

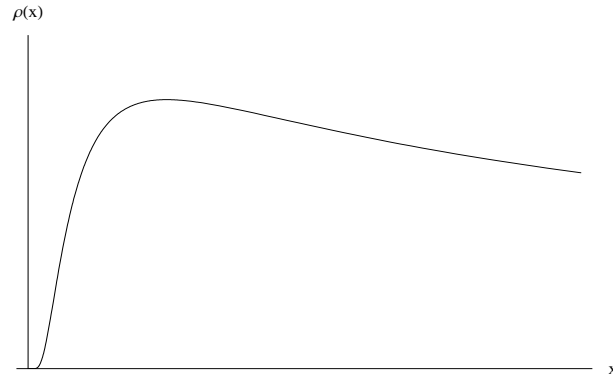


Figura 1.7: Distribuição da densidade de sementes sobre a superfície $\rho(x)$ segundo o "*Gaussian Plume Model*". Parâmetros utilizados: $H = 32m$, $V = 0.131$, $u = 0.049m/s$, $K_z = 1$, $N_0 = 10000$.

Para partículas pesadas, com velocidade terminal não trivial, existe uma modificação do *Gaussian Plume Model*. A modificação consiste em considerar o efeito da gravidade no modelo incorporando a velocidade terminal da partícula (V). Desta forma se substitui a altura fixa de liberação de sementes H pelo termo $(H - V \frac{x}{u})$, resultando o "*Tilted Gaussian Plume Model*" (Okubo e Levin, 1989)

$$\rho(x, z) = \frac{N_0}{\pi u \sqrt{2K_z \frac{x}{u}}} e^{-\frac{(z + H - V \frac{x}{u})^2}{4K_z \frac{x}{u}}}. \quad (1.8)$$

A distribuição de sementes sobre a superfície é obtida calculando (1.8) em $z = 0$ e multiplicando de novo pela velocidade de deposição das partículas que é a mesma velocidade terminal (Figura 1.8):

$$\rho(x) = \frac{N_0 V}{\pi u \sqrt{2K_z \frac{x}{u}}} e^{-\frac{(H - V \frac{x}{u})^2}{4K_z \frac{x}{u}}}. \quad (1.9)$$

Os modelos "*Gaussian Plume*" e "*Tilted Gaussian Plume*" com os parâmetros (u, V, K_z) constantes ou variáveis descrevem satisfatoriamente os padrões de dispersão local de sementes dispersadas por vento. É sugerido que a velocidade horizontal do vento, a velocidade terminal das sementes e

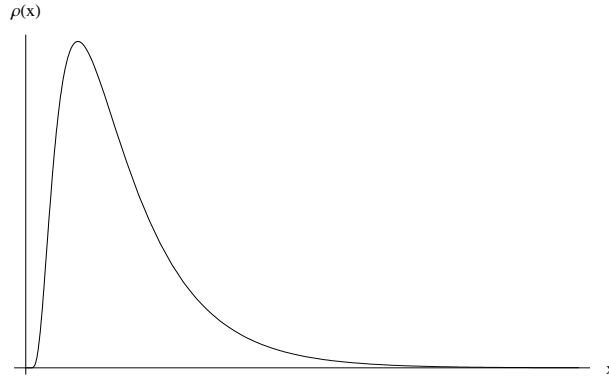


Figura 1.8: Distribuição da densidade de sementes sobre a superfície $\rho(x)$ segundo o "*Tilted Gaussian Plume Model*". Parâmetros utilizados: $H = 32m$, $u = 0.049m/s$, $W = 0.131m/s$, $K_z = 1$, $N_0 = 10000$.

a altura de liberação de sementes, são os fatores determinantes que descrevem o padrão local de dispersão de sementes por vento (Okubo e Levin, 1989), e que não é necessário aumentar a complexidade dos modelos para prever o padrão local de dispersão (Levin et al., 2003). Modelos teóricos para a descrição de dispersão DLD têm sido desenvolvidos utilizando uma abordagem *Euleriana* ou *Lagrangeana* da teoria de dinâmica de fluidos (Nathan et al., 2002; Levin et al., 2003). A descrição do padrão de dispersão DLD, depende da precisão dos detalhes do comportamento turbulento do vento. A inclusão destes detalhes fazem mais complexo os modelos, ficando assim mais difíceis de resolver analiticamente ou com um custo computacional alto.

Modelos que descrevem o padrão de dispersão de sementes por animais têm sido menos desenvolvidos. Em termos gerais, os modelos mecanísticos envolvem parâmetros que descrevem padrões de movimento e comportamento de alimentação dos animais e tempo de retenção da semente pelos animais dispersores (Levin et al., 2003).

Núcleos de dispersão podem ser obtidos, além dos dados experimentais, dos modelos teóricos. As curvas de distribuição resultantes de modelos teóricos de dispersão de sementes, podem ser utilizadas como núcleos de dispersão em modelos integrodiferença para a predição da velocidade de expansão de plantas (Neubert et al., 1995). Diferentes mecanismos de dispersão geram diferentes curvas de dispersão ou a mesma distribuição mas com diferente variância e curtose, variáveis importantes que influenciam velocidades de expansão (Lutscher, 2007).

Capítulo 2

Modelos Matemáticos para Invasões Biológicas

Uma das motivações principais para o estudo da dispersão é o entendimento e predição das taxas de expansão de organismos. As taxas de expansão têm sido de interesse em Ecologia e Biologia Evolutiva. Os trabalhos de Fisher (1937) e Skellam (1951), são as primeiras aplicações de modelos para prever a expansão de organismos (Murray, 1989). O modelo de reação-difusão foi a primeira abordagem para prever a dispersão de organismos:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + f(n), \quad (2.1)$$

onde $n(x, t)$ é a densidade do organismo, D é o coeficiente de difusão, e $f(n)$ é o termo de reação. O coeficiente de difusão é uma medida da média da distância quadrada que um indivíduo se dispersa por unidade de tempo. O termo de reação no contexto biológico, refere-se à dinâmica de crescimento populacional ou qualquer formulação de interação biológica (Okubo e Levin, 2001).

Fisher (1937) utilizou o modelo de reação-difusão (2.1) para prever a expansão de um alelo favorável. Utilizando o processo de difusão como modelo de dispersão, Fisher assumiu que os alelos seguem um movimento browniano. Como dinâmica de crescimento populacional, Fisher (1937) considerou um crescimento logístico ($f(n) = rn(1 - n)$), onde r é a taxa de crescimento intrínseco. Desta forma, Fisher obteve o modelo de difusão não linear

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + rn(1 - n). \quad (2.2)$$

No contexto ecológico, Skellam (1951) empregou também uma equação de reação-difusão para prever a taxa de expansão de espécies invasoras. Skellam (1951) considerou que nos casos em que a população é pequena, e em ausência de efeito Allee, o crescimento populacional é bem representado por uma dinâmica Malthusiana. Supondo que na frente da invasão a população é pequena, Skellam (1951) utilizou o crescimento Malthusiano como função de reação para obter um modelo de dispersão, que considerando-o numa dimensão é:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + rn. \quad (2.3)$$

A partir dos modelos de dispersão de Fisher e Skellam, surgiram novos modelos teóricos, para analisar a expansão de organismos sujeitos a diferentes dinâmicas de reprodução ou de interação intra e interespecífica. Dinâmicas de reprodução que involucram efeito Allee têm sido de interesse ultimamente (Taylor e Hastings, 2005; Wang et al., 2002; Lewis e Kareiva, 1993).

Os modelos de difusão com coeficiente de difusão (D) constante, assumem que os organismos se dispersam num ambiente homogêneo. A modelagem da dispersão de organismos em ambientes heterogêneos tem sido desenvolvida considerando um coeficiente de difusão variável no espaço ($D(x)$) (Shigesada et al. 1986). A heterogeneidade espacial pode influenciar não só a dispersão dos organismos, mas a sua reprodução. Neste caso pode-se utilizar uma função de crescimento dependente do espaço ($f(x, n)$) (ver ref. Hastings et al. (2005)).

O processo de difusão na equação (2.1), assume que os organismos seguem uma distribuição normal ou gaussiana de dispersão (Murray, 1989). Quando o padrão de dispersão dos organismos não é normal, é melhor modelar a dinâmica de dispersão por meio de equações íntegro-diferenciais (IDE) (Mollison, 1977) e equações íntegro-recursivas (IRE) (Kot et al., 1996). Os modelos IDE e IRE possuem características semelhantes aos modelos de reação e difusão, com a vantagem de serem mais flexíveis. Estes modelos incorporam de forma explícita núcleos de dispersão, os quais podem tomar diferentes tipos de distribuições. Isto permite modelar a dispersão de organismos que seguem um padrão diferente à distribuição normal. Os modelos íntegro-diferenciais (IDE) tomam a forma geral :

$$\frac{\partial n(x, t)}{\partial t} = \int_{\Omega} k(x, y) f(n(y, t)) dy, \quad (2.4)$$

onde $n(x, t)$ é a densidade populacional, $k(x, y)$ é o núcleo de dispersão, $f(n)$ é a função de crescimento populacional e Ω é o domínio espacial onde a população se dispersa.

Modelos íntegro-diferenciais têm sido empregados em epidemiologia na modelagem da expansão de doenças. A modelagem considera a dispersão dos indivíduos infectados (Medlock e Kot, 2003) ou a dispersão dos organismos que produzem a doença (vírus, bactérias, etc) (Mollison, 1977; Medlock e Kot, 2003). Considerando um crescimento populacional Malthusiano, obtemos o modelo íntegro-diferencial linear (IDE-linear):

$$\frac{\partial n(x, t)}{\partial t} = r \int_{\Omega} k(x, y) n(y, t) dy, \quad (2.5)$$

onde r é a taxa líquida de crescimento per capita. Por outro lado, se existir uma diminuição linear do crescimento per capita em função da densidade pontual ($n(x)$), obtemos o modelo de dispersão íntegro-diferencial com crescimento logístico:

$$\frac{\partial n(x, t)}{\partial t} = r \int_{\Omega} k(x, y) n(y, t) \left(1 - \frac{n(x, t)}{k} \right) dy, \quad (2.6)$$

onde k é a densidade máxima que o ambiente pode suportar (capacidade de suporte). Equações íntegro-recursivas (IRE) têm sido empregadas em Ecologia, para a modelagem da dispersão de organismos com fases bem definidas e separadas de reprodução (fase sedentária) e de dispersão (Clark, 1998; Kot, 1992; Kot et al., 1996; Veit e Lewis, 1996). As equações de íntegro-recursivas tomam a forma geral:

$$n_{t+1}(x) = \int_{\Omega} k(x, y) f(n_t(y)) dy, \quad (2.7)$$

onde $f(n_t(x))$ representa o crescimento populacional. As principais funções de crescimento utilizadas nos modelos íntegro-recursivas são : a) Malthusiana, b) logística e c) Beverton-Holt.

A maioria dos modelos IDE e IRE utilizados para a dispersão de organismos assumem um ambiente homogêneo, pois utilizam núcleos de dispersão que só dependem da distância relativa entre as localidades x e y .

2.1 Soluções Ondas Viajantes e Velocidade de Expansão

Em geral, os modelos determinísticos de dispersão possuem soluções ondas viajantes. Define-se como onda viajante, um tipo de onda, na qual a forma e a velocidade de propagação da onda não mudam com o tempo (Murray, 1989). Se $n(x, t)$ representa uma onda viajante que viaja com velocidade c na direção positiva de x , representamo-la matematicamente, da forma seguinte:

$$n(x, t) = n(x - ct) = n(z), \quad z = x - ct. \quad (2.8)$$

Se a onda viaja em sentido negativo de x , então escrevemos $n(x + ct)$. Se $x - ct$ é constante, implica que o sistema de coordenadas se movimenta com velocidade c . A variável dependente z é chamada usualmente, *variável de onda* (Murray, 1989). Se uma equação diferencial parcial (EDP) admite uma solução onda viajante, a substituição das variáveis (x, t) pela variável de onda z , reduz a EDP numa equação diferencial ordinária (EDO) na variável z e parâmetro c . Para ser fisicamente realista, a solução de onda viajante $n(z)$ deve ser limitada e não negativa (Murray, 1989). Geralmente resulta difícil obter uma solução analítica da EDO não linear. No entanto, pode-se recorrer a uma análise de fase entorno dos pontos de equilíbrio e obter condições sobre o parâmetro c (velocidade de onda), para ter uma solução onda viajante fisicamente realista.

As equações de reação-difusão podem admitir soluções onda viajante, dependendo do tipo de função de reação $f(u)$ (Murray, 1989). Para uma classe de funções que satisfazem

$$\begin{aligned}
f(0) &= f(1) = 0, \\
f(y) &> 0, \quad 0 < y < 1, \\
f'(0) &= r > 0, \\
f'(y) &< r, \quad 0 < y < 1.
\end{aligned} \tag{2.9}$$

Kolmogorov et al. (1937) mostraram que a equação de reação-difusão possui solução onda viajante com velocidades $c \geq 2\sqrt{f'(0)D}$ (Murray, 1989). A função de crescimento logístico $f(n) = rn(1-n)$ satisfaz as condições (2.9). Para o caso da equação de Fisher (2.2) temos $f'(0) = r$.

A velocidade de onda depende das condições iniciais (Murray, 1989). Kolmogorov et al. (1937) mostraram que se as condições iniciais satisfazem:

$$n(x, 0) = n_0(x) \geq 0, \quad n_0(x) = \begin{cases} 1 & \text{se } x \leq x_1 \\ 0 & \text{se } x \geq x_2, \end{cases} \tag{2.10}$$

onde $x_1 < x_2$ e $n_0(x)$ é contínua em (x_1, x_2) , então a solução da equação de Fisher (2.2) evolui a uma onda viajante $u(z)$ com velocidade assintótica mínima de expansão $c^* = 2\sqrt{rD}$ (Murray, 1989). Para condições iniciais diferentes de (2.10), a velocidade de expansão depende do comportamento de $n_0(x)$ quando $x \rightarrow \infty$ (Murray, 1989).

A equação de reação-difusão com crescimento Malthusiano (2.3) não apresenta solução onda viajante, pois a solução $u(z)$ não é limitada quando $z \rightarrow -\infty$ (se considerarmos que a onda viaja em sentido x -positivo). No entanto, para uma população inicial centrada na origem ($n(x, 0) = \delta(x)n_0$) e considerando que a população se espalha numa região infinita, a equação (2.3) possui solução analítica

$$n(x, t) = \frac{n_0}{2\sqrt{\pi Dt}} e^{\left(rt - \frac{x^2}{4Dt}\right)}. \tag{2.11}$$

A partir desta solução, pode-se obter uma velocidade assintótica de expansão para um frente de população de densidade constante ($n = n_f$). Resolvendo a equação (2.11) em relação a $\frac{x}{t}$ para uma densidade constante n_f obtemos (Okubo e Levin, 2001):

$$\frac{x}{t} = \pm \left[4rD - 2\frac{D}{t} \ln t - 4\frac{D}{t} \ln \left(2\sqrt{\pi Dt} \cdot \frac{n_0}{n_f} \right) \right]^{\frac{1}{2}}. \tag{2.12}$$

Assintoticamente, de (2.12) obtemos:

$$c_o = \frac{x}{t} = \pm 2\sqrt{rD}. \tag{2.13}$$

Apesar de que a equação (2.3) não admite solução onda viajante, existe uma *frente* de isodensidade, $n = n_f$, que viaja com o tempo (Figura 2.1). Definimos como *frente*, o ponto no qual a população toma um valor fixo. No caso da equação (2.11), a *frente* da população viaja com velocidade constante $c_o = 2\sqrt{rD}$. Esta velocidade também é atingida para outras condições iniciais diferentes à pontual, desde que, a amplitude da distribuição inicial caia rapidamente a zero quando $x \rightarrow \infty$ (Okubo e Levin, 2001), por exemplo a distribuição Gaussiana (Kendall 1948 em Mollison (1977)).

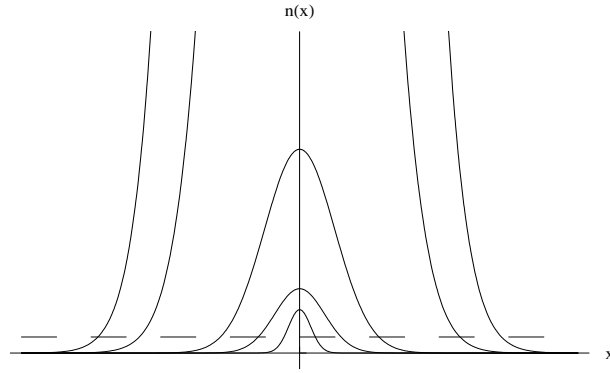


Figura 2.1: *Frente* da população com crescimento Malthusiano que viaja com velocidade constante.

