



Universidade Federal do ABC

KAREN AMARAL DE OLIVEIRA

# **Estudos de movimentação animal com memória espacial associada e dinâmicas populacionais específicas**

Durante o desenvolvimento deste trabalho o autor recebeu auxílio financeiro do CNPq  
(134072/2016-2)

**Santo André, 2017**





Universidade Federal do ABC

**Universidade Federal do ABC**

**Centro de Matemática, Computação e Cognição**

**Karen Amaral de Oliveira**

**Estudos de movimentação animal com memória espacial associada e dinâmicas populacionais específicas**

**Orientadora: Profa. Dra. Juliana Militão Berbert**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Matemática da UFABC, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Matemática .

ESTA É A VERSÃO ORIGINAL DA DISSERTAÇÃO,  
TAL COMO SUBMETIDA À COMISSÃO JULGADORA.

**Santo André, 2017**

**Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do ABC**  
Elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da UFABC  
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Oliveira, Karen Amaral de

Estudos de movimentação animal com memória espacial associada e dinâmicas populacionais específicas / Karen Amaral de Oliveira. — 2017.

144 fls. : il.

Orientadora: Juliana Militão da Silva Berbert

Dissertação (Mestrado) — Universidade Federal do ABC, Programa de Pós-Graduação em Matemática, Santo André, 2017.

1. Modelagem Matemática. 2. Movimentação Animal. 3. Equações de Reação Difusão-Advecção. 4. Crescimentos Populacionais. 5. Difusão Comum e Difusão Anômala. I. Berbert, Juliana Militão da Silva. II. Programa de Pós-Graduação em Matemática, 2017. III. Título.

Este exemplar foi revisado e alterado em relação à versão original, de acordo com as observações levantadas pela banca no dia da defesa, sob responsabilidade única do autor e com a anuência de seu orientador.

Santo André, 29 de Janeiro de 2018.

Assinatura do autor: Karen Annaual de Oliveira

Assinatura do orientador: Juliano Subert

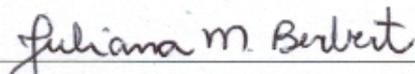


**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO**  
**Fundação Universidade Federal do ABC**  
**Programa de Pós-Graduação em Matemática**

Avenida dos Estados, 5001 – Bairro Santa Terezinha – Santo André – SP  
CEP 09210-580 · Fone: (11) 4996-0017  
ppg.matematica@ufabc.edu.br

**FOLHA DE ASSINATURAS**

Assinaturas dos membros da Banca Examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Dissertação de Mestrado da candidata Karen Amaral de Oliveira, realizada em 21 de dezembro de 2017:

  
\_\_\_\_\_  
Prof.(a) Dr.(a) **Juliana Militão da Silva Berbert** (Universidade Federal do ABC) – Presidente

  
\_\_\_\_\_  
Prof.(a) Dr.(a) **Roberto Andre Kraenkel** (Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho) –  
Membro Titular

  
\_\_\_\_\_  
Prof.(a) Dr.(a) **Roberto Venegeroles Nascimento** (Universidade Federal do ABC) – Membro Titular

\_\_\_\_\_  
Prof.(a) Dr.(a) **Renato Mendes Coutinho** (Universidade Federal do ABC) – Membro Suplente

\_\_\_\_\_  
Prof.(a) Dr.(a) **Renato Vicente** (Universidade de São Paulo) – Membro Suplente



## DEDICATÓRIA

Uma dedicatória pode ser um texto bonito sobre como e quem são as pessoas que dedicamos nosso trabalho. Prefiro dizer: vocês sabem que é para vocês.



## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Juliana M. Berbert por ter me guiado e exigido sempre mais de mim sabendo que eu conseguiria: muito obrigada por acreditar em mim e me estimular a sempre melhorar.

Agradeço a Pedro Ivo da Cruz por ser meu maior suporte técnico e emocional. Muito obrigada por estar aqui quando precisei.

Agradeço aos corpos docente e discente do Programa de Pós-Graduação em Matemática pelo apoio e caféina compartilhada.

Agradeço também ao CNPq por financiar esse trabalho.

Por fim, agradeço a você, leitor, que parou para ler meus agradecimentos.



*I'm still standing*  
*(Yeah Yeah Yeah)*  
— Elton John



## RESUMO

Neste trabalho, procuramos compreender um pouco mais sobre movimentação animal. Uma das formas de se estudar movimentação animal é a partir de modelos de equação de reação-difusão, na qual a parte reativa representa a dinâmica populacional e parte difusiva a dispersão aleatória da população. Existem mecanismos que influenciam essa dispersão como por exemplo, a memória espacial, que induz um movimento direcional na população. Assim, nosso modelo apresenta um termo de advecção induzida pela memória dos indivíduos a qual se recordam dos locais visitados recentemente e pretendem evitá-los, um termo de dispersão aleatória e um termo reativo, para o qual consideramos quatro funções de crescimento populacional são elas: (i) Exponencial; (ii) Logística; (iii) Efeito Allee Fraco e (iv) Efeito Allee Forte. Logo, nosso modelo é dado por um sistema de duas equações diferenciais acopladas não-lineares: uma que descreve a dinâmica da memória e outra para a população. Neste trabalho, apresentamos estudos analíticos da velocidade de onda viajante para as diferentes dinâmicas populacionais e os estudos numéricos das soluções do espaço unidimensional, estudamos o alcance populacional para compreendermos numericamente o efeito que os parâmetros considerados têm na dispersão dos indivíduos. Nossos resultados mostram que as velocidades de onda mínimas para o crescimento exponencial e logístico são iguais independente da presença de memória e que a dispersão populacional é dependente das taxas de memória, de crescimento, capacidade de suporte e limiar dessa população; ou seja, a combinação destes parâmetros alteram os comportamentos dispersivos da população, podendo ser sub-difusivo, difusivo ou super-difusivo.