Kendall (1948) mostrou que para o modelo (2.3), distribuições populacionais iniciais de tipo:

$$n(x, 0) = Ae^{-\theta x}, \quad A > 0, \quad \theta > 0, \quad (2.14)$$

podem gerar velocidades maiores que c_o dependendo do parâmetro θ (Mollison, 1977). Mollison (1977) sugeriu a seguinte análise para mostrar a dependência da velocidade sob o parâmetro θ . Ele considerou que a condição inicial (2.14) propaga-se como onda com velocidade constante (Figura 2.2)

$$n(x, t) = Ae^{-\theta(x-ct)}. \quad (2.15)$$

Substituindo (2.15) na equação (2.11), obtemos a *relação de dispersão*, que é uma equação que relaciona a velocidade de onda c e o parâmetro θ :

$$c\theta = r + D\theta^2. \quad (2.16)$$

Do gráfico da equação (2.16), pode-se observar que existe um mínimo para valores de $\theta > 0$ (Figura 2.3). Calculando o mínimo da função $c(\theta)$, obtemos a velocidade mínima $c^* = 2\sqrt{rD}$, que é atingida quando $\theta^* = \sqrt{\frac{r}{D}}$. Observamos que a velocidade mínima de expansão coincide com a velocidade assintótica (2.13).

A partir da relação de dispersão (2.16), Mollison (1977) baseado no trabalho de Kendall (1948), caracterizou a velocidade de expansão segundo o parâmetro θ , obtendo o seguinte resultado:

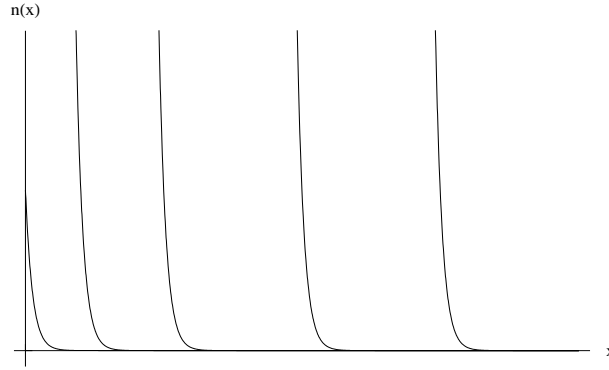


Figura 2.2: Condição inicial $n(x, 0) = Ae^{-\theta x}$, que se propaga como onda com velocidade constante.

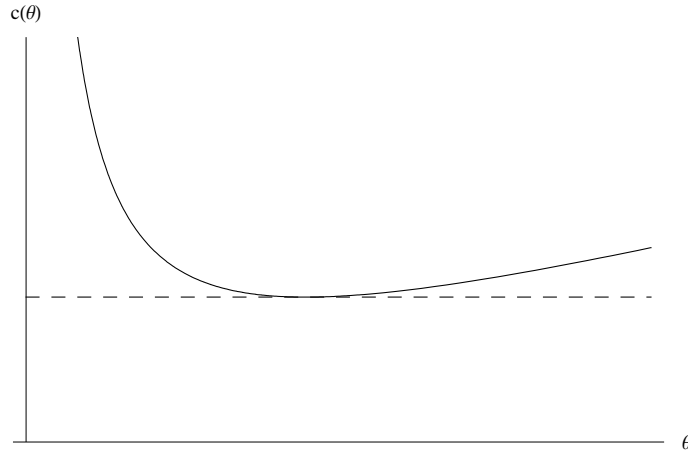


Figura 2.3: Gráfico da relação de dispersão $c(\theta) = \frac{r}{\theta} + D\theta$. Mostra-se o valor mínimo (c^*) da função que é atingido para um θ^* .

- Se a condição inicial é exponencialmente limitada por $Ae^{-\theta^*x}$

$$n_o(x) = Ae^{-\theta x} \leq Ae^{-\theta^*x} \implies \theta \geq \theta^*,$$

então a velocidade assintótica de expansão é dada por:

$$c_o = 2\sqrt{rD};$$

- Se a condição inicial não é exponencialmente acotada

$$n_0(x) = Ae^{-\theta x} > Ae^{-x} \implies \theta < \theta^*,$$

então a velocidade assintótica de expansão é dada por:

$$c = \frac{r}{\theta} + D\theta.$$

Para distribuições iniciais limitadas por $Ae^{-\theta^*x}$, a velocidade assintótica de expansão do modelo de difusão linear (2.3) coincide com a velocidade assintótica mínima do modelo não linear (2.2). Esta coincidência é razoável, se pensarmos que na frente de invasão a densidade é pequena ($n \approx 0$), portanto, na frente de invasão o crescimento logístico pode-se aproximar pelo Malthusiano. Seguindo este raciocínio, pode-se utilizar a aproximação linear em torno de $n = 0$, do modelo de Fisher (2.2) para obter a velocidade de expansão. A estimativa da velocidade assintótica do modelo não linear a partir do modelo linear, é considerada como a "*Conjectura linear*" (Mollison, 1977; Medlock e Kot, 2003). A "*Conjectura linear*" sugere que as equações diferenciais não lineares para a dispersão da população terão sempre a mesma velocidade que a sua aproximação linear (Medlock e Kot, 2003). A "*Conjectura linear*" é válida quando a função de crescimento populacional ($f(n)$) satisfaz (Mollison, 1977):

$$f(n) \leq f'(0)n, \quad \forall n \geq 0. \quad (2.17)$$

Isto implica que a taxa de reprodução per capita será sempre maior num ambiente virgem do que num ambiente ocupado (Kot et al., 1996). Para condições iniciais de tipo $Ae^{-\theta x}$, Mollison (1977) sugeriu a análise da relação de dispersão da aproximação linear do modelo de difusão, para determinar a velocidade assintótica do modelo de difusão não linear.

Os resultados dos modelos de Fisher (1937) e Skellam (1951) são semelhantes para o caso de duas dimensões, desde que os habitats sejam homogêneos. Se a difusão é isotrópica, então a população centrada na origem se espalha em frentes circulares com velocidades $c \geq \sqrt{rD}$ (Levin et al., 2003). Difusão não isotrópica gera padrões elípticos, com diferentes velocidades de expansão em direções diferentes.

As velocidades assintóticas de expansão obtidas através dos modelos (2.2 , 2.3) apresentam duas grandes implicações: a) a expansão é uma função linear do tempo $x = ct$, e b) a taxa de expansão pode ser obtida de parâmetros mensuráveis da biologia do organismo (r, D) (Hastings et al., 2005).

Os modelos de reação-difusão predizem satisfatoriamente a velocidade de expansão assintótica para alguns casos de invasão (ver ref. Hastings et al. (2005)). Para estes casos, existe uma relação linear entre a raiz quadrada da área da invasão e o tempo. Nos casos em que os modelos de difusão predizem satisfatoriamente a expansão de uma invasão, a velocidade obtida pelo modelo utilizando dados parametrizados, raramente é menor do que a velocidade de invasão estimada de forma empírica (Hastings et al., 2005).

Existem casos, em que a velocidade observável de invasão não corresponde à relação linear de expansão que prediz o modelo linearizado de difusão (Weber, 1998). Weber (1998) encontrou taxas exponenciais de expansão para alguns casos de invasão de plantas. Isto sugere que para estes casos, o padrão de dispersão dos organismos não é bem representado pelo processo de difusão. Uma alternativa para este problema é utilizar equações íntegro-diferenciais ou de "íntegro-diferença, que empregam núcleos de dispersão.

Semelhante aos modelos de difusão, as IDE e IRE também podem admitir soluções ondas viajantes, dependendo de: a) função de crescimento, b) núcleo de dispersão (Mollison, 1972, 1977; Kot et al., 1996). A velocidade assintótica de expansão obtida pelos modelos IDE e IRE, é sensível ao núcleo

de dispersão (Mollison, 1977; Kot et al., 1996; Clark, 1998). Diferentes núcleos de dispersão geram diferentes comportamentos dinâmicos de invasão. Por exemplo, núcleos de dispersão que possuem cauda pesada (exponencialmente não limitados) geram velocidades de expansão aceleradas, no entanto, núcleos de dispersão exponencialmente limitados geram velocidades assintóticas constantes (Mollison, 1972; Kot et al., 1996). A velocidade de expansão é influenciada pela curtose e variância da curva de distribuição que representa o núcleo de dispersão, pois elas resumem as informações sobre o padrão de dispersão de sementes (ver secção 1.2.1) (Lutscher, 2007). Por outro lado, o método utilizado para obter o núcleo de dispersão (seja por dados experimentais ou pela variância dos mesmos, ver secção 1.2.1) pode gerar diferentes velocidades de expansão (Lutscher, 2007). Uma mesma distribuição pode gerar velocidades de expansão diferentes se ela é ajustada por quadrados mínimos ou pela variância dos dados (Lutscher, 2007).

Diferentes dinâmicas de crescimento populacional geram comportamentos de invasão diferentes. Semelhante ao modelo de difusão linear, o modelo IDE ou IRE de dispersão com crescimento Malthusiano, (2.3), não possui solução onda viajante, mas existe uma *frente* de onda que viaja com o tempo.

A velocidade assintótica de expansão da IDE-linear ou da IRE-linear pode-se obter através da relação de dispersão (Mollison, 1977; Kot, 1992). Da mesma forma que os modelos de difusão, podemos considerar uma distribuição inicial de tipo $n_o(x) = Ae^{-\theta x}$, que se propaga como uma onda com velocidade constante c :

$$n(x, t) = Ae^{-\theta(x-ct)}, \quad \theta > 0. \quad (2.18)$$

Substituindo (2.18) na equação IDE linear (2.5), obtemos a relação de dispersão

$$c\theta = r \cdot m(\theta), \quad (2.19)$$

onde

$$m(\theta) = \int_{-\infty}^{\infty} k(u)e^{\theta u} du, \quad (2.20)$$

é a *Função Geradora de Momento* do núcleo de dispersão $k(u)$. A velocidade assintótica de expansão é dada em termos do *Função Geradora de Momento* e do parâmetro θ

$$c(\theta) = r \frac{m(\theta)}{\theta}. \quad (2.21)$$

Quando $m(\theta)$ converge para algum $\theta > 0$, implica que o núcleo de dispersão é exponencialmente limitado, logo a velocidade assintótica de expansão é finita e é dada por (2.21). Por outro lado, se o núcleo de dispersão não é exponencialmente limitado, diverge para todo $\theta > 0$, logo temos uma velocidade de expansão infinita ($c \rightarrow \infty$) para qualquer condição inicial $n_o(x) = Ae^{-\theta x}$, $\theta > 0$ (Mollison, 1977).

Mollison (1977) mostrou que se $m(\theta) < \infty$, então $c(\theta)$ possui um único mínimo que é atingido para algum $\theta^* > 0$:

$$c^* = \min_{\theta \geq 0} r \frac{m(\theta)}{\theta}. \quad (2.22)$$

Semelhante ao caso dos modelos de difusão, dada uma condição inicial de tipo $Ae^{-\theta x}$ pode-se caracterizar a velocidade de expansão segundo o parâmetro θ (Mollison, 1977):

- Se $n_o(x) \leq Ae^{-\theta^* x} \implies \theta > \theta^*$,
então a velocidade de onda converge para a velocidade mínima de expansão c^*
- Se $n_o(x) > Ae^{-\theta^* x} \implies \theta < \theta^*$,
então a velocidade é dada por (2.21).

Para o modelo íntegro-recursivo linear com crescimento malthusiano:

$$n_{t+1}(x) = r \int_{\Omega} k(x, y) n_t(y) dy, \quad (2.23)$$

podemos fazer a mesma análise considerando uma condição inicial:

$$n_0(x) = Ae^{-\theta x}, \quad (2.24)$$

para chegar à relação de dispersão (Kot, 1992):

$$c\theta = \ln[rm(\theta)]. \quad (2.25)$$

Se $r > 1$, então existe uma única velocidade assintótica mínima para algum $\theta^* > 0$:

$$c^* = \min_{\theta \geq 0} \left\{ \frac{1}{\theta} \ln[rm(\theta)] \right\}, \quad (2.26)$$

Analogamente aos modelos de difusão a *Conjectura Linear* também é aplicável para os modelos IDE e IRE de dispersão (Mollison, 1977; Kot et al., 1996). Portanto, a velocidade de expansão resultante do modelo IDE e IRE de dispersão não linear será a mesma que a velocidade resultante da sua aproximação linear desde que $f(n) \leq f'(0)n$. No caso em que a *Conjectura Linear* seja aplicável, a velocidade assintótica de expansão dos modelos IDE e IRE não lineares é dada por:

$$c(\theta) = f'(0) \frac{m(\theta)}{\theta} \quad \text{eq. íntegro-diferencial} \quad (2.27)$$

$$c(\theta) = \frac{1}{\theta} \ln[f'(0)m(\theta)] \quad \text{eq. íntegro-diferença} \quad (2.28)$$

2.2 Efeito Allee nos Modelos Matemáticos de Invasão

O efeito Allee tem sido incorporado em modelos de dispersão por difusão (Lewis e Kareiva, 1993; Wang e Kot, 2001) e de íntegro-diferenças (Veit e Lewis, 1996; Kot et al., 1996; ?). A função que representa o crescimento populacional com efeito Allee pode ser derivada de forma mecanística ou de forma heurística.

A característica geral do efeito Allee é a introdução de uma densidade crítica, abaixo da qual, a população não consegue se reproduzir satisfatoriamente. No entanto, existe a possibilidade de que o efeito Allee não seja tão forte para criar uma densidade crítica, mas suficiente para abaixar a taxa de crescimento populacional quando a densidade é pequena (efeito Allee fraco). Dinâmicas de crescimento populacionais com efeito Allee possuem taxas reprodutivas per capita menores para densidades pequenas, que as dinâmicas clássicas.

O efeito Allee diminui a velocidade de expansão dos modelos mecanísticos de dispersão (Taylor e Hastings, 2005). De forma geral, a velocidade de expansão de um modelo de dispersão com efeito Allee, não pode ser obtida através da sua aproximação linear. Em outras palavras, a *Conjectura Linear* não é aplicável para estes modelos. Isto pode-se observar ao analisar uma função geral de crescimento populacional com efeito Allee, onde a condição $f(n) \leq f'(0)n$ não é satisfeita (Figura 2.4).

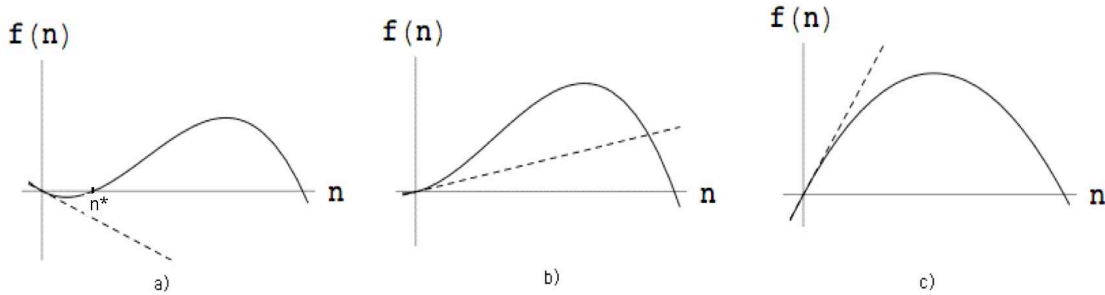


Figura 2.4: Função da taxa de crescimento populacional: a) Efeito Allee Forte, b) Efeito Allee Fraco, c) Sem Efeito Allee. ($f'(0)n$ — —; $f(n)$ —). Pode-se observar que $f'(0)n \leq f(n)$ quando existe Efeito Allee, e $f(n) \leq f'(0)n$ quando não existe Efeito Allee. Também pode-se observar a existência da densidade crítica n^* com $f(n) \leq 0$ para $n \in [0, n^*]$, e $f(n) \geq 0$ para $n \in [n^*, k]$, onde k é a capacidade de suporte do ambiente.

No entanto para alguns casos em que o efeito Allee é suficientemente fraco, a velocidade é dada pela aproximação linear do modelo (Wang e Kot, 2001).

Lewis e Kareiva (1993) modelaram a dispersão de um organismo sujeito a efeito Allee, utilizando um modelo de reação-difusão e utilizaram uma função heurística de crescimento logístico com efeito Allee:

$$f(n) = rn(1 - n)(n - a), \quad (2.29)$$

onde a capacidade de suporte da dinâmica de crescimento é 1, e a representa a densidade crítica. Para o caso em que $0 < a < 1$, Lewis e Kareiva (1993) obtiveram a velocidade de expansão:

$c = \sqrt{2rD}(\frac{1}{2} - a)$. A velocidade é obtida através da análise de plano de fase do sistema de EDOs não linear resultante da substituição das variáveis (x, t) da EDP, pela variável de onda ($z = x - ct$). Da velocidade resultante, conclui-se que para a invasão ocorrer, a densidade crítica deve ser menor que a metade do valor da capacidade de suporte. A velocidade obtida é menor que a velocidade resultante da aproximação linear em torno de $n = 0$ do modelo ($c = \sqrt{raD}$).

Outra abordagem para modelar a dinâmica de invasão com efeito Allee, é utilizar uma aproximação linear por partes da dinâmica de crescimento com efeito Allee. Wang e Kot (2001) empregaram o modelo de difusão com a seguinte aproximação linear da função de crescimento:

$$f(n) = \begin{cases} bn, & 0 \leq n \leq \frac{1}{2} \\ 1 - n, & \frac{1}{2} < n < 1, \end{cases} \quad (2.30)$$

onde $b < 1$. Pode-se observar que se $b < 0$, a dinâmica de crescimento apresenta um efeito Allee forte, por outro lado, se $0 < b < 1$, o efeito Allee é fraco. Wang e Kot (2001), mostraram que para um efeito Allee suficientemente fraco ($\frac{1}{3} \leq b < 1$), a velocidade mínima de expansão é dada pela aproximação linear do modelo ($c = 2\sqrt{b}$). Para os outros valores de b , a velocidade de expansão é dada por $c = \frac{1+b}{\sqrt{2(1-b)}}$.

Kot et al. (1996) utilizaram também a idéia de aproximação por partes, para modelar a dispersão por meio do modelo íntegro-recursivo (2.6). Kot et al. (1996) consideraram um efeito Allee forte, e introduziram uma densidade crítica n_c , abaixo da qual, a população não consegue se reproduzir e consideraram a seguinte aproximação constante da função de crescimento com efeito Allee:

$$f(n_t) = \begin{cases} 0, & n_t > n_c \\ K, & n_t \leq n_c, \end{cases} \quad (2.31)$$

onde K representa a densidade de capacidade de suporte do ambiente. Suponhamos que uma região (unidimensional) muito grande (semi-infinita) à esquerda de um ponto x_t ($(-\infty, x_t]$) já foi colonizada, e que a partir deste ponto x_t , a densidade é menor que a densidade crítica (n_c), utilizando a função de crescimento (2.31), o modelo IRE de dispersão (2.7) simplifica-se a (Kot et al., 1996):

$$n_{t+1}(x) = K \int_{-\infty}^{x_t} k(x, y) dy = KF(x - x_t), \quad (2.32)$$

onde $F(x)$ é a função de distribuição acumulativa:

$$F(x) = \int_{-\infty}^x k(z) dz. \quad (2.33)$$

A partir da equação (2.32), Kot et al. (1996) obtiveram a expansão da *frente* de população (n_c) por geração, $x_{t+1} - x_t$:

$$F(x_{t+1} - x_t) = \frac{n_c}{K}. \quad (2.34)$$

Para um núcleo de dispersão simétrico e exponencialmente limitado, a expansão da população ocorre se a densidade crítica n_c é menor que a metade da capacidade de suporte do ambiente (K) (Kot et al., 1996).

Wang et al. (2002) estenderam os resultados de Kot et al. (1996) para modelos de íntegro-recursivo, considerando diferentes graus de efeito Allee (fraco e forte). (Wang et al., 2002) utilizaram a seguinte aproximação linear como função de crescimento com efeito Allee:

$$f(n_t) = \begin{cases} \lambda n_t, & n_t \leq n_c \\ 1, & n_t > n_c, \end{cases} \quad (2.35)$$

onde

$$0 \leq \lambda \leq \frac{1}{n_c}, \quad 0 < n_c < 1.$$

A função (2.35) apresenta um efeito Allee forte se $0 \leq \lambda < 1$, e efeito fraco se $1 < \lambda < \frac{1}{n_c}$. Para a estimativa da velocidade de expansão Wang et al. (2002) procuraram soluções ondas viajantes. Supondo uma onda que viaja em sentido x -positivo, e que a densidade crítica n_c é atingida em $x = 0$ e tempo t , a solução onda viajante toma a forma

$$n_t(x - c) = \lambda \int_0^\infty k(x - y)n_t(y)dy + G(x), \quad (2.36)$$

$$n(0) = n_c, \quad (2.37)$$

onde

$$G(x) = 1 - \int_{-\infty}^x k(z)dz. \quad (2.38)$$

Para o caso em que $\lambda = 0$, o sistema (2.36) se reduz a

$$n_t(x - c) = G(x), \quad (2.39)$$

$$n_t(x) = G(x + c), \quad (2.40)$$

$$G(c) = n_c. \quad (2.41)$$

Daqui obtemos a equação para a velocidade de expansão (Wang et al., 2002):

$$c = G^{-1}(n_c). \quad (2.42)$$

Para o caso em que $\lambda \neq 0$, Wang et al. (2002) recorrem à análise numérica para obter a velocidade de expansão do modelo.

Nos modelos íntegro-recursivos, o impacto do efeito Allee sobre a taxa de expansão, depende também do núcleo de dispersão (Kot et al., 1996; Wang et al., 2002). Alguns núcleos de dispersão com cauda pesada que geram velocidades aceleradas, tornam-se constantes ao incorporar o efeito Allee no modelo. Outros núcleos de dispersão não limitados, geram inicialmente velocidades aceleradas, até atingir uma velocidade constante (Taylor e Hastings, 2005). Ambos efeitos, fraco e forte, produzem este resultado (Wang et al., 2002).

Existem outros trabalhos em que a função de crescimento com efeito Allee é derivada de forma mecanística (Veit e Lewis, 1996). A maioria destes modelos de dispersão são analisados de forma numérica, pois a complexidade do modelo limita a análise analítica. São poucos os trabalhos sobre a dinâmica de dispersão com efeito Allee, que empregam funções de crescimento derivadas de forma mecanística (ver ref. Taylor e Hastings (2005)). Veit e Lewis (1996) modelaram a dinâmica de dispersão de pássaros sujeitos a efeito Allee. Eles utilizaram um modelo IRE e empregaram uma função de crescimento de tipo Beverton-Holt, incorporando a probabilidade de emparelhamento entre indivíduos reprodutivos. A probabilidade de emparelhamento foi deduzida considerando a lei da ação de massas. A velocidade de expansão foi obtida através de análise numérica. Os resultados se aproximaram aos dados experimentais sobre a propagação dos pássaros.

Capítulo 3

Modelo de reprodução e dispersão de uma planta invasora

Fatores que influenciam a produção de sementes podem afetar de forma considerável a velocidade de expansão da população de plantas invasoras. Uma redução na taxa de produção de sementes pode acontecer por limitação de pólen, pois diminui a taxa de fertilização das plantas. Existem estudos que têm demonstrado limitação de pólen em plantas polinizadas por animais, sendo a densidade de plantas o principal fator na disponibilidade de pólen (Groom, 1998) (ref em Davis et al. (2004)).

Considera-se que a disponibilidade de pólen não limita a reprodução em plantas anemófilas (polinizadas por vento), posto que o pólen de plantas anemófilas é abundante e se dispersa longas distâncias. No entanto, existem estudos que evidenciam a limitação de pólen em plantas polinizadas por vento (Koenig e Ashley, 2003; Davis et al., 2004). A dispersão de pólen pelo vento segue uma distribuição leptocúrtica desde a fonte, portanto a proporção de óvulos fertilizados e a produção de sementes diminui rapidamente com a distância da fonte de pólen. Fortes correntes de vento e turbulência podem carregar o pólen longas distâncias, mas a proporção do pólen que se dispersa longas distâncias é pequena. A dispersão do pólen a longa distância é importante no caso de fluxo genético, mas para fins de taxa de reprodução, são mais relevantes os fatores que determinam a polinização local (p.e.: abundância local de plantas). A importância da densidade de plantas em determinar a disponibilidade local de pólen está sendo reconhecida atualmente em plantas polinizadas por vento (Koenig e Ashley, 2003; Davis et al., 2004). A relação positiva entre a densidade de plantas (que implica disponibilidade de pólen) e o êxito reprodutivo das plantas pode ser um mecanismo causador do efeito Allee.

O efeito Allee pode acontecer no processo de invasão de plantas, quando a população na frente da invasão é pequena e isolada, portanto suscetível de experimentar limitação de pólen (Davis et al., 2004). O efeito Allee pode reduzir a velocidade de expansão da espécie invasora, e a magnitude do efeito depende da suscetibilidade das plantas à limitação de pólen. O efeito Allee pode ser uma explicação para as fases de letargia "*lag phases*" observáveis em alguns casos de invasão (Parker, 2004). A fase de letargia "*lag phase*" corresponde a um período em que a população demora em atingir uma densidade crítica; a partir dela a população consegue se reproduzir exponencialmente

e expandir-se.

Modelos matemáticos contribuem para o entendimento das taxas de expansão de espécies invasoras. Os modelos predizem taxas de invasão a partir de parâmetros biológicos que caracterizam os aspectos reprodutivos e de dispersão dos organismos.

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

Considerando que o efeito Allee é consequência da limitação de pólen, a formulação do modelo de crescimento populacional local, incorpora a probabilidade de encontro pólen-óvulo segundo a densidade de plantas. O processo de dispersão será modelado utilizando equações íntegro-recursivas que incorporam núcleos de dispersão.

Através da análise do modelo procuramos determinar como os parâmetros reprodutivos, a probabilidade de encontro pólen-óvulo e a dinâmica de dispersão da planta influenciam a velocidade de expansão.

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

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

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

onde μ é a proporção de mortes de plantas durante uma geração, e β é a proporção de sementes que germinam e se estabelecem como plântulas. Supondo que cada planta reprodutiva produz em média f óvulos por época reprodutiva, definimos a taxa de fecundação per capita como o número de óvulos fecundados por planta por geração:

$$f \cdot \lambda, \quad (3.2)$$

onde λ é a probabilidade de fertilização de um óvulo, uma vez que o pólen e o estigma da flor se encontrarem. Considerando que um óvulo fecundado equivale a uma semente produzida, escrevemos a produção total de sementes em uma geração como:

$$s_t = (f\lambda)n_t. \quad (3.3)$$

A produção de sementes per capita nem sempre é constante. As vezes, depende da densidade populacional, como pode ser no caso do efeito Allee causado pela limitação de pólen. A probabilidade de um óvulo ser fecundado, está correlacionado positivamente com a abundância local de pólen, e a abundância de pólen está correlacionada positivamente com a densidade de plantas doadoras de pólen (Groom, 1998; Davis et al., 2004). Levando isto em consideração, modelamos a produção de sementes per capita de forma que seja dependente da densidade de plantas. Para isto, multiplicamos a taxa de fecundação ($f\lambda$) por uma função de probabilidade de encontro pólen-estigma ($P(n_t)$):

$$\frac{1}{n_t} s_t(n_t) = (f\lambda)P(n_t). \quad (3.4)$$

Utilizamos a forma funcional $P(n_t, \theta) = \left(\frac{n_t}{\theta + n_t} \right)$ para descrever a probabilidade de encontros entre pólen e estigma. Esta forma funcional foi introduzida por Dennis (1989), para descrever a probabilidade de encontros entre espécies sexuadas em função da densidade populacional. O parâmetro θ é referido como o parâmetro de efeito Allee, e representa a densidade populacional, na qual um indivíduo tem probabilidade $\frac{1}{2}$ de se acasalar. Em nosso caso, o parâmetro θ representa a densidade na qual uma planta consegue fertilizar $\frac{\lambda}{2}$ do seus óvulos.

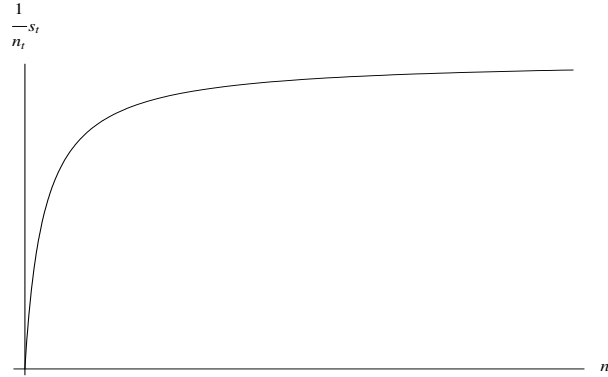


Figura 3.1: Função da taxa de reprodução de sementes per capita considerando a probabilidade de encontro pólen - estigma.

A Figura 3.1 mostra uma relação positiva entre a produção de sementes per capita com a densidade, quando incorporamos a probabilidade de encontros pólen-estigma através da função $P(n_t, \theta)$. Introduzindo a probabilidade de encontros pólen-estigma na produção de sementes, modelamos a densidade de indivíduos no tempo $t + 1$ da forma seguinte:

$$n_{t+1} = n_t - \mu n_t + \beta f \lambda \left(\frac{n_t}{\theta + n_t} \right) n_t. \quad (3.5)$$

A equação (3.5) não apresenta saturação da população para densidades grandes. Uma maneira simples de modelar a saturação da população, é considerar que a probabilidade de uma semente chegar a planta reprodutiva diminua linearmente com a densidade de plantas:

$$\gamma(n_t) = 1 - \frac{n_t}{k}, \quad (3.6)$$

onde k é a densidade de plantas, em que a probabilidade de uma semente chegar a planta reprodutiva é nula. Introduzindo este fator $\gamma(n_t)$ no modelo de crescimento obtemos:

$$n_{t+1} = n_t - \mu n_t + \underbrace{\beta f \lambda \left(\frac{n_t}{\theta + n_t} \right)}_{s_t} n_t \left(1 - \frac{n_t}{k} \right). \quad (3.7)$$

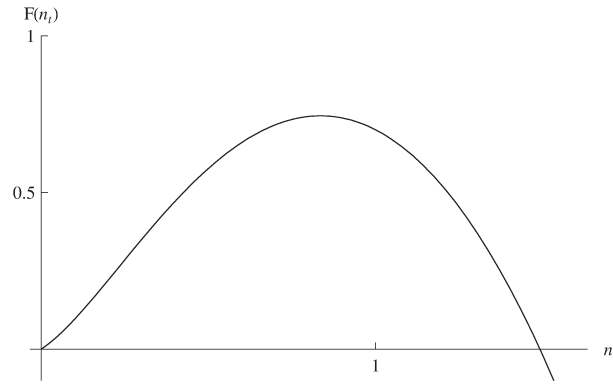


Figura 3.2: Função de crescimento populacional $F(n_t)$. Valores dos parâmetros: $r = 2; \mu = 0,3; \theta = 0,6; k = 1$.

A equação (3.7) representa o modelo geral de crescimento populacional considerando o efeito Allee por limitação de pólen, e saturação da população (Figura 3.2). De forma geral podemos representar o modelo (3.7) por:

$$n_{t+1} = F(n_t) = n_t f(n_t), \quad (3.8)$$

onde

$$f(n_t) = 1 - \mu + \beta s_t \left(1 - \frac{n_t}{k} \right), \quad (3.9)$$

é o crescimento populacional per capita. Na Figura 3.1 mostra-se o esquema gráfico da dinâmica de reprodução.

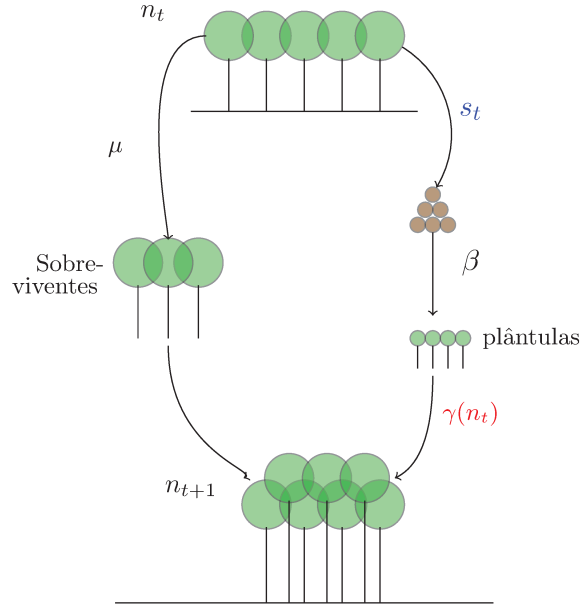


Figura 3.3: Esquema gráfico da dinâmica de crescimento populacional.

3.2 Modelo espacial: processo de dispersão

O modelo de crescimento populacional local divide a população em duas subpopulações: a) as plantas reprodutivas e b) as sementes. As sementes são a parte da população que se dispersa. Assumindo uma dispersão direcionada, modelamos o processo de dispersão em apenas uma direção. Considerando uma região unidimensional Ω , definimos $n_t(x)$ como a densidade de plantas reprodutivas num ponto $x \in \Omega$, e $\hat{s}_t(x)$ como a densidade de sementes em $x \in \Omega$ após o processo de dispersão. O termo $\hat{s}_t(x)$ inclui todas as sementes produzidas pelas plantas em Ω que se dispersam e chegam a x . Desta forma a densidade de plantas em x no tempo $t + 1$ é:

$$n_{t+1}(x) = n_t(x) - \mu n_t(x) + \beta \hat{s}_t(x) \cdot \left(1 - \frac{n_t(x)}{k}\right). \quad (3.10)$$

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

$$\hat{s}_t(x) = \int_{\Omega} k(x, y) \cdot s_t(y) dy. \quad (3.11)$$

O núcleo de dispersão é uma função de densidade de probabilidade, portanto satisfaz:

$$k(x, y) \geq 0, \quad \forall x, y \in \Omega, \quad (3.12)$$

$$\int_{\Omega} k(x, y) dy = 1, \quad \forall x \in \Omega. \quad (3.13)$$

A proporção de sementes que chega em x desde um intervalo $[a, b] \in \Omega$ é $\int_a^b k(x, y) dy$. Assumindo que a planta se dispersa num habitat homogêneo, consideramos um núcleo de dispersão simétrico que depende só da distância relativa $k(x, y) = k(x - y)$. Incorporando o processo de dispersão no modelo de crescimento, a densidade de plantas em x no tempo $t + 1$ é:

$$n_{t+1}(x) = n_t(x) - \mu n_t + \left(\beta \int_{\Omega} k(x, y) \cdot s_t(y) dy \right) \left(1 - \frac{n_t(x)}{k} \right). \quad (3.14)$$

A forma da função $k(x, y)$ representa o efeito do meio de transporte que as plantas utilizam para dispersar suas sementes, e tem repercussão na velocidade de expansão da população. Para a modelagem da dispersão da planta, usamos um núcleo misto que representa a dispersão local e dispersão a longa distância. Consideramos que a maior parte das sementes se dispersa localmente com uma distribuição Gaussiana, e uma pequena fração das sementes se dispersa a longa distância segundo uma distribuição com cauda pesada. Usamos a forma funcional (3.15) que representa uma família de núcleos de dispersão:

$$k(z) = \frac{c}{2\alpha\Gamma(\frac{1}{c})} e^{-|\frac{z}{\alpha}|^c}, \quad (3.15)$$

onde α e c são parâmetros que representam a distância (variância) e a forma da curva, respectivamente, e $\Gamma()$ é a função gamma. Utilizamos esta forma funcional com $c = 2$ para representar a distribuição Gaussiana ($k_1(z)$), e com um $c = \frac{1}{2}$ para representar um núcleo ($k_2(z)$) de dispersão a longa distância (Figura 3.4). A combinação das duas distribuições formam nosso núcleo de dispersão:

$$\hat{k}(x - y) = (1 - p)k_1(x - y) + pk_2(x - y), \quad (3.16)$$

onde p representa a fração das sementes que se dispersam segundo o núcleo $k_2(x - y)$, ou seja, as que se dispersam longa distância.