**Palavras-chave:** movimentação animal, memória espacial, dinâmica populacional, modelo matemático, equação da reação-difusão-advecção, difusão normal, difusão anômala, crescimento exponencial, crescimento logístico, efeito Allee fraco, efeito Allee forte



## ABSTRACT

The reaction-diffusion equation is one of the possible ways for modeling animal movement, where the reactive part stands for the population growth and the diffusive part for random dispersal of the population. There are some mechanisms that affect the movement, such as spatial memory, which results in a bias for one direction of dispersal. Thus a spatial memory can be modelled as an advective term on a population movement dynamics. Our model is composed of a coupled partial differential equation system with two equations, one for the population dynamics and the other for the memory density distribution. The population is modelled by a reaction-diffusion-advection equation where the diffusive term is the population random movement, the advective term is due to spatial memory and the reactive term is one of the following growth functions: (i) Exponential; (ii) Logistic; (iii) Weak Allee Effect and (iv) Strong Allee Effect. In the analytic studies of the system, we have obtained the travelling wave speed for each case above. We show that the travelling wave speeds of the exponential and logistic growth are the same with or without memory. In the numerical analysis, we have studied how the reach of the population is affected by different values of the parameters: memory, growth rate, carrying capacity and threshold. The combination of these parameters causes the population to have normal or anomalous diffusion: subdiffusion and superdiffusion.

**Keywords:** animal movement, spatial memory, population dynamics, mathematical model, reaction-diffusion-advection equation, normal diffusion, anomalous diffusion, exponential growth, logistic growth, weak Allee effect, strong Allee effect



# CONTEÚDO

Introdução	1	
<b>1</b>	<b>MODELOS DE MOVIMENTAÇÃO POPULACIONAL</b>	<b>3</b>
1.1	Dinâmica Populacional	3
1.1.1	Crescimento Exponencial ou Modelo de Malthus	4
1.1.2	Crescimento Logístico ou Modelo de Verhulst	5
1.1.3	Efeito Allee	6
1.2	Dinâmica Espacial	8
1.3	Modelos com Dinâmicas Espaciais e Populacionais	9
1.4	Modelo Proposto	10
1.4.1	Adimensionalização para a Solução Analítica	12
1.4.1.1	Sem crescimento populacional	12
1.4.1.2	Crescimento Exponencial	13
1.4.1.3	Crescimento Logístico	13
1.4.1.4	Efeito Allee Fraco	14
1.4.1.5	Efeito Allee Forte	15
1.4.2	Adimensionalização para a Solução Numérica	16
1.4.2.1	Sem crescimento	16
1.4.2.2	Crescimento Exponencial	17
1.4.2.3	Crescimento Logístico	18
1.4.2.4	Efeito Allee Fraco	18
1.4.2.5	Efeito Allee Forte	19
1.4.3	Relação entre as adimensionalizações	20
<b>2</b>	<b>ABORDAGENS ANALÍTICAS</b>	<b>23</b>
2.1	Sem crescimento populacional	30
2.2	Crescimento Exponencial	31
2.3	Crescimento Logístico	32
2.4	Efeito Allee Fraco	34

2.5	Efeito Allee Forte	35
3	ABORDAGENS NUMÉRICAS	41
3.1	Método de Linhas	42
3.2	Alcance da População, $x_p(t)$	43
3.2.1	Sem Dinâmica Populacional	45
3.2.2	Com Dinâmica Populacional	49
3.2.2.1	Crescimento Exponencial	51
3.2.2.2	Crescimento Logístico	59
3.2.2.3	Efeito Allee	68
3.2.2.3.1	Efeito Allee Fraco . . . . .	68
3.2.2.3.2	Efeito Allee Forte . . . . .	77
4	CONCLUSÕES	91
	Apêndices	95
A	Derivação da Equação da Difusão	95
A.1	Passeios Aleatórios	95
A.2	Fluxos	100
A.3	Solução das Equações	102
B	Onda Viajante para Equação de Reação-Difusão	105
B.1	Crescimento Exponencial	106
B.2	Crescimento Logístico	107
B.3	Efeito Allee Fraco	108
B.4	Efeito Allee Forte	109
C	Aproximação Adiabática	111
	Referências Bibliográficas	112

# INTRODUÇÃO

Ferramentas matemáticas são frequentemente utilizadas para responderem problemas biológicos: por exemplo, crescimento de populações [1–3], dinâmicas entre presas e predadores [4–6], epidemiologia [7–9]. Estes modelos matemáticos aplicados em biologia mesmo quando desconsideram o espaço como um fator importante podem ter diversos temas e considerar relações intra e inter-específicas distintas. Logo, ao considerarmos a importância do espaço nas relações biológicas outras formas de resolver estes problemas podem ser necessárias de acordo com o que se quer estudar [10–13].

Modelos que incluem a movimentação de indivíduos em sua dinâmica são importantes ferramentas nos estudos ecológicos de invasão ou migração, por exemplo [14–16]. Partindo de modelos contínuos para movimentação animal, o método mais usual de modelagem é dado pela equação de reação-difusão, na qual a parte reativa é referente às dinâmicas populacionais consideradas e a parte difusiva modela a dispersão aleatória desta população pelo espaço definido.

Sabemos que existem mecanismos que influenciam a movimentação de uma população como é o caso, por exemplo, da memória espacial, que induz um movimento direcional na população. Em nosso trabalho, consideramos a memória dos indivíduos, que se recordam de locais que visitaram recentemente e pretendem evitá-los.

Por exemplo, pode-se explorar a dinâmica de recursos já que a memória pode ser compreendida como tempo para um *patch* tornar-se atrativo novamente. Isso é interessante em temas de conservação e comunidades ecológicas [17, 18].