O modelo de dispersão geral fica da forma:

$$n_{t+1}(x) = (1 - \mu)n_t(x) + \hat{s}_t(x) \left(1 - \frac{n_t(x)}{k} \right), \quad (3.17)$$

onde $\hat{s}_t(x)$ é dado por

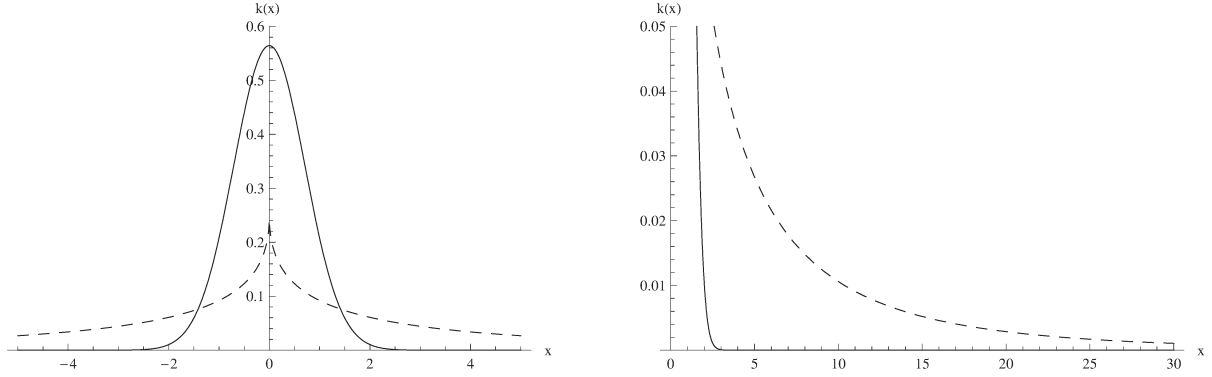


Figura 3.4: Núcleos de dispersão usados para modelar o processo de dispersão. (—) $c = 2$, corresponde a um núcleo Gaussiano; (- - -) $c = \frac{1}{2}$, corresponde a um núcleo com cauda pesada. Ambos núcleos apresentam uma variância igual a um ($\alpha = 1$).

$$\hat{s}_t(x) = (1 - p) \int_{\Omega} k_1(x - y) s_t(y) dy + p \int_{\Omega} k_2(x - y) s_t(y) dy, \quad (3.18)$$

onde $k_1(x - y)$ é o núcleo de dispersão Gaussiano, $k_2(x - y)$ o núcleo de dispersão com cauda pesada respectivamente e s_t é dado por

$$s_t(y) = f\lambda \left(\frac{n_t(y)}{\theta + n_t(y)} \right) n_t(y) dy. \quad (3.19)$$

que é a distribuição espacial das sementes antes da dispersão.

Capítulo 4

Dinâmica do modelo de crescimento populacional com Efeito Allee

Neste capítulo analisamos a dinâmica de crescimento populacional com efeito Allee, através dos pontos de equilíbrio do modelo e as suas estabilidades, e o comparamos com a dinâmica do modelo padrão (modelo sem efeito Allee). Para a análise adimensionalizamos o modelo (??), introduzindo as novas variáveis adimensionais:

$$N_t = \frac{n_t}{k}, \quad S_t = \frac{s_t}{k},$$

que representa a densidade populacional de plantas relativa à densidade k . Definimos S_t como a quantidade de sementes produzidas de acordo à densidade relativa N_t . Introduzimos também os parâmetros adimensionais:

$$\sigma = \frac{\theta}{k}, \quad r = \beta f \lambda, \quad \mu,$$

onde σ representa a densidade de plantas relativa à densidade k , na qual uma planta tem probabilidade $\frac{\lambda}{2}$ de fertilizar um do seus óvulos. O parâmetro r representa a proporção de óvulos que chegam até o estado de plânula, quando não existe limitação de pólen. O parâmetro μ continua sendo a proporção de plantas reprodutivas que morrem numa geração. Assim, o modelo adimensional fica da forma:

$$N_{t+1} = N_t \left[1 - \mu + r \left(\frac{N_t}{\sigma + N_t} \right) (1 - N_t) \right]. \quad (4.1)$$

O modelo de crescimento populacional pode ser escrito de forma geral como

$$N_{t+1} = F(N_t) = N_t f(N_t), \quad (4.2)$$

onde $f(N_t)$ é o crescimento per capita. Os pontos de equilíbrio (N^*) do modelo populacional, satisfazem a equação

$$N^* = F(N^*) = N^* f(N^*) \quad \Rightarrow \quad \begin{cases} N^* = 0 & \text{Ponto Trivial} \\ f(N^*) = 1 & \text{Pontos não triviais.} \end{cases} \quad (4.3)$$

A estabilidade de um ponto de equilíbrio (N^*), é determinada através do valor da derivada da função de crescimento calculada no ponto de equilíbrio (Hallam, 1992)

$$\left. \frac{dF(N)}{dN} \right|_{N^*} = f(N^*) + N^* f'(N^*). \quad (4.4)$$

A estabilidade é especificada na Figura 4 (Hallam, 1992):

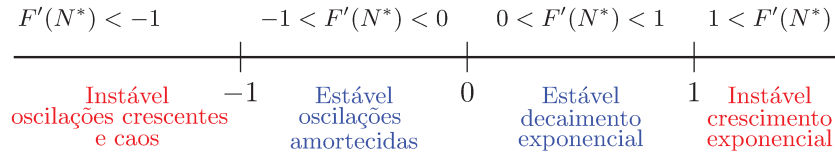


Figura 4.1: Critério para a estabilidade do Ponto de Equilíbrio.

No caso em que as soluções apresentem um comportamento oscilatório ($F'(N^*) < -1$), o período e amplitude das oscilações dependem da magnitude do valor de $F'(N^*)$. Quanto menor o valor, maior é o período e amplitude das oscilações.

Nos modelos discretos de crescimento populacional, as soluções podem apresentar comportamento oscilatório e caótico, dependendo da função que descreve o crescimento per capita da população ($f(N_t)$) e dos valores dos parâmetros utilizados. Conforme mudam os valores dos parâmetros, as soluções dos modelos discretos podem passar de estado estável a estado caóticos, passando por estados oscilatórios estáveis intermédios de diferentes períodos (2-cíclicos, 4- cíclicos, ..., 2^n -cíclicos).

Neste capítulo caracterizamos os pontos de equilíbrio do modelo, e a suas estabilidades segundo os parâmetros reprodutivos e o parâmetro do efeito Allee, e comparamos o modelo com efeito Allee com o modelo padrão (sem efeito Allee).

4.1 Dinâmica de crescimento populacional padrão

O modelo padrão é obtido quando o parâmetro do efeito Allee é igual a zero ($\sigma = 0$), e descreve um crescimento populacional denso-dependente, devido à competição intra-específica. Podemos escrever o modelo padrão da forma seguinte:

$$N_{t+1} = \bar{F}(N_t) = N_t \bar{f}(N_t), \quad (4.5)$$

com

$$\bar{f}(N_t) = 1 - \mu + r(1 - N_t), \quad (4.6)$$

onde $\bar{f}(N_t)$ é o crescimento per capita e descreve uma diminuição linear do crescimento com o aumento da densidade. O máximo crescimento per capita da população ocorre quando a densidade é pequena (Figura 4.2).

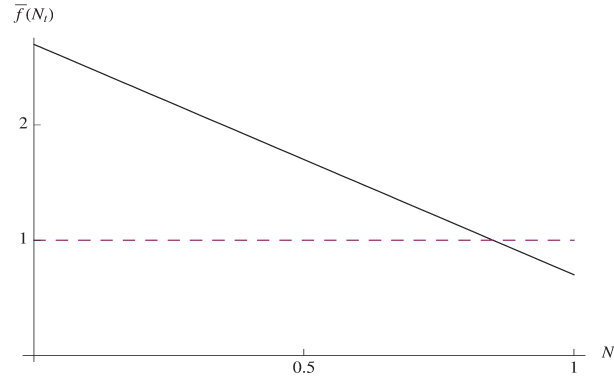


Figura 4.2: Crescimento per capita do modelo padrão (sem efeito Allee) para valores dos parâmetros: $r = 4$ e $\mu = 0,3$.

O ponto de equilíbrio trivial $\bar{N}_o = 0$ existe para o modelo padrão. Os pontos de equilíbrio não triviais satisfazem a equação $\bar{f}(N^*) = 1$:

$$-\mu + r(1 - N_t) = 0 \quad \implies \quad N^* = 1 - \gamma, \quad (4.7)$$

onde $\gamma = \frac{\mu}{r}$. Se $\gamma > 1$, então $\bar{N}^* < 0$, o que não faz sentido biológico, logo temos $r \geq \mu$. No caso em que $r = \mu$, temos que $\bar{N}^* = 0$, e o modelo apresenta apenas o ponto de equilíbrio trivial. Considerando $r > \mu$, temos os seguintes pontos de equilíbrio do modelo padrão:

$$\bar{N}_o = 0, \quad (4.8)$$

$$\bar{N}_k = 1 - \gamma \quad \gamma < 1. \quad (4.9)$$

O ponto de equilíbrio $\bar{N}_k$ representa a densidade de capacidade de suporte. Substituindo os pontos de equilíbrio na derivada da função de crescimento $\bar{F}'(N_t)$ determinamos a estabilidade dos pontos segundo o critério de estabilidade (Figura 4). Derivando $\bar{F}(N_t)$ temos

$$\bar{F}'(N_t) = \bar{f}(N_t) + N_t \bar{f}'(N_t), \quad (4.10)$$

com

$$\bar{f}(N_t) = 1 - \mu + r(1 - N_t) \quad \text{e} \quad \bar{f}'(N_t) = -r. \quad (4.11)$$

Substituindo o valor de $\bar{N}_o = 0$ em (4.10) obtemos

$$\bar{F}'(0) = 1 - \mu + r. \quad (4.12)$$

O ponto trivial é sempre instável para $r > \mu$. Analisando o ponto de equilíbrio não trivial, substituímos $\bar{N}_k$ em (4.10) obtendo

$$\bar{F}'(\bar{N}_k) = 1 + \mu - r. \quad (4.13)$$

O ponto de equilíbrio é estável se $-1 < \bar{F}'(\bar{N}_k) < 1$, portanto, $\bar{N}_k$ é estável se

$$\mu < r < 2 + \mu. \quad (4.14)$$

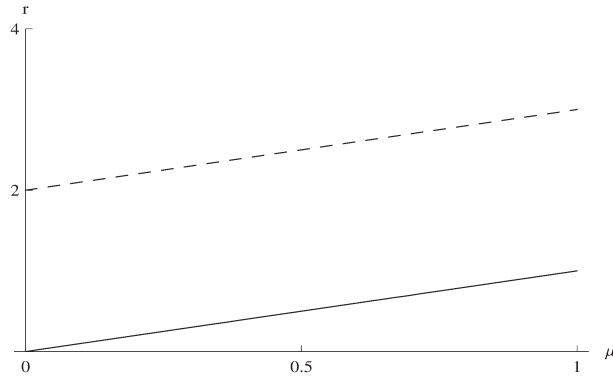


Figura 4.3: Gráfico das funções (—) $r = \mu$ e (- - -) $r = 2 + \mu$.

Na Figura 4.3, a região entre as curvas $r = \mu$ e $r = 2 + \mu$ corresponde aos valores de r e μ para os quais o ponto de equilíbrio não trivial é estável. Para valores de r e μ acima da curva $r = 2 + \mu$ geram um ponto de equilíbrio instável com oscilações crescentes, e por baixo da curva $r = \mu$ o ponto de equilíbrio $\bar{N}_k$ não existe.

4.2 Dinâmica de crescimento populacional com efeito Allee

O modelo de crescimento com efeito Allee, descreve um crescimento denso-dependente resultante da interação de dois mecanismos: a) efeito Allee devido à limitação de pólen e b) competição intra-específica por recursos. O modelo apresenta o parâmetro σ representa a intensidade do efeito Allee. Escrevemos o modelo de crescimento com efeito Allee da seguinte forma

$$N_{t+1} = N_t f(N_t), \quad (4.15)$$

com $f(N_t)$ dada por

$$f(N_t) = 1 - \mu + r \left(\frac{N_t}{\sigma + N_t} \right) (1 - N_t). \quad (4.16)$$

A Figura 4.4 mostra o crescimento per capita do modelo com efeito Allee. Sob a influência do efeito Allee, observamos que dependendo dos parâmetros reprodutivos e do efeito Allee, existe uma densidade crítica, abaixo da qual, a população experimenta um crescimento populacional insuficiente para a sua sobrevivência ($f(N_t) < 1$). Para densidades maiores do que a densidade crítica, o crescimento per capita aumenta com a densidade até chegar a uma densidade onde a população experimenta a sua máxima taxa de crescimento. Após esta densidade, a competição intra-específica começa ter influência sobre o crescimento populacional, resultando em uma diminuição do crescimento per capita com o aumento da densidade (Figura 4.4)

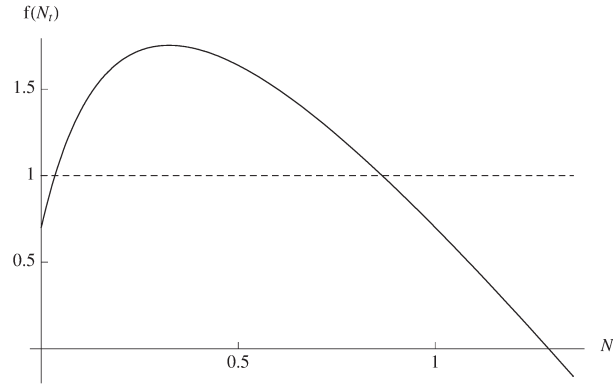


Figura 4.4: Função de crescimento per capita $f(N_t)$ do modelo com efeito Allee, para valores de parâmetros $r = 3$; $\mu = 0,3$ e $\sigma = 0,3$.

4.2.1 Pontos de Equilíbrio

Da equação (4.15), o ponto de equilíbrio trivial $N_o^* = 0$ existe para o modelo de crescimento com efeito Allee. Os pontos de equilíbrio não triviais satisfazem a equação

$$-\mu + r \left(\frac{N_t}{\sigma + N_t} \right) (1 - N_t) = 0. \quad (4.17)$$

Resolvendo a equação (4.17) e incluindo o ponto de equilíbrio trivial, obtemos os pontos de equilíbrio do modelo com efeito Allee:

$$N_o^* = 0, \quad (4.18)$$

$$N_{cr}^* = \frac{1-\gamma}{2} - \frac{1}{2}\sqrt{(1-\gamma)^2 - 4\sigma\gamma}, \quad (4.19)$$

$$N_k^* = \frac{1-\gamma}{2} + \frac{1}{2}\sqrt{(1-\gamma)^2 - 4\sigma\gamma}, \quad (4.20)$$

onde $\gamma = \frac{\mu}{r}$. Os pontos de equilíbrio não triviais dependem dos parâmetros σ e γ , e a existência deles depende da condição (Figura 4.5):

$$\frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma} \geq \sigma. \quad (4.21)$$

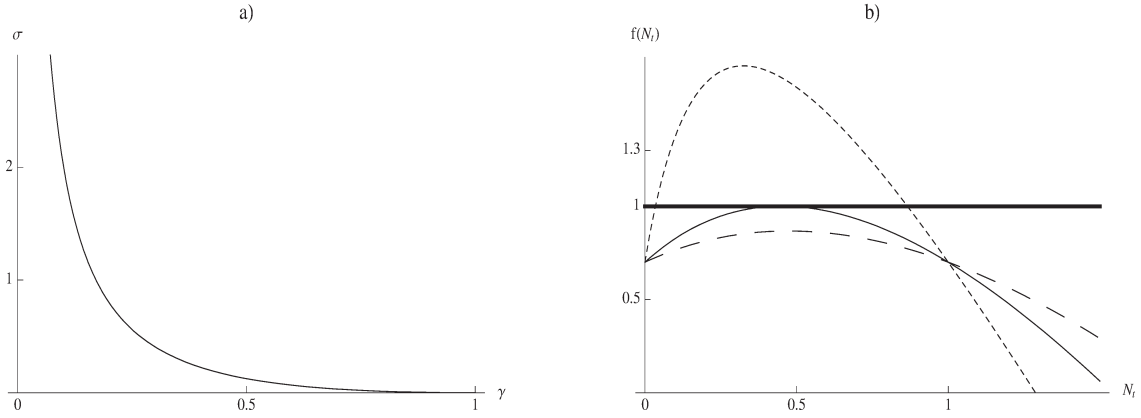


Figura 4.5: a) Gráfico da função $\sigma = \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$. b) Função de crescimento per capita do modelo com efeito Allee para diferentes valores do parâmetro σ : (---) $\sigma < \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$; (—) $\sigma = \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$; (- - -) $\sigma > \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$.

A região abaixo da curva $\sigma = \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$ na Figura 4.5a, corresponde aos valores dos parâmetros σ e γ para os quais existem pontos não triviais (ver Figura 4.5b). A região acima da curva na Figura 4.5a, corresponde aos valores dos parâmetros para os quais, não existem pontos de equilíbrio não triviais (Figura 4.5b). Neste caso temos que o crescimento per capita da população é insuficiente para a sobrevivência da população ($f(N_t) < 1$) (Figura 4.5b). A curva representa a existência de apenas um ponto de equilíbrio não trivial, neste caso, o ponto de equilíbrio é um ponto de bifurcação. Quando $\sigma = \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$, temos $N_{cr}^* = N_k^*$, e o sistema apresenta um único ponto de equilíbrio não trivial ($N^* = \frac{1-\gamma}{2}$) (ver Figura 4.5b). Este ponto de equilíbrio, representa um ponto de bifurcação, e portanto N^* satisfaz (ver Figura 4 e Figura 4.5b)

$$F'(N^*) = f(N^*) + N^* f'(N^*) = 1 \quad \implies \quad f'(N^*) = 0. \quad (4.22)$$

O ponto N^* bifurca-se em dois pontos de equilíbrio N_{cr}^* e N_k^* quando a desigualdade (4.21) é estrita (Figura 4.6). O ponto N_1 toma valores no intervalo $[0, N^*]$, e N_k^* no intervalo $[N^*, 1-\gamma]$

para quaisquer valores de σ e γ que satisfazem a condição (4.21). Os pontos de equilíbrio se afastam um do outro conforme o valor de σ decresce. Quando σ tende para zero, temos que N_{cr}^* tende para $N_o^* = 0$ e N_k^* tende para $(1 - \gamma)$, e o modelo se aproxima do modelo padrão de crescimento (sem efeito Allee). No caso particular em que o parâmetro $\mu = 0$, temos que $(N_{cr}^* = N_o^*)$, e o modelo apresenta apenas um ponto de equilíbrio não trivial ($N_k^* = 1$).

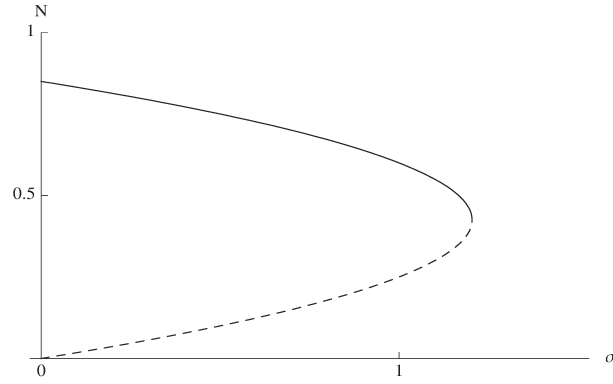


Figura 4.6: Diagrama de bifurcação: (—) N_k^* ; (- - -) N_{cr}^* .

Na Figura 4.6 são mostrados os pontos de equilíbrio (N_{cr}^*, N_k^*) em função do parâmetro de bifurcação σ , e valor constante de $\gamma = 0,15$; ($r = 2$; $\mu = 0,3$). É apresentado o ponto de bifurcação $N^* = \frac{1-\gamma}{2}$ quando $\sigma = \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$.

4.2.2 Estabilidade dos Pontos de Equilíbrio

Derivando $F(N_t)$ obtemos

$$F'(N_t) = f(N_t) + N_t \cdot f'(N_t), \quad (4.23)$$

com

$$f'(N_t) = \frac{r(1 - 2N_t)}{\sigma + N_t} - \frac{rN_t(1 - N_t)}{(\sigma + N_t)^2}. \quad (4.24)$$

Substituímos os pontos de equilíbrio em (4.23) para determinar a estabilidade dos pontos.

Ponto de Equilíbrio Trivial N_o^* : Substituímos o ponto de equilíbrio trivial N_o^* em (4.23) obtemos

$$F'(N_o^*) = f(N_o^*) = 1 - \mu. \quad (4.25)$$

Considerando que $\mu < 1$, o ponto trivial é estável para $\mu \neq 0$. No caso em que $\mu = 0$, $F'(N_o^*) = 1$, logo N_o^* seria um ponto de bifurcação que muda seu comportamento para um estado instável com crescimento exponencial.

Pontos de Equilíbrio não Triviais N^* : Quando existem dois pontos de equilíbrio é natural pensar que um deles é instável e o outro estável. Considerando que o ponto trivial é estável, então o ponto N_{cr}^* deve de ser instável e N_k^* estável.

Substituindo os pontos de equilíbrio não triviais N^* em (4.23) obtemos

$$F'(N^*) = f(N^*) + N^* f'(N^*) = 1 + N^* f'(N^*). \quad (4.26)$$

Pela Figura 4 concluímos que N^* é um ponto de equilíbrio exponencialmente instável se

$$F'(N^*) = 1 + N^* f'(N^*) > 1 \quad \implies \quad f'(N^*) > 0. \quad (4.27)$$

Usando a expressão da derivada da função de crescimento per capita (4.24), podemos escrever a desigualdade $f'(N^*) > 0$ de uma forma equivalente

$$-f'(N) < 0, \quad (4.28)$$

$$\text{ou } N^2 + 2\sigma N - \sigma < 0. \quad (4.29)$$

Se N^* é o ponto de bifurcação que dá origem aos pontos de equilíbrio não triviais, então N^* satisfaz $f(N^*) = 1$ e $f'(N^*) = 0$. Este ponto de bifurcação corresponde a $N^* = \frac{1-\gamma}{2}$. Usando a condição (4.21), podemos expressar N^* em função de σ :

$$N^*(\sigma) = -\sigma + \sqrt{\sigma + \sigma^2}, \quad (4.30)$$

que representa a raiz positiva da equação $N^2 + 2\sigma N - \sigma = 0$. A curva da Figura 4.7 corresponde ao ponto de bifurcação em função de σ , portanto, satisfaz $f'(N^*) = 0$. Os valores de $N < N_{(\sigma)}^*$ satisfazem $f'(N) > 0$ e correspondem aos valores do ponto de equilíbrio N_{cr}^* , pois N_{cr}^* toma valores no intervalo $[0, N^*]$ para todo valor de σ e γ que satisfazem a condição (4.21), logo N_{cr}^* é instável. Por outro lado, os valores de N maiores do que $N^*(\sigma)$, satisfazem $f'(N) < 0$ e correspondem aos valores do ponto de equilíbrio N_k^* . O ponto de equilíbrio N_k^* toma valores no intervalo $[N^*, 1 - \gamma]$ para todo valor de σ e γ que satisfazem a condição (4.21). Portanto, da desigualdade (4.29) e da figura (4.7), N_k^* satisfaz a desigualdade $f'(N_k^*) < 0$, logo a partir de (4.26) concluímos que $F'(N_k^*) < 1$. A estabilidade do ponto de equilíbrio N_k^* , depende da condição:

$$N f'(N) > -2. \quad (4.31)$$

Usando a expressão da derivada de crescimento populacional per capita (4.24), escrevemos a desigualdade (4.31) da forma seguinte

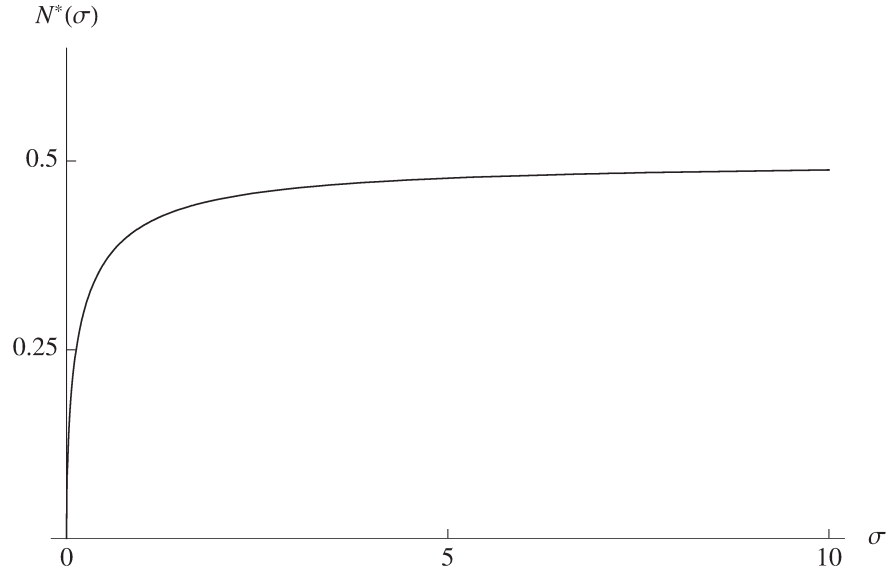


Figura 4.7: Gráfico da função $N^*(\sigma) = -\sigma + \sqrt{\sigma + \sigma^2}$.

$$-N^3 - 2\left(\sigma - \frac{1}{r}\right)N^2 + \left(4\frac{\sigma}{r} + \sigma\right)N + 2\frac{\sigma^2}{r} > 0. \quad (4.32)$$

Substituindo a expressão do ponto de equilíbrio N_k^* em (4.32) obtemos uma desigualdade $G(r, \sigma, \mu) > 0$ em função dos parâmetros. Tomando σ como variável dependente, obtemos a raiz positiva de $G(r, \sigma, \mu) = 0$ em função dos parâmetros r e μ . Esboçamos o gráfico da raiz real e positiva em função de r , para valores constantes de μ (Figura 4.8). A região acima das curvas representa a área onde os valores de r e σ geram um ponto de equilíbrio estável. Os pontos de intersecção das curvas com a abscissa, representam os valores máximos que r pode atingir para que o ponto de equilíbrio seja estável no modelo padrão (sem efeito Allee). Observamos que ao incrementar o valor de σ , aumenta o valor máximo que o parâmetro r pode atingir. Desta forma observamos que o efeito Allee estabiliza o ponto de equilíbrio, no sentido que permite a estabilidade do ponto para valores maiores de r (Figura 4.8). A influência do efeito Allee em estabilizar o ponto de equilíbrio N_k^* já tem sido documentado em outros trabalhos (Scheuring, 1999; Fowler e Ruxton, 2002).

4.3 Discussão

A principal diferença entre os modelos de crescimento com Efeito Allee e o modelo padrão é a taxa de crescimento per capita para baixas densidade da população. Os modelos com Efeito Allee apresentam uma menor taxa de crescimento per capita para densidade pequenas, e freqüentemente apresentam taxas de crescimento per capita tão baixas que leva a população à extinção (Figura 4.9).

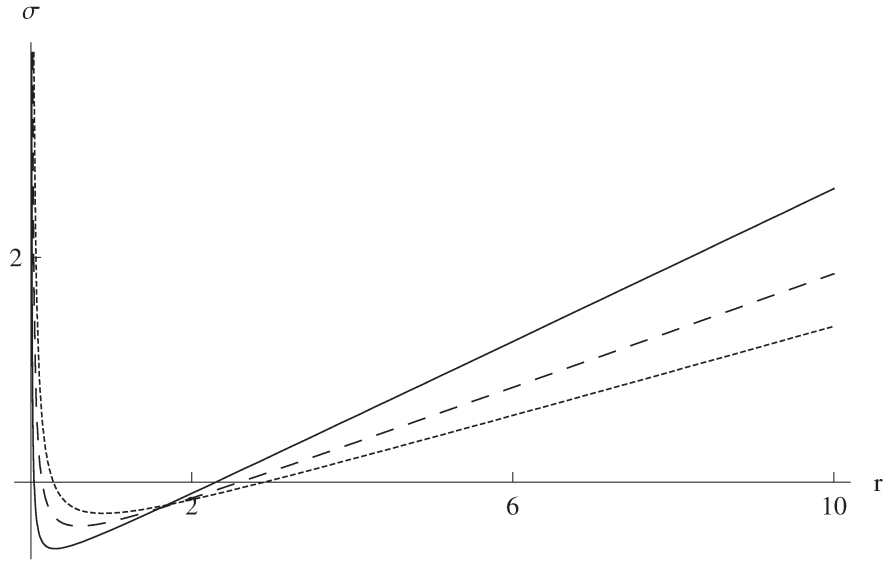


Figura 4.8: Raiz real e positiva de $G(r, \sigma, \mu) = 0$ em função do parâmetro r e valores constantes de μ : (—) $\mu = 0,3$; (---) $\mu = 0,6$; (· · ·) $\mu = 0,9$.

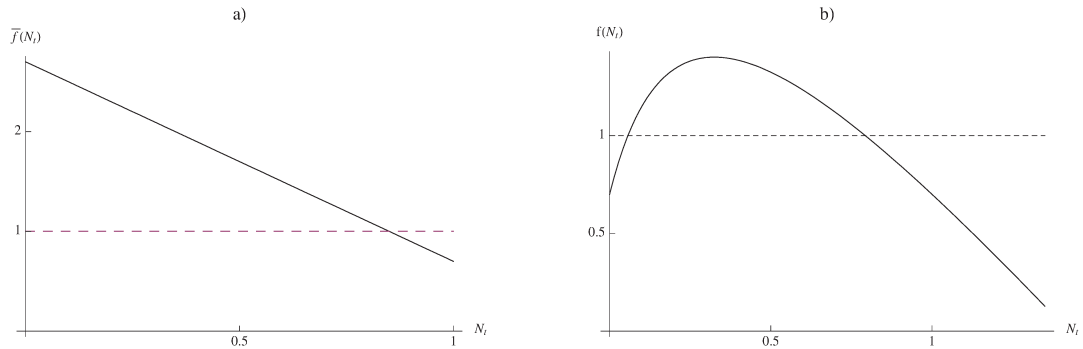


Figura 4.9: Função de crescimento per capita do modelo padrão (a) e do modelo com efeito Allee (b), para valores de parâmetros $r = 3$; $\mu = 0,3$ e $\sigma = 0,3$.

O modelo com efeito Allee aqui apresentado, gera dinâmicas que representam os três tipos de cenários propostos por Boukal e Berec (2002) para modelos de crescimento com efeito Allee:

Extinção Incondicional (EI) O Efeito Allee é muito forte, o que faz com que o crescimento populacional per capita seja menor que um para qualquer tamanho populacional, resultando na extinção inevitável da população.

Extinção e Sobrevivência (ES) Cenário mais familiar do Efeito Allee. Acontece quando o crescimento populacional per capita é menor que um, para densidades menores que uma densidade crítica. Abaixo desta densidade crítica a população se extingue. A densidade crítica corresponde a um ponto de equilíbrio instável do sistema.

Sobrevivência incondicional (SI) O Efeito Allee é fraco, e o crescimento populacional per capita é maior que um para qualquer densidade, mas para pequenas densidades o crescimento per capita é menor do que uma dinâmica sem efeito Allee.

Na Tabela 4.1 caracterizamos o tipo de cenário que exibem os modelos de acordo com os parâmetros reprodutivos (r, μ) e a constante do efeito Allee (σ) .

Tabela 4.1: Cenários que exibem os modelos de acordo aos parâmetros

Cenário			
Modelo	EI	ES	SI
Padrão	$1 < \gamma$	—	$1 > \gamma$
Efeito Allee	$\sigma > \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$	$\sigma < \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$	$\mu = 0$

O cenário resultante dos modelos, depende dos parâmetros reprodutivos (r, μ) , e no caso do modelo com efeito Allee, também do parâmetro σ . Sabemos que o modelo com efeito Allee apresenta uma condição necessária para a existência de pontos de equilíbrio não triviais. Quando a condição não é satisfeita, o ponto de equilíbrio trivial é o único ponto do sistema, e neste caso o modelo exibe um cenário (EI). Isto significa que para qualquer tamanho da população inicial, o destino da população é a extinção. O modelo padrão também pode apresentar um cenário (EI), quando a relação entre a taxa de mortalidade e o número de plântulas por planta (r) é maior que a unidade.

Se a condição (4.21) é satisfeita, o modelo apresenta um cenário de extinção e sobrevivência (ES). Neste cenário, existe uma densidade crítica, abaixo da qual a população experimenta um crescimento populacional insuficiente para a sobrevivência. Se o tamanho da população se encontra acima da densidade crítica, a população consegue sobreviver. Este caso representa um efeito Allee forte. A densidade crítica é representada pelo ponto de equilíbrio N_{cr}^* , portanto a densidade crítica depende dos parâmetros reprodutivos (r, μ) e da intensidade do efeito Allee. Quanto maior a intensidade do efeito Allee, maior deve ser a densidade da população para suprir o pólen necessário para obter uma produção de sementes suficiente para a sobrevivência da população.