Nota-se que ao introduzirmos a memória espacial em nosso modelo, a dinâmica da população apresenta também um termo advectivo. Sendo assim, o modelo apresenta um termo de advecção induzida pela memória dos indivíduos, um termo de dispersão aleatória e um termo reativo, para o qual consideramos dinâmicas de crescimento populacional, são elas crescimento exponencial, logístico e o Efeito Allee; na qual, consideramos tanto o Fraco quanto Forte.

Esta dissertação está organizada como segue: no Capítulo 1, estudamos as funções de crescimento que trabalharemos nesta dissertação, modelos de movimentação animal e o modelo proposto bem como suas adimensionalizações para as soluções analíticas

e numéricas. No Capítulo 2, estudamos nosso modelo e encontramos pontos de estabilidade e a existência de onda viajante, bem como casos em que podemos definir uma expressão de velocidade de onda viajante mínima. Apresentamos no Capítulo 3 os resultados numéricos obtidos por meio de implementações para diversos casos e comportamentos esperados para os parâmetros escolhidos no modelo proposto. Já no Capítulo 4, discutimos as principais conclusões obtidas neste trabalho, vinculando resultados analíticos e numéricos. Nos Apêndices, reunimos resultados pré-estabelecidos que são parte crucial das discussões desta dissertação e, portanto, muito importantes para serem omitidas.

# 1

## MODELOS DE MOVIMENTAÇÃO POPULACIONAL

Modelos populacionais são ferramentas úteis para descrever comportamentos relativos a uma população que se deseja estudar. Questões como crescimento, movimentação e os estímulos para tal população se mover podem ser incluídas nestes estudos populacionais. Considerando modelos com movimentação da população pelo espaço, nesta dissertação descrevemos como certas particularidades dos indivíduos afetam a dispersão desta população.

Assim, neste capítulo apresentamos algumas formas de responder as questões sobre o crescimento da população, sua movimentação e o estímulo que consideramos para a população se movimentar mais pelo espaço. Isto é, começamos apresentando as diferentes dinâmicas populacionais trabalhadas nesta dissertação e inserimos a movimentação aleatória dos indivíduos como apresentados nas equações difusão e reação-difusão [19–23].

Contudo, a movimentação aleatória não é a única observada na natureza; afinal, existem inúmeros fatores que influenciam na movimentação e crescimento dos indivíduos como por exemplo, sazonalidade de recursos [24–27], heterogeneidade do espaço [28–31], presença de predadores [32–34], ausência de recursos [35–40], o fato desses animais serem migratórios [41–43] e até mesmo memória espacial [44–50].

Por fim, apresentamos o modelo de movimentação animal que inclui dinâmica de crescimento populacional e memória espacial como proposta em [51, 52].

### 1.1 DINÂMICA POPULACIONAL

Estudos de crescimento populacional analisam as relações entre os indivíduos de uma população, sendo importante conhecer algumas características desta população, como seu tamanho (número de indivíduos), taxa de crescimento, fecundidade, mortalidade e, se for relevante para o estudo, a estruturação em machos e fêmeas ou em faixas etárias,

filhotes-adultos-idosos, por exemplo. Além disso, estudos de variações populacionais no tempo com equações diferenciais têm pelo menos 200 anos: o modelo proposto por Malthus data de 1798 e ainda hoje é apresentado aos estudantes como uma ferramenta possível e utilizado na construção de modelos [1, 2].

### 1.1.1 Crescimento Exponencial ou Modelo de Malthus

O crescimento malthusiano considera que a população cresce exponencialmente ao longo do tempo; ou seja, consideramos a existência de somente uma *taxa de crescimento* para que esta população cresça e supomos que não há nenhuma limitação ambiental neste crescimento. Esta dinâmica populacional é representada pela Eq.(1).

$$\frac{du}{dt}(t) = ru, \quad (1)$$

onde de  $r$  é a taxa de crescimento da população, e a solução desta equação diferencial ordinária (EDO) dada a condição inicial  $u_0$  é  $u(t) = u_0 e^{rt}$ . Repare que quando temos  $r > 0$  a população cresce indefinidamente; ou seja, sem atingir um valor máximo; quando  $r < 0$  esta população decresce a partir de um tempo  $t_e > 0$  e, quando  $r = 0$ , a população permanece constante, pois não há variação populacional. Essas conclusões sobre o crescimento exponencial podem ser verificadas nas soluções numéricas apresentadas na Fig. 1.

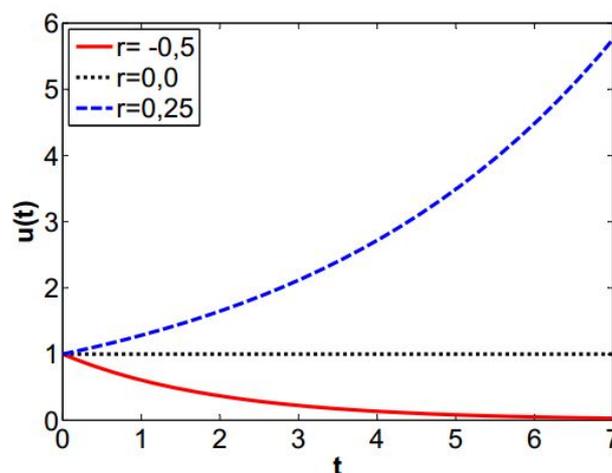


Fig. 1: Soluções numéricas para Eq.(1) com condição inicial  $u_0 = 1$  em que verificamos as condições de crescimento populacional de  $r$ .

Note que é um bom modelo para curtos intervalos de tempo, como em estágios iniciais de população de bactérias. Todavia, se existir qualquer restrição ao crescimento desta população, como saturações da população no ambiente é mais conveniente a utilização de outros modelos, como por exemplo o modelo logístico que apresentamos a seguir.

### 1.1.2 Crescimento Logístico ou Modelo de Verhulst

Um dos principais problemas do crescimento exponencial é a suposição de que o crescimento desta população é ilimitado. Todavia, ao considerarmos que existe uma *capacidade de suporte* do ambiente,  $K$ ; ou seja, que existe uma quantidade limite desta população que o ambiente suporta, a população não cresce indefinidamente, por esta limitação ambiental.

A suposição de que existe uma quantidade de indivíduos da população que o ambiente suporta surgiu com o modelo de Verhulst (1838) ou modelo logístico, que apresentamos na Eq.(2).

$$\frac{du}{dt}(t) = ru \left( 1 - \frac{u}{K} \right) ; \quad (2)$$

$r$  é taxa de crescimento igual à definida para o crescimento exponencial e precisamos que  $K \neq 0$ , sempre. Além disso, podemos calcular a solução da EDO em (2), que é da forma

$$u(t) = \frac{Ku_0}{u_0 + (K - u_0)e^{-rt}} ,$$

em que  $u_0$  é a condição inicial da população. Note que quando  $u(t) = K$ ; ou seja, o tamanho da população é igual ao tamanho máximo que o ambiente suporta de tal população, não há variação populacional e o sistema atinge seu estado estacionário. A relação mais importante para o modelo logístico é a do tamanho da população com a capacidade de suporte. Isto é, se  $u(t) < K$ , a população cresce até a capacidade de suporte; se  $u(t) > K$  ocorre decréscimo populacional até atingir a capacidade de suporte e se  $u(t) = K$ , não há variação populacional. Verificamos tais condições de  $u(t)$  na Fig.2.

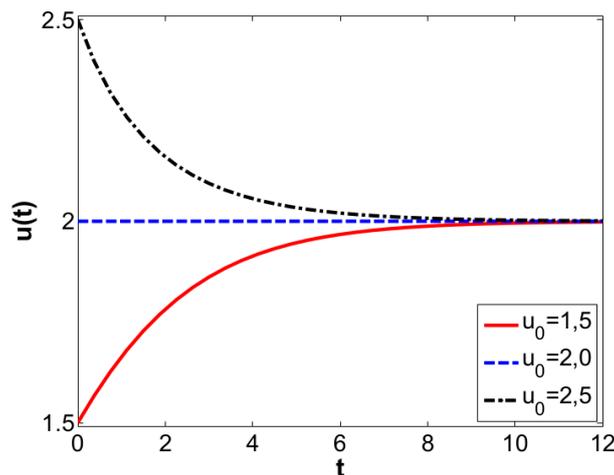


Fig. 2: Soluções numéricas para a Eq.(2) em que consideramos  $r = 0,5$ ;  $K = 2,0$  e diferentes condições iniciais para verificarmos se o proposto para  $u(t)$  se aplica.

### 1.1.3 Efeito Allee

O Efeito Allee, ou Efeito de Allee, ocorre principalmente em populações com baixo índice populacional ou em casos em que os indivíduos estão muito dispersos no ambiente [3,53–55]. Isto é, populações em que a dificuldade de se encontrar um parceiro é maior, seja por conta de baixa densidade populacional como um todo ou desequilíbrio na quantidade de machos e fêmeas, por exemplo.

Sendo assim, a maior contribuição de Allee é a consideração de que baixas populações influenciam o crescimento da população tanto quanto a competição intra-específica. Por exemplo, Allee provou que peixinhos dourados (*Carassius auratus*) atingem os níveis químicos ótimos para viverem em um aquário quando estão em maior número [56].

Além disso, separamos o Efeito Allee em dois casos: **Efeito Allee Forte** e **Efeito Allee Fraco**, cuja principal diferença está no fato que existe uma população mínima para que haja crescimento populacional no Efeito Allee Forte, um *limiar*. Não havendo este limiar, o Efeito Allee é do tipo Fraco.

Existem inúmeras funções de crescimento do tipo Efeito Allee [57]. Assim, em vez de apresentarmos versões generalizadas para os Efeitos Allee Fraco e Forte, apresentamos diretamente a forma que utilizamos ao longo deste trabalho. Logo, apresentamos na Eq.3 o Efeito Allee Fraco e na Eq.4 o Efeito Allee Forte.

$$\frac{du}{dt}(t) = \frac{r}{K}u^2 \left(1 - \frac{u}{K}\right), \quad \text{Efeito Allee Fraco;} \quad (3)$$

$$\frac{du}{dt}(t) = ru \left(\frac{u}{L} - 1\right) \left(1 - \frac{u}{K}\right), \quad \text{Efeito Allee Forte.} \quad (4)$$

É importante observar que  $r, K, L \neq 0$  onde  $r$  é a taxa de crescimento,  $K$  a capacidade de suporte e  $L$  o limiar desta população; a condição  $L \ll K$  é extremamente importante e biologicamente significa que o tamanho mínimo de uma população não pode ser superior à quantidade suportada pelo ambiente de indivíduos da população.

Condições similares às obtidas para o crescimento logístico são verificadas para o Efeito Allee Fraco, por ser dependente de sua capacidade de suporte e não possuir limiar. Para o Efeito Allee Forte temos que considerar o limiar,  $L$ , em nossos estudos. Isto é, se  $L < u(t) < K$ , a população cresce, se  $u(t) < L$  ou  $u(t) > K$  haverá decréscimo populacional e se  $u(t) = L$  ou  $u(t) = K$  não teremos variações populacionais. Apresentamos as soluções numéricas para as Eqs.(3) e (4) nas Figs.3a e 3b, respectivamente.