No caso particular em que a taxa de mortalidade seja desprezível em relação à taxa de produção de óvulos por planta $(\mu \ll r)$, o modelo exibe um cenário (SI). Neste caso, a população apresenta um crescimento per capita baixo para densidades pequenas, mas suficiente para a sobrevivência da população. Esta situação representa o caso de um efeito Allee fraco, e a sua influência é em diminuir o crescimento populacional para densidades pequenas, mas nunca menor que a unidade. A intensidade do efeito Allee fraco se vê refletido no tempo em que leva a população em chegar a uma determinada densidade, na qual o crescimento é razoável para se estabelecer e colonizar uma determinada área. Este tempo em que a população leva em atingir uma densidade considerável é referido como fase de letargia. Esta fase é de importância no controle de plantas invasivas, pois neste tempo é difícil perceber o processo de colonização da planta na localidade e seu impacto. Na Tabela 4.2 mostramos o tempo (número de gerações) que a população demora em chegar a uma

determinada densidade a partir de uma densidade inicial em função do parâmetro σ . Observamos que a fase de letargia aumenta de forma linear com a intensidade do efeito Allee (σ) (Figura 4.10).

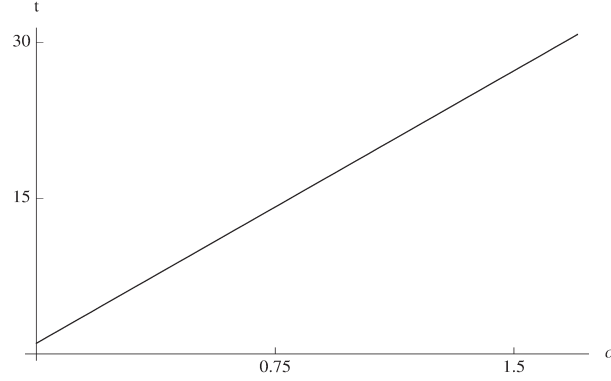


Figura 4.10: Tempo ("t", número de gerações) que a população leva em chegar a uma densidade $N = 0,2$ a partir de uma densidade inicial $N_0 = 0,025$, em função do parâmetro σ .

Tabela 4.2: Fase de Letargia

Modelo	Tempo
Padrão	$\frac{1}{r} \ln \left(\frac{N}{N_0} \right)$
Efeito Allee	$\frac{1}{r} \left(\frac{1}{N_0} - \frac{1}{N} \right) \sigma + \frac{1}{r} \ln \left(\frac{N}{N_0} \right)$

O efeito Allee além de tornar a população suscetível à extinção, influencia a densidade máxima que a população pode atingir. A densidade máxima é representada no modelo pelo ponto de equilíbrio N_k^* , e o seu valor diminui conforme aumenta o parâmetro σ . A incorporação do efeito Allee no modelo, faz com que a máxima densidade que a população atinge seja menor do que no modelo padrão. Observamos que apesar que a população possua o potencial para atingir uma maior densidade, a densidade de plantas para suprir o pólen necessário para obter a máxima produção de sementes é maior do que a atingida. Isto se deve a que a probabilidade de encontro pólen-estigma se aproxima à unidade quando a densidade populacional é infinita, portanto nunca se atingirá fecundar a quantidade de óvulos que se fecundam quando não existe efeito Allee (ou seja λf). A influência do efeito Allee em reduzir a densidade máxima que a população atinge, tem sido reportada para outros modelos com efeito Allee (Fowler e Ruxton, 2002).

Observemos que quando a intensidade do efeito Allee aumenta, os pontos de equilíbrio N_{cr}^* e N_k^* , que representam a densidade crítica e a densidade máxima respectivamente, se aproximam um do outro. No caso em que a população flutue em torno a sua máxima densidade (N_k^*), a densidade

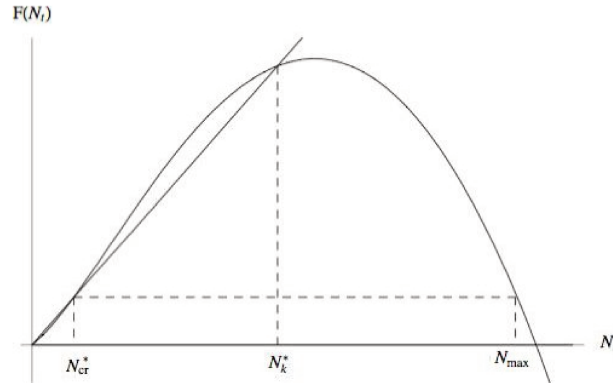


Figura 4.11: Função de crescimento populacional. São mostrados a densidade crítica N_{cr}^* , a densidade da capacidade de suporte N_k^* e a densidade inicial máxima N_{max} para que a população não se extinga.

pode cair por baixo da densidade crítica, levando a população à extinção. No entanto, o efeito Allee possui um efeito estabilizador sobre o ponto de equilíbrio (N_k^*), amortecendo comportamentos oscilatórios da população em torno da densidade máxima. Desta forma, o efeito Allee reduz a probabilidade de extinção devido a flutuações populacionais eventuais, quando as densidades crítica e máxima estão próximas. Por outro lado, é importante fazer menção sobre a possibilidade de extinção da população para populações iniciais muito grandes. O efeito da competição intra-específica pode causar uma forte diminuição da densidade que pode cair abaixo da densidade crítica. Na Figura 4.11 observamos que para condições iniciais acima da densidade N_{max} , onde N_{max} satisfaz $F(N_{max}) = N_{cr}^*$, a população na seguinte geração cai abaixo da densidade crítica N_{cr}^* . Além disso, a função de crescimento populacional $F(N_t)$ fica negativa para populações iniciais muito grandes, o qual não é biologicamente razoável. Uma opção para evitar o problema de densidades negativas seria substituir a competição linear por um fator do tipo Ricker equivalente.

A influência estabilizadora do efeito Allee tem sido documentada em outros trabalhos (Scheuring, 1999; Fowler e Ruxton, 2002) e é sugerido que o efeito Allee deve de ser incorporado nos modelos de crescimento populacional de espécies sexuadas, pois as estimativas dos parâmetros reprodutivos baseados em dados experimentais produzem comportamentos caóticos quando o comportamento natural da população não o apresenta.

Capítulo 5

Dinâmica espacial: Processo de Dispersão

Neste capítulo analisamos a dinâmica de reprodução acoplada ao processo de dispersão, através da equação íntegro-recursiva que podemos escrever de maneira sucinta como

$$N_{t+1}(x) = N_t(x) - \mu N_t(x) + \hat{S}_t(x)(1 - N_t(x)), \quad (5.1)$$

onde

$$\hat{S}_t(x) = \int_{\Omega} \hat{k}(x, y) \left(\frac{N_t(y)}{\sigma + N_t(y)} \right) N_t(y) dy, \quad (5.2)$$

representa as sementes dispersadas de acordo com o núcleo de dispersão

$$\hat{k}(x, y) = (1 - p)k_1(x - y) + pk_2(x - y), \quad (5.3)$$

onde $k_1(x - y)$ é o núcleo Gaussiano e representa a dispersão local, $k_2(x - y)$ é o núcleo com cauda espessa, que representa a dispersão de longa distância e p é a fração da população que se dispersa de acordo com este último núcleo de dispersão.

O objetivo da análise da dinâmica espacial, é determinar a influência do efeito Allee, dos parâmetros reprodutivos e da fração de sementes que se dispersam longas distâncias sobre a velocidade de expansão da planta invasora. Para isto recorreremos a métodos analíticos e simulações numéricas. Através deles calculamos a velocidade de expansão em função do parâmetro do efeito Allee para diferentes valores dos parâmetros reprodutivos.

5.1 Metodologia para a análise e simulação numérica do modelo IRE

As simulações numéricas consistiram em tomar o modelo íntegro-recursivo (5.1) e calcular, de forma recursiva, a distribuição espacial da população a cada geração a partir de uma condição inicial. Como condição inicial tomamos uma densidade populacional de $N_0 = 0,7$ distribuída em um espaço de uma unidade de distância no centro do domínio. Todas as simulações realizadas foram calculadas a partir desta condição inicial.

Através de simulações numéricas, obtivemos a distribuição espacial da população para cada geração, o que nos permitiu observar a sua expansão espacial. O cálculo numérico das integrais no modelo foi feito utilizando o método de Simpson, discretizando o espaço em intervalos de 0,1. O domínio espacial utilizado para observar a dinâmica de reprodução e dispersão foi de $[-200, 200]$, e por um espaço de tempo de 100 gerações. Em alguns casos, quando a expansão espacial da população foi rápida, considerou-se um maior domínio espacial, por exemplo um domínio de $[-300, 300]$ no caso da simulação do modelo padrão.

A partir das simulações numéricas calculamos a velocidade de expansão. Consideramos como a frente da invasão o ponto mais afastado da origem, no qual a densidade populacional ultrapassa uma densidade limiar predeterminada ($N = 0,01$). As simulações permitiram observar o deslocamento da frente da população a cada geração. A velocidade de expansão é a diferença entre a posição da frente da invasão na última geração e a posição da frente na geração anterior. Considerando as incertezas da análise numérica, calculamos a velocidade de expansão como a média dos deslocamentos da frente da invasão durante a última metade das gerações simuladas.

A velocidade de expansão foi avaliada para diferentes valores dos parâmetros reprodutivos (r, μ), e para um intervalo de valores do parâmetro do efeito Allee (σ) para o qual o maior ponto de equilíbrio não trivial for estável.

5.2 Expansão espacial da população

5.2.1 Simulação Numérica do modelo IRE com efeito Allee

Através das simulações numéricas do modelo IRE com efeito Allee, obtivemos a distribuição espacial da população no tempo. Na Figura 5.1 mostra-se a distribuição espacial da população para vários tempos em intervalos de 20 gerações e para valores constantes dos parâmetros ($r = 2; \mu = 0,3; \sigma = 0,4; p = 0,05$). Observamos que a população inicial cresce até uma densidade máxima representada pelo ponto de equilíbrio não trivial N_k^* . Após atingir esta densidade a população começa a expandir-se no espaço em forma de duas ondas simétricas que se deslocam em sentido contrário. As duas ondas se deslocam no espaço com o tempo sem mudar a sua forma. A área que já foi colonizada pela planta invasora, fica com uma densidade populacional constante igual a N_k^* . Da figura podemos observar que após um tempo (aprox. $t = 20$) o espaçamento entre ondas de tempos consecutivos (p.e. $t = 40$ e $t = 60$) é constante (Figura 5.1). Isto indica que o deslocamento da frente da invasão é constante o que se traduz em uma velocidade constante de expansão.

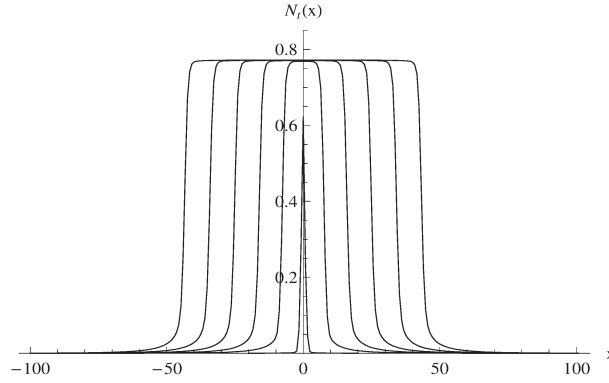


Figura 5.1: Simulação numérica do modelo IRE com efeito Allee.

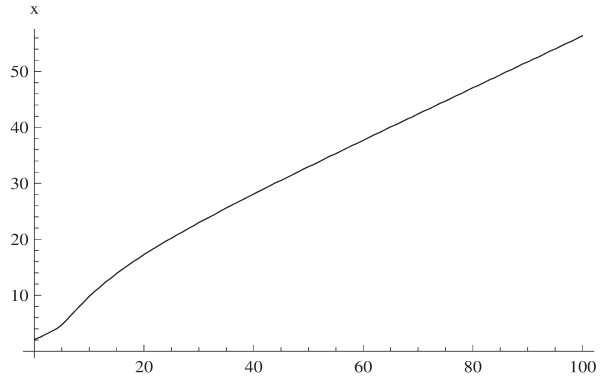


Figura 5.2: Deslocamento (x) por geração (t) da frente da invasão do modelo IRE com efeito Allee.

Na Figura 5.2 é mostrado o deslocamento da frente da invasão com o tempo. Observamos que na fase inicial do processo de invasão, o avanço da frente é acelerado, o que provoca uma ligeira convexidade no gráfico de deslocamento por geração (Figura 5.2). A aceleração da frente é mais evidente para intensidades menores do efeito Allee. Após um tempo o deslocamento da frente de onda apresenta um comportamento linear com o tempo, o que representa o deslocamento constante. Assim o deslocamento acelerado inicial converge para um deslocamento constante. O deslocamento constante se traduz em uma velocidade constante de expansão. Esta velocidade constante de expansão é referida como a velocidade assintótica de expansão. A convergência para a velocidade assintótica de expansão foi um comportamento geral para todas as simulações numéricas do modelo IRE com efeito Allee.

5.2.2 Simulação numérica do modelo IRE padrão

A simulação numérica do modelo IRE padrão gerou um comportamento de expansão espacial da população diferente ao modelo IRE com efeito Allee. A Figura 5.3 mostra a distribuição espacial da população para diferentes tempos com um intervalo de 5 gerações e para parâmetros constantes ($r = 2; \mu = 0,3; p = 0,05$). A população inicial apresenta o mesmo comportamento do que o

modelo com efeito Allee. Ela cresce até atingir uma densidade ($\bar{N}_k$) e logo a população se expande em forma de duas ondas simétricas que viajam em sentido contrário. No entanto o espaçamento entre duas ondas consecutivas, não é constante (Figura 5.3).

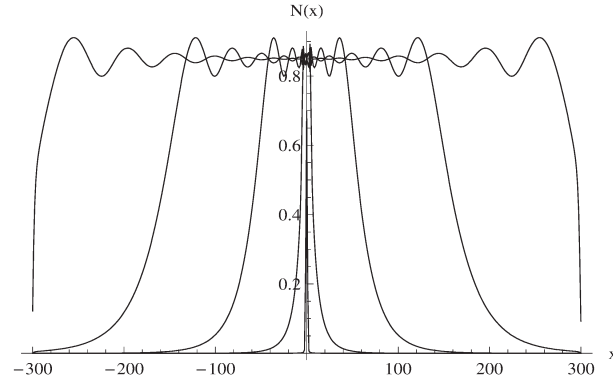


Figura 5.3: Simulação numérica do modelo IRE padrão para valores constantes de $r = 2$; $\mu = 0,3$; $p = 0,05$.

Isto é refletido no deslocamento da frente da invasão com o tempo (Figura 5.4). Ao contrário do modelo IRE com efeito Allee, o deslocamento da frente é sempre crescente, o que gera uma velocidade crescente de expansão. Podemos observar que em 15 gerações a frente da invasão já se deslocou aproximadamente 275 unidades de distância, enquanto que para o modelo IRE com efeito Allee, a frente se deslocou aproximadamente 50 unidades de distância em 100 gerações.

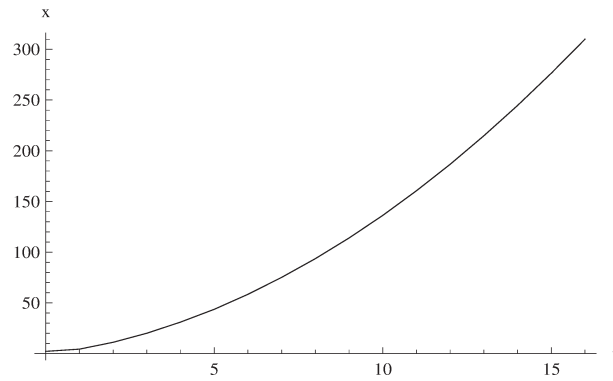


Figura 5.4: Deslocamento (x) por geração (t) da frente da invasão do modelo IRE padrão.

Além de apresentar uma velocidade acelerada de expansão o modelo IRE padrão apresenta um comportamento oscilatório da população em torno ao ponto de equilíbrio $\bar{N}_k$. Para simulação do modelo IRE padrão foram utilizados os mesmos valores dos parâmetros reprodutivos (r, μ) que na simulação do modelo IRE com efeito Allee, onde o ponto de equilíbrio não apresentou comportamento oscilatório. De forma semelhante à dinâmica de reprodução, o efeito Allee estabiliza o ponto de equilíbrio $\bar{N}_k$ na dinâmica espacial.

Por outro lado, os valores dos parâmetros utilizados geram um ponto de equilíbrio $\bar{N}_k$ estável sem oscilações na dinâmica de reprodução padrão (ver Figura 4.3). A simulação numérica mostra

que a incorporação do processo de dispersão na dinâmica de reprodução desestabiliza o ponto de equilíbrio $\bar{N}_k$, fazendo com que a população oscile em torno ao ponto de equilíbrio. No entanto, as oscilações amortecem com o tempo até que o ponto de equilíbrio se estabiliza.