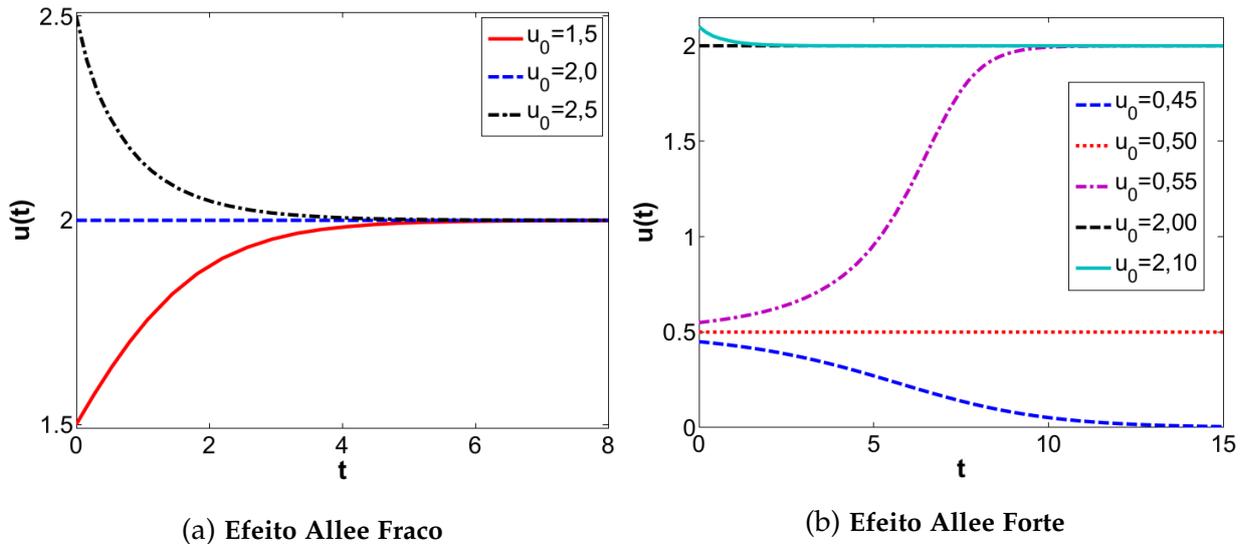


Fig. 3: Soluções numéricas para o Efeito Allee, para  $r = 0,5$  e  $K = 2,0$ . Em (a) consideramos a Eq.(3) para diferentes condições iniciais. O comportamento é parecido com o crescimento logístico. Em (b), consideramos a Eq.(4) com  $L = 0,5$  para diferentes condições iniciais. Note que para  $u_0 = 0,45 < L$ , a população é extinta.

Note que na Fig.3b que se a população não for maior que o limiar, ela eventualmente será extinta. Biologicamente, isso acontece, por exemplo, pela dificuldade de encontrar parceiros para a reprodução [58–60].

Estas funções de crescimento apresentadas não levam em consideração o espaço de maneira explícita. Para o estudo de movimentação é preciso incluir o espaço explicitamente. A forma mais simples de se inserir a componente espacial em um modelo é considerarmos que esta população se movimenta de maneira aleatória e, assim, trabalhamos com uma equação diferencial parcial (EDP): a equação da difusão ou de calor.

## 1.2 DINÂMICA ESPACIAL

Modelos sobre a movimentação de indivíduos pelo espaço são necessários para a compreensão de mecanismos de movimentação. É um tema recorrente em estudos de invasões ecológicas ou migrações [61,62].

Para uma movimentação essencialmente aleatória utiliza-se a equação da difusão. Se existe um sentido preferencial nesta movimentação, acrescenta-se o termo da advecção e obtém-se a chamada equação da advecção-difusão ou convecção-difusão. Existem dois métodos de se obter a derivação da equação da difusão: por *passeios aleatórios* [63,64] ou por *fluxos* [65], como apresentado no Apêndice A. Ressaltamos que os cálculos são feitos para uma dimensão espacial para simplificar a obtenção; contudo, se alterar alguns aspectos da manipulação algébrica, pode-se trabalhar com mais dimensões. As equações da Difusão e a da Advecção-Difusão (ou Convecção Difusão) são:

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2}, \quad \text{Equação da Difusão;} \quad (5)$$

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} - j \frac{\partial u(x, t)}{\partial x}, \quad \text{Equação da Advecção-Difusão.} \quad (6)$$

Assim, na construção de modelos espaciais, nota-se que o argumento de passeio aleatório funciona bem para partículas ou muitas situações de movimentação animal (como o clássico exemplo do inseto passeando de planta em planta [63] ou um animal em busca de alimento [66]) [21,67]. A equação de difusão obtida a partir de fluxos é frequentemente associada ao movimento de moléculas, fluídos ou elementos químicos; assim, tem seu uso em aplicações para química ou física [68,69], por exemplo. Note que existem exemplos de uso da equação de difusão nas ciências humanas [70,71].

### 1.3 MODELOS COM DINÂMICAS ESPACIAIS E POPULACIONAIS

Para uma população que se move pelo espaço e cresce ao longo do tempo usam-se modelos chamados de equações de reação-difusão (7),

$$\underbrace{\frac{\partial u}{\partial t}}_{\text{variação no tempo}} = D \underbrace{\left( \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \right)}_{\text{difusão}} + \underbrace{f(u, x, t)}_{\text{dinâmica de crescimento}}, \quad (7)$$

onde  $D$  é a constante de difusão<sup>1</sup>.

Historicamente, um dos primeiros modelos biológicos a considerar o movimento difusivo (ou o que alguns autores chamam de equação fickiana) e uma dinâmica populacional foi o modelo de Fisher-Kolmogorov-Piskunov-Petrovskii, Fisher-KPP, (1937) [22, 23]. Skellam (1951) utilizou esta equação no estudo de ecologia [19, 72]; além disso, pode-se aplicar o efeito de Allee em equações de reação difusão [65].

Destacamos dois trabalhos importantes, de Fisher e de Skellam. Em *The Wave of advance of advantageous genes* (1937) [22], **Fisher** foca seus estudos em um habitat linear, como a orla do mar. Seu trabalho em genética estudou a propagação de um gene vantajoso utilizando as ondas viajantes - cuja vantagem é a maior chance de sobrevivência do indivíduo que possui tal gene, cujo modelo é descrito na Eq.(8):

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru(1 - u); \quad (8)$$

note o crescimento populacional dado pelo modelo logístico como proposto em 1.1.2.

Em *Random Dispersal in Theoretical Populations* (1951) [19], **Skellam** estabeleceu uma relação entre o passeio aleatório e a movimentação dos indivíduos de uma população e considerou a difusão como uma descrição da dispersão pelo ambiente desta população, apresentando a solução fundamental da equação de difusão em coordenadas polares. Ele também apresentou um exemplo sobre a dispersão do crescimento dos carvalhos pós era do gelo.

O modelo de Skellam, Eq.(9), considera o crescimento exponencial, apresentado em 1.1.1, pelo fato que se uma população for muito pequena ou mostrar tendência a decair este crescimento populacional pode ser utilizado.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru. \quad (9)$$

<sup>1</sup> Ressaltamos que em algumas situações  $D$  não é uma constante.

No caso do Efeito Allee, exemplos que trabalham esta dinâmica populacional podem ser encontradas em [73–75], entre outros casos.

## 1.4 MODELO PROPOSTO

Com todo o apresentado nas seções 1.1, 1.2 e 1.3, descrevemos o problema tratado nesta dissertação.

A movimentação aleatória pelo espaço não é a única forma de movimento que um indivíduo ou população pode apresentar. Podemos verificar que inúmeros mecanismos vão influenciar em como ocorre esta movimentação e, assim, como o modelo será descrito, [76–79]. Em se tratando da movimentação de uma população animal, os mecanismos de movimentação individuais da população influenciam a movimentação da população. Os tipos de mecanismos de movimentação individual, de acordo com Mueller (2008) [80] são:

- **Orientados**, que assumem taxia e a existência de sugestões perceptuais;
- **Não-orientados**, que são baseados na movimentação aleatória e processos difusivos;
- **Dependentes da Memória**, que assumem conhecimento prévio do ambiente pela população.

Nosso modelo descreve a redistribuição espacial de uma população com crescimento populacional e memória espacial através de um sistema com duas equações diferenciais parciais acopladas: uma equação para a população e outra para a memória. Este modelo é baseado no proposto por Berbert e Lewis [51, 52], na qual consideramos que o crescimento da população também altera o comportamento da redistribuição populacional.

Assim, propomos um modelo em que um grupo de indivíduos se movimenta pelo espaço considerando a memória de locais visitados recentemente evitando retornar a esses locais, e que possui variação no número de indivíduos. Isto é, partindo dos passeios aleatórios com memória, define-se uma equação de advecção-difusão em que acoplamos termos de crescimento populacional. No caso do modelo proposto, desejamos verificar como a memória espacial e as funções de crescimento populacionais

apresentadas na Seção 1.1 influenciam na movimentação da população. Apresentamos a seguir nosso modelo em que consideramos  $u(x, t)$  a densidade populacional em  $x$  no tempo  $t$  e  $w(x, t)$  é a distribuição de memória em  $x$  no tempo  $t$ .

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t}(x, t) = \alpha u(1 - w) - \frac{w}{\mu} ; \\ \frac{\partial u}{\partial t}(x, t) = \underbrace{-\frac{\partial}{\partial x} \left[ u \left( 2M_2 \frac{\partial}{\partial x} \log(1 - w) - M_1 \right) \right]}_{\text{advecção induzida pela memória}} + \underbrace{M_2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}}_{\text{difusão}} + \underbrace{f(u, x, t)}_{\text{termo reativo}} . \end{cases} \quad (10)$$

Onde  $\alpha$  é taxa de criação de memória,  $\mu$  é a taxa de decaimento da memória,  $M_1$  representa a preferência por uma direção e  $M_2$ , o coeficiente de difusão; por ter retorno negativo,  $\log(1 - w)$  representa que os indivíduos saem dos locais de alta memória para os de baixa memória, e  $f(u, x, t)$  é uma das seguintes funções de crescimento:

$f(u, x, t) = ru$	<b>Crescimento Exponencial;</b>
$f(u, x, t) = ru \left( 1 - \frac{u}{K} \right)$	<b>Crescimento Logístico;</b>
$f(u, x, t) = \frac{r}{K} u^2 \left( 1 - \frac{u}{K} \right)$	<b>Efeito Allee Fraco;</b>
$f(u, x, t) = ru \left( 1 - \frac{u}{K} \right) \left( \frac{u}{L} - 1 \right)$	<b>Efeito Allee Forte.</b>

Estudamos a Eq.(10) de forma analítica e numérica. Uma das formas para facilitar nossos estudos será adimensionalizando o modelo para cada diferente função de crescimento considerada [81].

As dimensões do modelo na Eq.(10), temos  $[t] = \text{tempo}$ ,  $[x] = \text{espaço}$ ,  $[u] = \frac{\text{indivíduos}}{\text{espaço}}$ ,  $[w] = \text{sem dimensão}$ , com parâmetros possuem as seguintes dimensões  $[\alpha] = \frac{\text{espaço}}{\text{indivíduos} \cdot \text{tempo}}$ ,  $[\mu] = \text{tempo}$ ,  $[M_1] = \frac{\text{espaço}}{\text{tempo}}$ ,  $[M_2] = \frac{\text{espaço}^2}{\text{tempo}}$ . Além disso, onde cabe, as funções de crescimento possuem as seguintes dimensões  $[r] = \frac{1}{\text{tempo}}$ ,  $[K] = [L] = \frac{\text{indivíduos}}{\text{espaço}}$ .

Pelo fato que a existência de preferência na direção encobriria os efeitos da advecção induzidos pela memória que estamos estudando, consideramos que  $M_1 = 0$  na Eq.(10). Ou seja, a população não possui qualquer preferência de sentido em sua redistribuição.