5.3 Velocidades Assintóticas de expansão, valores reprodutivos e efeito Allee

Para o cálculo das velocidades em função dos parâmetros reprodutivos e da intensidade do efeito Allee, fizemos simulações para diferentes valores constantes dos parâmetros e variando o parâmetro σ . A velocidade foi avaliada através do deslocamento da frente da invasão como já se indicou na seção de metodologia. A Figura 5.5 mostra a velocidade de expansão da população em função da intensidade do efeito Allee (σ) para diferentes valores da capacidade de reprodução de sementes (r) e um valor fixo da taxa de mortalidade ($\mu = 0,3$). Da análise do modelo IRE padrão, observamos que a população apresenta uma velocidade crescente de expansão quando não existe efeito Allee. A introdução de um ligeiro efeito Allee ($\sigma \approx 0$) já torna a velocidade crescente em uma velocidade constante de expansão. Observamos que a velocidade diminui conforme a intensidade do efeito Allee aumenta (Figur 5.5). O comportamento da velocidade de expansão para valores de σ próximo de zero é sensível, pois uma pequena variação no parâmetro produz uma variação forte na velocidade. O contrário acontece para intensidades maiores do efeito Allee, onde um incremento no valor de σ gera uma pequena variação na velocidade.

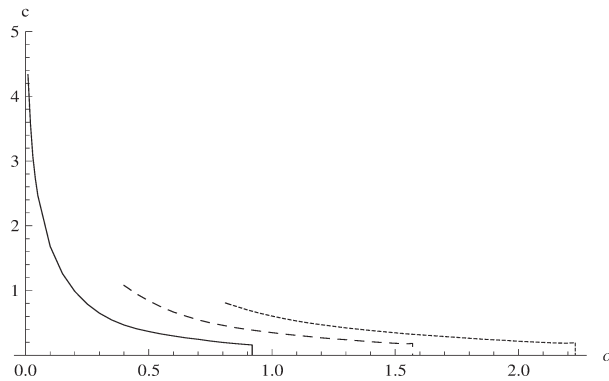


Figura 5.5: Velocidade assintótica de expansão (c) em função do parâmetro σ para diferentes valores de r : (—) $r = 2$; (- - -) $r = 3$; (.....) $r = 4$ e valor constante de $\mu = 0,3$.

Se bem que a velocidade diminui com o aumento do valor de σ , um aumento na capacidade de produção de sementes gera velocidades maiores. Isto é razoável pois quanto maior a produção de sementes maior a quantidade de sementes que se dispersam em uma nova localidade, aumentando a probabilidade de colonização. Para $r = 3$ e $r = 4$ existe um valor mínimo de σ , abaixo do qual, o ponto de equilíbrio N_k^* desestabiliza.

O gráfico da velocidade de expansão em função do parâmetro σ mostra que existe um valor limiar de σ , após este valor, a população se extingue. Este valor de σ é menor do que $\frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$, que segundo a dinâmica de reprodução deveria exibir um cenário (ES) e não um cenário (EI). Daqui observamos

que o processo de dispersão torna a população mais suscetível à extinção, no sentido em que reduz o intervalo do parâmetro σ para o qual a população não apresenta uma extinção incondicional. Na Tabela 5.1 apresentam-se os valores críticos de σ para a dinâmica de reprodução local σ_{cr} , e para a dinâmica espacial $\hat{\sigma}_{cr}$. Para valores abaixo do valor crítico, a população não exibe um cenário (EI). Os valor de σ_{cr} para a dinâmica de reprodução foram calculados através da expressão $\sigma = \frac{(1-\gamma)^2}{4\gamma}$ utilizando os valores dos parâmetros da simulação para o cálculo das velocidades de expansão. Para a dinâmica espacial, o valor de $\hat{\sigma}_{cr}$ foi avaliada numericamente com uma precisão de 0,01. Observamos que os valores de σ_{cr} são menores para a dinâmica espacial.

Tabela 5.1: Valores críticos de σ		
r	σ_{cr}	$\hat{\sigma}_{cr}$
	Dinâmica reprodução	Dinâmica espacial
2	1,20	0,93
3	2,03	1,58
4	2,85	2,24

Na Figura 5.6 é mostrado o comportamento do deslocamento da frente da invasão para o valor crítico de $\hat{\sigma}_{cr}$ e para um valor $\hat{\sigma}_{cr} - \epsilon$ ($\epsilon \approx 0,01$). Observamos que para o valor de $\hat{\sigma}_{cr} - \epsilon$ a população começa a expandir-se, e chega em uma fase em que a frente da invasão não se desloca mais, e fica em estado quase estacionário. Após este estado a frente da invasão começa retroceder no tempo e a densidade populacional decresce até extinguir-se. A Figura 5.7 mostra a dinâmica populacional na origem para o valor crítico de σ_{cr} e para um valor $\sigma_{cr} - \epsilon$. No caso em que a intensidade do Efeito Allee é menor que σ_{cr} , primeiro a densidade da população cai abruptamente até um ponto, e logo depois começa a se recuperar até chegar à densidade máxima. O decaimento inicial da densidade é atribuído à dispersão, pois nem todas as sementes produzidas ficam no ponto. Quando a intensidade do efeito Allee é crítica, a densidade continua decrescendo, embora a densidade populacional esteja por acima da densidade crítica. Neste caso, a capacidade reprodutiva não compensa o espalhamento da população, e a densidade pontual decresce até extinguir-se. Se bem a capacidade de dispersão é essencial para uma invasão, também pode afetar o êxito de colonização. Observamos aqui que além da população inicial ultrapassar a densidade crítica, a colonização de uma área mínima é essencial para o êxito de uma invasão. Este fenômeno já foi observado por outros autores (Kot et al., 1996; Lewis e Kareiva, 1993).

Este comportamento na dinâmica espacial nos mostra que a capacidade reprodutiva de uma população sujeita ao efeito Allee, deve compensar o espalhamento da população devido ao processo de dispersão. Dos resultados aqui mostrados conjecturamos que um aumento na capacidade de dispersão de uma planta pode torna-se mais suscetível à extinção. Além disto, consideramos que a capacidade de dispersão poderia estar influenciada pela a capacidade reprodutiva da espécie ou que a capacidade dispersão esteja restrita à capacidade reprodutiva da planta.

5.4 Velocidade assintótica e a dispersão de longa distância

Quando modelamos o processo de dispersão através da difusão estratificada (Shigesada et al., 1995), a velocidade de expansão depende da fração da população que se dispersa longas distâncias.

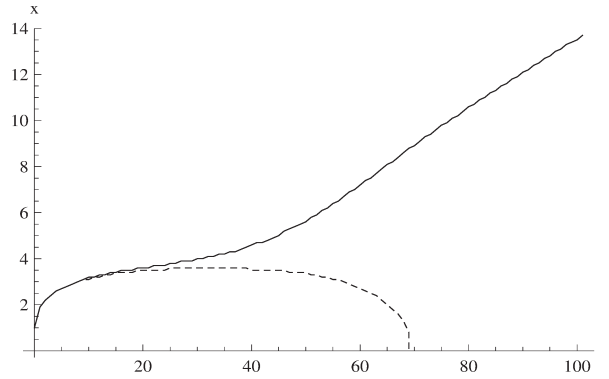


Figura 5.6: Deslocamento (x) por geração (t) da frente da invasão do modelo IRE com efeito Allee para valores de $r = 2$; $\mu = 0,3$; (---) $\hat{\sigma}_{cr}$ e (—) $\hat{\sigma}_{cr} - \epsilon$.

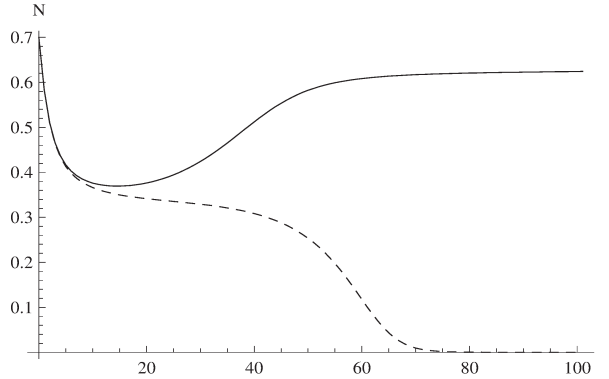


Figura 5.7: Dinâmica populacional pontual $N_t(0)$ para valores de $r = 2$; $\mu = 0,3$; (---) σ_{cr} e (—) $\sigma_{cr} - \epsilon$.

A Figura 5.8 mostra a velocidade de expansão em função da fração das sementes que se dispersam longas distâncias. A introdução da dispersão de longa distância, mesmo que seja uma pequena fração, produz um ligeiro aumento na velocidade de expansão. Embora exista um acréscimo geral na velocidade assintótica de expansão com o parâmetro p , o aumento relativo na velocidade é menor quando a intensidade do efeito Allee se torna forte ($\sigma = 0,8$). Observamos que quando a intensidade do efeito Allee é forte, a dispersão de longo alcance não gera uma velocidade muito maior do que a dispersão local.

Por outro lado, o incremento na velocidade de expansão é sutil para valores pequenos de p . A variação da velocidade em relação a p é maior para valores maiores de p .

Apesar da velocidade de expansão aumentar com o parâmetro p , existe um valor crítico após o qual, a população se extingue. Na Figura 5.8 observamos que o valor crítico de p é menor quanto maior é a intensidade do efeito Allee. Isto é razoável pois, com um aumento da fração das sementes que se dispersa longas distâncias, a população se dilui mais, tornando-se suscetível à extinção devido ao efeito Allee.

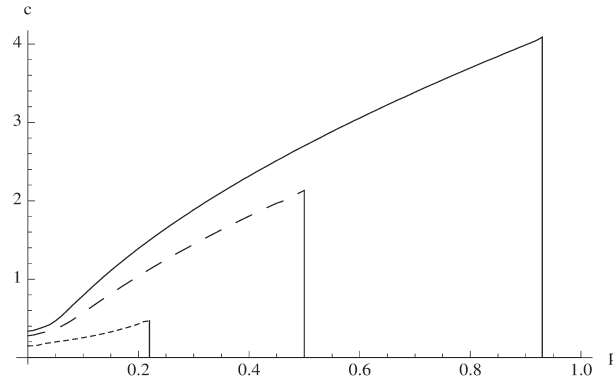


Figura 5.8: Velocidade de expansão (c) em função da fração de sementes que se dispersa longas distâncias (p) para diferentes intensidades do efeito Allee: (—) $\sigma = 0,4$; (- - -) $\sigma = 0,5$ e (.....) $\sigma = 0,8$.

5.5 Onda estacionária

Quando uma espécie invasora é prejudicial, e está expandindo-se, é de interesse saber de que forma controlar a propagação da espécie invasora. Apesar de uma erradicação completa da espécie ser desejável, isto poucas vezes é possível uma vez que a espécie tenha aumentado consideravelmente a sua área de distribuição. Nestes casos, o recomendável é tomar ações para frear a expansão da espécie, e contê-la sob controle dentro de uma determinada área. Da análise anterior, observamos que o efeito Allee reduz a velocidade de expansão e a velocidade decresce com o aumento na intensidade do efeito Allee. Levando isto em consideração desejaríamos saber para que valores dos parâmetros reprodutivos (r, μ) e do efeito Allee (σ) conseguimos reduzir a velocidade de expansão a zero. Dos resultados anteriores sabemos que a população se expande em forma de onda viajante com velocidade constante, isto é, uma onda que trafega sem mudar a sua forma. Matematicamente escrevemos a solução onda viajante do modelo de reprodução e dispersão como

$$N_{t+1}(x) = N_t(x - c). \quad (5.4)$$

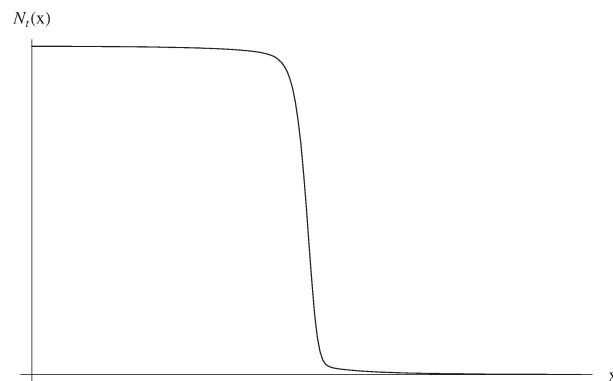


Figura 5.9: Onda viajante trafegando com velocidade constante para à direita.

A equação (5.4) representa uma onda viajante que trafega no sentido da direita com velocidade constante c (Figura 5.9). Sabendo que o modelo possui solução onda viajante, escrevemos o modelo da forma seguinte

$$N_t(x - c) = (1 - \mu)N_t(x) + \int_{-\infty}^{\infty} \hat{k}(x, y) \left(\frac{rN_t(y)}{\sigma + N_t(y)} \right) N_t(y) dy (1 - N_t(x)). \quad (5.5)$$

Assumimos que a planta invasora viaja no sentido da direita, e que na geração t a população já invadiu uma grande área. Consideramos que a frente da invasão se encontra no ponto x_c e que a população na região à esquerda do ponto x_c já atingiu o ponto de máxima densidade. Tomando a densidade crítica N_{cr}^* como a densidade da frente da invasão temos que $N_t(x_c) = N_{cr}^*$. Considerando que para densidades menores que N_{cr}^* a população se extingue, e observando a forma da onda viajante (Figura 5.9), fazemos a seguinte aproximação da distribuição espacial da população:

$$N_t(x) = \begin{cases} N_k^* & \text{para } x < x_c, \\ N_{cr}^* & \text{para } x = x_c, \\ 0 & \text{para } x > x_c, \end{cases} \quad (5.6)$$

onde N_k^* representa a máxima densidade que a população atinge (ponto de equilíbrio). Usando a aproximação (5.6) escrevemos uma aproximação para a solução de onda viajante do modelo da forma seguinte:

$$N_t(x - c) = \begin{cases} (1 - \mu)N_k^* + \left(\frac{rN_k^{*2}}{\sigma + N_k^*} \right) (1 - N_k^*) \int_{-\infty}^{x_c} \hat{k}(x, y) dy & ; \quad x < x_c \\ (1 - \mu)N_{cr}^* + \left(\frac{rN_{cr}^{*2}}{\sigma + N_{cr}^*} \right) (1 - N_{cr}^*) \int_{-\infty}^{x_c} \hat{k}(x, y) dy & ; \quad x = x_c \\ \left(\frac{rN_{cr}^{*2}}{\sigma + N_{cr}^*} \right) \int_{-\infty}^{x_c} \hat{k}(x, y) dy & ; \quad x > x_c \end{cases} \quad (5.7)$$

A quantidade de sementes é determinada pela produção das plantas distribuídas no intervalo $[-\infty, x_c]$, e a de distribuição espacial das sementes após a dispersão é dada por:

$$\hat{S}_t(x) = f\lambda \left(\frac{N_k^{*2}}{\sigma + N_k^*} \right) \int_{-\infty}^{x_c} \hat{k}(x, y) dy. \quad (5.8)$$

Lembrando que $\hat{k}(x, y)$ é uma função de densidade de probabilidade, e que depende da distância relativa entre os pontos x, y , definimos a função $G(x - x_c)$ como

$$\int_{-\infty}^{x_c} \hat{k}(x - y) dy = G(x - x_c). \quad (5.9)$$

A função $G(x - x_c)$ é a função de distribuição acumulada do núcleo $\hat{k}(x - y)$ para cada ponto $x \in \mathbf{R}$ (Figura 5.10). Caracterizamos a função $G(x - x_c)$ para valores de x em relação a x_c (ver Figura 5.10):

$$G(x - x_c) \begin{cases} > \frac{1}{2} & \text{para } x < x_c \\ = \frac{1}{2} & \text{para } x = x_c \\ < \frac{1}{2} & \text{para } x > x_c \end{cases} \quad (5.10)$$

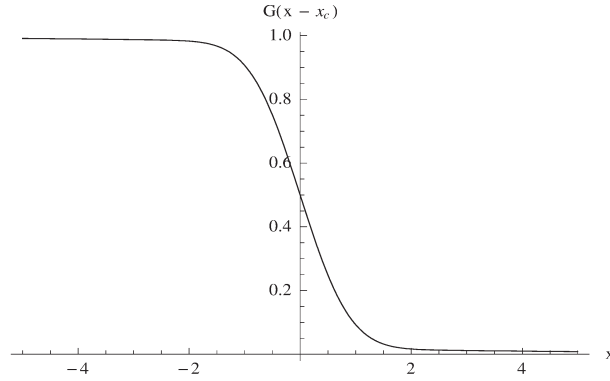


Figura 5.10: Função de distribuição acumulada $G(x - x_c)$ em função de x , considerando $x_c = 0$.