## 1.4.1 Adimensionalização para a Solução Analítica

Propomos as mudanças de variáveis apresentadas na Eq.(11) para adimensionalizar a Eq.(10). Pela dependência de  $f(u, x, t)$ , faros estes estudos separadamente.

$$\tilde{t} = \frac{\alpha^2}{M_2} t ; \tilde{x} = \frac{\alpha}{M_2} x ; \tilde{u} = \mu \alpha u . \quad (11)$$

## 1.4.1.1 Sem crescimento populacional

Desconsiderando qualquer crescimento populacional; isto é, trabalhando com o modelo proposto em [51,52] e fazendo as substituições de variáveis da Eq.(11), temos:

$$\begin{cases} \frac{\alpha^2}{M_2} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{\alpha}{\alpha \mu} \tilde{u}(1-w) - \frac{w}{\mu} ; \\ \frac{1}{\alpha \mu} \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{M_2}{\alpha^2} \frac{\alpha}{M_2} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \frac{\tilde{u}}{\alpha \mu} \frac{M_2 \alpha}{M_2} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{M_2 \alpha^2}{M_2^2} \frac{M_2}{\alpha^2} \frac{1}{\alpha \mu} \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} ; \end{cases}$$

que rearranjamos e simplificamos de forma que:

$$\begin{cases} \frac{\alpha^2}{M_2} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{1}{\mu} (\tilde{u}(1-w) - w) ; \\ \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \tilde{u} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} . \end{cases}$$

Definimos:

$$\epsilon = \frac{\alpha^2 \mu}{M_2} ; \quad (12)$$

note que  $\epsilon$  é dependente das taxas de memória,  $\alpha$  e  $\mu$ , e do coeficiente de difusão de (10),  $M_2$ . Logo, o modelo adimensionalizado para uma população que não possui crescimento populacional é:

$$\begin{cases} \epsilon \frac{\partial w}{\partial t} = u(1-w) - w , \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} . \end{cases} \quad (13)$$

Notamos que para facilitar a visualização, os termos da Eq.(13) são adimensionais,  $t = \tilde{t}$ ,  $x = \tilde{x}$  e  $u = \tilde{u}$ .

1.4.1.2 *Crescimento Exponencial*

Considerando o crescimento exponencial, Subseção 1.1.1, no modelo da Eq.(10), fazemos a mudança de variáveis da Eq.(11):

$$\begin{cases} \frac{\alpha^2}{M_2} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{\alpha}{\alpha\mu} \tilde{u}(1-w) - \frac{w}{\mu}; \\ \frac{1}{\alpha\mu} \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{M_2}{\alpha^2} \frac{\alpha}{M_2} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu} \frac{M_2\alpha}{M_2} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{M_2\alpha^2}{M_2^2} \frac{M_2}{\alpha^2} \frac{1}{\alpha\mu} \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + \frac{rM_2}{\alpha^2} \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu}, \end{cases}$$

a partir do qual reorganizamos os termos e obtemos:

$$\begin{cases} \frac{\alpha^2}{M_2} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{1}{\mu} (\tilde{u}(1-w) - w); \\ \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \tilde{u} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + \frac{rM_2}{\alpha^2} \tilde{u}. \end{cases}$$

Considerando a expressão para  $\epsilon$  proposta na Eq.(12) e definimos a taxa de crescimento adimensionalizada como sendo:

$$r' = \frac{rM_2}{\alpha^2}. \quad (14)$$

note que  $r'$  é dependente da taxa de criação de memória,  $\alpha$ , e do coeficiente de difusão,  $M_2$ . O modelo da Eq.(10) para o crescimento exponencial é escrito como:

$$\begin{cases} \epsilon \frac{\partial w}{\partial t} = u(1-w) - w, \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru. \end{cases} \quad (15)$$

Note que os parâmetros da Eq.(15) são não-dimensionais; ou seja,  $t = \tilde{t}$ ;  $x = \tilde{x}$ ;  $u = \tilde{u}$  e  $r = r'$ .

1.4.1.3 *Crescimento Logístico*

Dado nosso modelo proposto na Eq.(10) e a função de crescimento logística discutida em 1.1.2 e a mudança de variáveis proposta em (11), temos o seguinte sistema de EDP's:

$$\begin{cases} \frac{\alpha^2}{M_2} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{\alpha}{\alpha\mu} \tilde{u}(1-w) - \frac{w}{\mu}; \\ \frac{1}{\alpha\mu} \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{M_2\alpha}{\alpha^2 M_2} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu} \frac{M_2\alpha}{M_2} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{M_2^2\alpha^2}{M_2^2\alpha^2} \frac{1}{\alpha\mu} \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + \frac{rM_2}{\alpha^2} \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu} \left( 1 - \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu K} \right). \end{cases}$$

Rearranjamos e simplificamos os termos:

$$\begin{cases} \frac{\alpha^2}{M_2} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{1}{\mu} (\tilde{u}(1-w) - w) ; \\ \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \tilde{u} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + \frac{rM_2}{\alpha^2} \tilde{u} \left( 1 - \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu K} \right) . \end{cases}$$

Em que consideramos os valores de  $\epsilon$  e  $r$  como propostos nas Eqs.(12) e (14), respectivamente e definimos a capacidade de suporte não-dimensional como sendo:

$$K' = \alpha\mu K . \quad (16)$$

Note que a capacidade de suporte possui a mesma adimensionalização que a  $u$ , Eq.(11).