Utilizando a função de distribuição acumulada (5.9) escrevemos a solução onda viajante da seguinte forma:

$$N_t(x - c) = \begin{cases} (1 - \mu)N_2 + \left(\frac{rN_k^{*2}}{\sigma + N_k^*}\right)(1 - N_k^*)G(x - x_c) & ; \quad x < x_c \\ (1 - \mu)N_c + \left(\frac{rN_k^{*2}}{\sigma + N_k^*}\right)(1 - N_{cr}^*)G(x - x_c) & ; \quad x = x_c \\ \left(\frac{rN_k^{*2}}{\sigma + N_k^*}\right)G(x - x_c) & ; \quad x > x_c \end{cases} \quad (5.11)$$

A partir de (5.11) queremos saber quanto se deslocou a densidade crítica em uma geração. Supondo que $\tilde{x}$ é o novo ponto onde se encontra a densidade crítica temos

$$N_{t+1}(\tilde{x}) = N_{cr}^* = (1 - \mu)N_{cr}^* + \left(\frac{rN_k^{*2}}{\sigma + N_k^*}\right)(1 - N_{cr}^*)G(\tilde{x} - x_c). \quad (5.12)$$

Escrevemos a equação (5.12) da forma seguinte

$$\frac{\mu N_{cr}^*(\sigma + N_k^*)}{rN_k^{*2}(1 - N_{cr}^*)} = G(\tilde{x} - x_c). \quad (5.13)$$

Da equação (5.13) obtemos os seguintes resultados para o deslocamento da densidade crítica N_{cr}^* :

$$\frac{\mu N_{cr}^*(\sigma + N_k^*)}{r N_k^{*2}(1 - N_{cr}^*)} \begin{cases} > \frac{1}{2} & \text{se } \tilde{x} < x_c \\ = \frac{1}{2} & \text{se } \tilde{x} = x_c \\ < \frac{1}{2} & \text{se } \tilde{x} > x_c \end{cases} \quad (5.14)$$

De (5.14) concluímos que, para obter-se uma onda estacionária a seguinte igualdade deve ser satisfeita:

$$G(0) = \frac{\mu N_{cr}^*(\sigma + N_k^*)}{r N_k^{*2}(1 - N_{cr}^*)} = \frac{1}{2}, \quad (5.15)$$

que podemos escrever da seguinte forma:

$$\mu N_{cr}^* = \frac{1}{2} \beta S_t (1 - N_{cr}^*), \quad (5.16)$$

onde

$$S_t = f \lambda \left(\frac{N_k^{*2}}{\sigma + N_k^*} \right), \quad (5.17)$$

De (5.8 e 5.16) observamos que no estado estacionário a quantidade de plantas que morrem deve de ser igual á quantidade de sementes que chegam ao ponto x_c e que conseguem chegar até plantas reprodutivas. Verificamos o resultado da equação (5.15) com o resultado numérico. A Tabela 5.2 mostra os valores de σ para os quais se obteve uma onda estacionária numérica e analiticamente, considerando valores de $r = 2$ e $\mu = 0, 3$

Tabela 5.2: Valores de σ para uma onda estacionária

Análise	$r = 2$			$r = 3$			$r = 4$		
	σ	c	$G(x - x_c)$	σ	c	$G(x - x_c)$	σ	c	$G(x - x_c)$
Numérico	1,13	-0,001	— —	1,92	-0,008	— —	2,72	-0,008	— —
Analítico	1,16	— —	0,51	1,95	— —	0,492	2,75	— —	0,491

A Figura 5.11 mostra a onda estacionaria obtida numericamente, considerando os seguintes valores de parâmetros: $r = 2, \mu = 0, 3; \sigma = 1, 13$.

5.6 Discussão

O modelo de reprodução com efeito Allee e dispersão de longo alcance, gerou uma expansão da população convergindo para duas ondas viajantes simétricas que trafegam em sentido contrário com

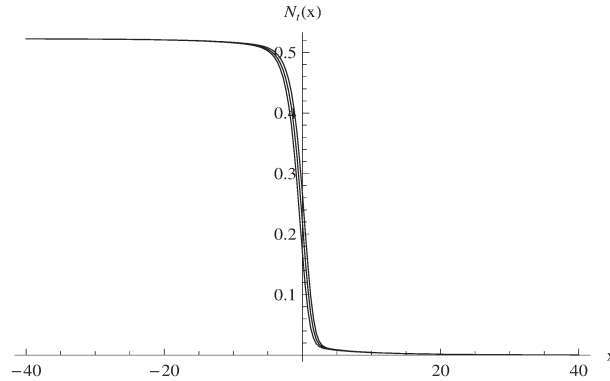


Figura 5.11: Onda estacionária do modelo IRE com efeito Allee.

velocidade constante. Este comportamento concorda com outros modelos de reprodução e dispersão tanto íntegro-recursivos como de difusão (Kot, 1992; Fisher, 1937). Em geral, a modelagem de dispersão utilizando IRE com núcleos de dispersão de cauda pesada gera velocidades crescentes de expansão (Clark, 1998; Kot et al., 1996), embora o efeito Allee possa tornar velocidades crescentes em velocidades constantes de expansão (Kot et al., 1996). Os resultados aqui obtidos confirmam este fato, e mostram que existe uma redução da velocidade com a intensidade do efeito Allee, resultado obtido também por outros autores (Lewis e Kareiva, 1993; Wang et al., 2002).

A introdução de um efeito Allee na dinâmica de crescimento populacional estabelece uma densidade crítica (no caso de um efeito Allee forte) abaixo da qual, a população se extingue. No entanto quando introduzimos o processo de dispersão na dinâmica de reprodução, observamos que a influência negativa do efeito Allee se intensifica. O efeito em conjunto de dispersão e efeito Allee, determinam o êxito no processo de colonização. Um aumento na capacidade de dispersão tem o mesmo efeito que um aumento na intensidade do efeito Allee na população inicial (Lewis e Kareiva, 1993). No processo de colonização, a capacidade reprodutiva deve compensar o espalhamento da população, para que exista um crescimento populacional. Em geral, a população introduzida, é isolada, portanto a emigração é maior que a imigração, e o resultado é uma redução líquida na população devido à dispersão. Dos resultados podemos observar que quando a capacidade reprodutiva não compensa a emigração existe um decréscimo populacional, embora a densidade esteja acima da densidade crítica estabelecida pelo efeito Allee. Se a densidade populacional cai abaixo da densidade crítica, a invasão fracassa. Por um lado a dispersão contribui no processo de invasão, por outro ela interfere no êxito de colonização (Liebhold e Tobin, 2008). Para o êxito de uma invasão, além da população introduzida ultrapassar a densidade crítica, ela deve ocupar uma área mínima, de tal forma que a probabilidade de se extinguir seja pequena (Kot et al., 1996; Lewis e Kareiva, 1993).

A dispersão e colonização de novos habitats é vantajosa (em vários aspectos ecológicos e evolutivos) para as espécies (Willson e Traveset, 2000), no entanto dos resultados aqui obtidos, conjecturamos que um aumento na capacidade de dispersão deve ser acompanhado de um aumento na capacidade reprodutiva da espécie, pelo menos naquelas suscetíveis a um efeito Allee. Se isto não acontece, é difícil para uma espécie subsistir, pois ela deve colonizar e se expandir para garantir a sua subsistência. De outra forma, se a população ficasse restrita a uma localidade muito reduzida, a probabilidade de se extinguir é alta devido a qualquer distúrbio que possa acontecer na sua

localidade.

A dispersão de longo alcance aumenta a velocidade de expansão (Kot et al., 1996; Clark, 1998). Quando modelamos a expansão da população por meio da dispersão estratificada, a velocidade de expansão é sensível à fração da população que se dispersa longas distâncias (Clark, 1998). Com apenas uma pequena fração da população sujeita a uma dispersão de longa distância, o incremento na velocidade de expansão é considerável (Clark, 1998). Os resultados mostram um aumento da velocidade de expansão com o aumento da fração de sementes que se dispersa longas distâncias. No entanto, quando a intensidade do efeito Allee é forte, o aumento na velocidade não é considerável. Neste caso, a velocidade de expansão gerada pela dispersão de longa distância não é muito maior do que a gerada pela dispersão local.

Apesar de existir uma relação positiva entre a velocidade de expansão com a fração de sementes que se dispersam longas distâncias, os resultados mostram que existe um limiar para a fração p . Após deste valor limiar de p , a população se extingue. O valor limiar para a fração de indivíduos que se dispersa longas distâncias já foi documentado em outro trabalho (Takasu et al., 2000). Se bem existe um valor limiar de p , este valor está acima do valor que acredita-se se dispersa longas distâncias ($p \leq 0,1$) (Clark, 1998).

O cálculo analítico da onda estacionária aproximou razoavelmente o resultado numérico. A condição para obter uma onda estacionária nos brinda informação sobre estratégias para poder frear a invasão de uma população de planta sujeita a efeito Allee. A condição nos mostra, que a quantidade de sementes que chegam e conseguem estabelecerse como plantas reprodutivas no ponto onde se encontra a frente de invasão, deve de ser igual aos indivíduos que morrem para que se obtenha uma onda estacionária.

Conclusões

- Propomos um modelo de reprodução e dispersão de uma planta invasora sujeita a um efeito Allee, onde o efeito Allee é gerado por limitação de pólen. O modelo introduz o efeito Allee de forma mecanística levando em consideração a probabilidade de encontro pólen - estigma. Desta forma os parâmetros do modelo podem ser estimados experimentalmente, o que permite testar o modelo (Boukal e Berec, 2002).
- O modelo pode gerar os três cenários para modelos de crescimento com efeito Allee (Boukal e Berec, 2002). O modelo pode exibir dinâmicas de extinção incondicional, dinâmicas de extinção e sobrevivência (efeito Allee forte) e dinâmicas de sobrevivência incondicional (efeito Allee fraco).
- O modelo de reprodução e dispersão comporta-se de forma semelhante a outros modelos de invasão, no sentido em que gera soluções ondas viajantes (Kot, 1992; Kot et al., 1996; Wang et al., 2002)
- A análise da dinâmica de reprodução mostra que a introdução de um efeito Allee não só estabelece uma densidade crítica, mas também tem influência sobre o ponto de equilíbrio que representa a capacidade de suporte. O efeito Allee tem a influência de estabilizar este ponto de equilíbrio, no sentido que permite um maior intervalo de valores reprodutivos (r) sem que o ponto de equilíbrio desestabilize. O efeito estabilizador sobre o ponto de equilíbrio, também se estende para o caso da dinâmica espacial. Por outro lado, o efeito Allee tem a influência de reduzir o valor da densidade de capacidade de suporte. Em outras palavras, o efeito Allee influi na densidade máxima que a população pode atingir.
- A influência do efeito Allee na velocidade de expansão da população é uma redução da velocidade com a intensidade do efeito Allee. No caso em que o modelo padrão apresente velocidade acelerada de expansão, o efeito Allee a torna constante. A dispersão intensifica a influência negativa do efeito Allee, reduzindo a probabilidade de colonização da população introduzida. Desta forma, a dispersão e o efeito Allee impõem uma área crítica que a população introduzida deve colonizar para a invasão ter sucesso.
- O efeito geral da dispersão de longo alcance em uma população sujeita a efeito Allee é aumentar a velocidade de expansão. No entanto, quando a intensidade do efeito Allee é forte, o acréscimo na velocidade é pouco significativo em relação à velocidade gerada pela dispersão local.
- O conhecimento da dinâmica reprodutiva com efeito Allee pode ser utilizada para o controle

de invasões (Liebhold e Tobin, 2008). Dos resultados sabemos que o efeito Allee reduz a velocidade de expansão, além disso sabemos a condição para obter uma onda estacionária. A condição estabelece uma relação entre as sementes que chegam e conseguem chegar a planta reprodutiva e a quantidade de plantas reprodutivas que morre. A partir deste conhecimento pode-se elaborar estratégias para a contenção de uma invasão.

Bibliografia

- Augspurger, C. e Franson, S. (1987). Wind dispersal of artificial fruit varying in mass, area and morphology. *Ecology*, 68:27–42.
- Begon, M., Townsend, C., e Harper, J. (2006). *Ecology: form individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, 4th. edition.
- Boukal, D. S. e Berec, L. (2002). Single species models of the allee effect: Extinction boundaries, sex ratios and mate encounters. *J. theor. Biol*, 218:375–394.
- Chambers, J. e MacMahon, J. (1994). A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 25:263–292.
- Clark, J. (1998). Why trees migrate so fast: Confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. *American Naturalist*, 152:204–224.
- Clark, J., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., e HilleRisLambers, J. (1999). Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 80:1475–1494.
- Davis, H., Taylor, C., Lambrinos, J., e Strong, D. (2004). Pollen limitation causes an allee effect in a wind-pollinated invasive grass (*spartina alterniflora*). *Proceedings of the Natural Academy of Science*, 101:13804–13807.
- Dennis, B. (1989). Allee effects: population growth, critical density, and the chance of extinction. *Natural Resource Modeling*, 3:481–538.
- Drake, J. e Lodge, D. (2006). Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment: risk analysis for biological invasions. *Biological Invasions*, 8:365–375.
- Fisher, R. (1937). The wave of advantageous genes. *Ann. Eugenics*, 7:355–569.
- Fowler, M. e Ruxton, G. (2002). Population dynamic consequences of allee effect. *J. theor. Biol*, 215:39–46.
- Groom, M. (1998). Allee effects limit population viability of an annual plant. *The American Naturalist*, 151:487–496.
- Hallam, T. (1992). *Mathematical Ecology. An introduction.*, volume 17 of *Biomathematics*. Springer Verlag, 1 edition.

- Hastings, A., Cuddington, K., Davis, K., Dugaw, C., Elmendorf, C., e Freestone, S. (2005). The spatial spread of invasions. *Ecology Letters*, 8:91–101.
- Higgins, S. I., Nathan, R., e Cain, M. (2003). Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology*, 84(8):1945–1956.
- Higgins, S. I. e Richardson, D. (1999). Predicting plant migration rates in a changing world: The role of long-distance dispersal. *The American Naturalist*, 153(5):464–475.
- Johnson, D., Liebhold, A., Tobin, P., e Bjornstad, O. (2006). Allee effects and pulsed invasion by the gypsy moth. *Nature*, 444(16):361–363.
- Koenig, W. e Ashley, M. (2003). Is pollen limited? the answer is blowing in the wind. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(4):157–159.
- Kot, M. (1992). Discrete-time travelling waves: Ecological examples. *Journal of Mathematical Biology*, 30:413–436.
- Kot, M., Lewis, M., e van den Driessche, P. (1996). Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77(7):2027–2042.
- Kot, M. e Schaffer, W. (1986). Discrete-time growth-dispersal models. *Mathematical Bioscience*, 80:109–136.
- Levin, S., Muller-Landau, H., Nathan, R., e Chave, L. (2003). The ecology and evolution of seed dispersal: A theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34:575–604.
- Lewis, M. e Kareiva, P. (1993). Allee dynamics and the spread of invading organisms. *Theoretical Population Biology*, 43:141–158.
- Liebhold, A. e Tobin, P. (2008). Population ecology of insect invasions and their management. *Annual Review of Entomology*, 53:387–408.
- Lutscher, F. (2007). A short note on short dispersal events. *Bulletin of Mathematical Biology*, 6:9182–9189.
- McCarthy, M. (1997). The allee effect, finding mates and theoretical models. *Ecological Modelling*, 103:99–102.
- Medlock, J. e Kot, M. (2003). Spreading disease: integro-differential equations old and new. *Mathematical Bioscience*, 184:201–222.
- Mollison, D. (1972). Possible velocities for a simple epidemic. *Advances in Applied Probability*, 4(2):233–257.
- Mollison, D. (1977). Spatial contact models for ecological and epidemic spread. *J.R. Statist. Soc.*, 39(3):283–326.
- Murray, J. D. (1989). *Mathematical Biology*. Springer, N. York.
- Nathan, R. e Muller-Landau, H. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(7):278–285.

- Nathan, R., Perry, G., Cronin, J., Strand, A., e Cain, M. (2002). Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos*, 103(2):261–273.
- Neubert, M., Kot, M., e Lewis, M. (1995). Dispersal and pattern formation in a discrete-time predator-prey model. *Theoretical Population Biology*, 48:7–43.
- Okubo, A. e Levin, S. (1989). A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. *Ecology*, 70:329–338.
- Okubo, A. e Levin, S. (2001). *Diffusion and ecological problems: Modern perspective*. Springer-Verlag, New York.
- Overcamp, T. (1976). A general gaussian diffusion-deposition model for elevated point source. *Journal of Applied Meteorology*, 15:1167–1171.
- Parker, I. (2004). Mating patterns and rates of biological invasion. *Proceedings of the Natural Academy of Science*, 101:13695–13696.
- Pauchard, A. e Shea, K. (2006). Integrating the study of non-native plant invasions across spatial scales. *Biological Invasions*, 8:399–413.
- Portnoy, S. e Willson, M. (1993). Seed dispersal curves: behavior of the tail of the distribution. *Evolutionary Ecology*, 7:25–44.
- Scheuring, I. (1999). Allee effect increases the dynamical stability of populations. *J. theor. Biol.*, 199:407–414.
- Shigesada, N., Kawasaki, K., e Takeda, Y. (1995). Modeling stratified diffusion in biological invasions. *The American Naturalist*, 146(2):229–251.
- Skellam, J. (1951). Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38:196–218.
- Stephens, P. e Sutherland, W. (1999). What is the allee effect? *Oikos*, 87:185–190.
- Takasu, F., Yamamoto, N., Kawasaki, K., Togashi, K., Kishi, Y., e Shigesada, N. (2000). Modeling the expansion of an introduced tree disease. *Biological Invasions*, 2:141–150.
- Taylor, C. M. e Hastings, A. (2005). Allee effects in biological invasions. *Ecology Letters*, 8:895–908.
- van der Pijl, L. (1982). *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, New York.
- Veit, R. e Lewis, M. (1996). Dispersal, population growth and the allee effect: Dynamics of the house finch invasion of eastern north america. *The American Naturalist*, 148(2):255–274.
- Wang, M. e Kot, M. (2001). Speeds of invasion in a model with strong or weak allee effects. *Mathematical Bioscience*, 171:83–97.
- Wang, M., Kot, M., e Neubert, M. (2002). Integrodifference equations, allee effects, and invasions. *Journal of Mathematical Biology*, 44:150–168.
- Willson, M. e Traveset, A. (2000). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CAB, 2 edition.