Considerando  $x = \tilde{x}$ ;  $t = \tilde{t}$ ;  $u = \tilde{u}$ ;  $r = r'$  e  $K = K'$ , apresentamos a adimensionalização para o crescimento logístico a seguir:

$$\begin{cases} \epsilon \frac{\partial w}{\partial t} = u(1-w) - w , \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru \left( 1 - \frac{u}{K} \right) . \end{cases} \quad (17)$$

#### 1.4.1.4 Efeito Allee Fraco

O Efeito Allee Fraco, como o apresentado na Subseção 1.1.3, e o modelo descrito em (10), fazemos a substituição de variáveis como propostas na Eq.(11) obtendo

$$\begin{cases} \frac{\alpha^2}{M_2} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{\alpha}{\alpha\mu} \tilde{u}(1-w) - \frac{w}{\mu} ; \\ \frac{1}{\alpha\mu} \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{M_2\alpha}{\alpha^2 M_2} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu} \frac{M_2\alpha}{M_2} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{M_2^2\alpha^2}{M_2^2\alpha^2} \frac{1}{\alpha\mu} \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + \\ \quad + \frac{rM_2}{K\alpha^2} \left( \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu} \right)^2 \left( 1 - \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu K} \right) . \end{cases}$$

O sistema pode ser reescrito como sendo:

$$\begin{cases} \frac{\alpha^2}{M_2} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{1}{\mu} (\tilde{u}(1-w) - w) ; \\ \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \tilde{u} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + \frac{rM_2}{\alpha^2 K \alpha\mu} \tilde{u}^2 \left( 1 - \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu K} \right) . \end{cases}$$

Dados os parâmetros adimensionais para  $\epsilon$ ,  $r$  e  $K$  propostos nas Eqs.(12), (14) e (16) apresentamos o modelo não-dimensional para o Efeito Allee Fraco a seguir:

$$\begin{cases} \epsilon \frac{\partial w}{\partial t} = u(1-w) - w, \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{r}{K} u^2 \left( 1 - \frac{u}{K} \right). \end{cases} \quad (18)$$

Todos os termos apresentados não possuem dimensão, mas simplificamos a notação para facilitar a compreensão do modelo prposto.

#### 1.4.1.5 Efeito Allee Forte

Consideramos o modelo dimensional da Eq.(10) e o crescimento populacional do tipo Allee Forte, apresentado na Eq.(4) da Subseção 1.1.3, para realizarmos a adimensionalização dependente das variáveis propostas na Eq.(11).

$$\begin{cases} \frac{\alpha^2}{M_2} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{\alpha}{\alpha\mu} \tilde{u}(1-w) - \frac{w}{\mu}; \\ \frac{1}{\alpha\mu} \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{M_2\alpha}{\alpha^2 M_2} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu} \frac{M_2\alpha}{M_2} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{M_2^2\alpha^2}{M_2^2\alpha^3\mu} \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + \\ + \frac{rM_2}{\alpha^2} \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu} \left( 1 - \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu K} \right) \left( \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu L} - 1 \right). \end{cases}$$

A reorganização dos termos nos dá o seguinte sistema:

$$\begin{cases} \frac{\alpha^2}{M_2} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{1}{\mu} (\tilde{u}(1-w) - w); \\ \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \tilde{u} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + \frac{rM_2}{\alpha^2} \tilde{u} \left( 1 - \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu K} \right) \left( \frac{\tilde{u}}{\alpha\mu L} - 1 \right). \end{cases}$$

Definimos  $\epsilon$  como na Eq.(12),  $r$  como na Eq.(14) e  $K$  como na Eq.(16), também definimos:

$$L' = \alpha\mu L. \quad (19)$$

Note que assim como a capacidade de suporte e a densidade populacional, o limiar também é dependente das taxas de criação e decaimento da memória,  $\alpha$  e  $\mu$ . Considere-

rando que  $x$ ,  $t$ ,  $u$ ,  $\epsilon$ ,  $r$ ,  $K$  e  $L$  são termos adimensionais, o modelo não-dimensional para o Efeito Allee Forte é:

$$\begin{cases} \epsilon \frac{\partial w}{\partial t} = u(1-w) - w, \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{r}{K} u \left( 1 - \frac{u}{K} \right) \left( \frac{u}{L} - 1 \right). \end{cases} \quad (20)$$

#### 1.4.2 Adimensionalização para a Solução Numérica

Queremos definir uma forma não-dimensional para as soluções numéricas do modelo proposto em (10). A partir do modelo dimensional e das dimensões descritas, propomos a seguinte mudança de variáveis que adimensionalizam o sistema:

$$\tilde{t} = \frac{t}{\mu}; \quad \tilde{x} = \frac{x}{\sqrt{M_2\mu}}; \quad \tilde{u} = \sqrt{M_2\mu} u. \quad (21)$$

Destas mudanças de variáveis que adimensionalizam o modelo da Eq.(10), separamos nossos estudos em casos diferentes para  $f(u, x, t) \equiv 0$  e todas as funções de crescimento que apresentamos na Seção 1.1.

##### 1.4.2.1 Sem crescimento

Desconsiderando o crescimento populacional no modelo proposto, fazemos a mudança de variáveis proposta na Eq.(21) no sistema descrito em (10).

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{\mu\alpha}{\sqrt{M_2\mu}} \tilde{u}(1-w) - \frac{\mu w}{\mu}; \\ \frac{1}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{\mu}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \frac{\tilde{u}}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{M_2}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{M_2\mu}{M_2\mu} \frac{1}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2}. \end{cases}$$

Reorganizamos e simplificamos o sistema:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \sqrt{\frac{\mu}{M_2}} \alpha \tilde{u}(1-w) - w; \\ \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \tilde{u} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2}. \end{cases}$$

Definimos o parâmetro  $\beta$ , que chamaremos de *taxa de variação de memória*,

$$\beta = \sqrt{\frac{\mu}{M_2}} \alpha, \quad (22)$$

que é dependente das taxas de memória  $\alpha$  e  $\mu$  e do coeficiente de difusão,  $M_2$ . O modelo para esta adimensionalização é:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t} = \beta u(1 - w) - w , \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1 - w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} . \end{cases} \quad (23)$$

#### 1.4.2.2 Crescimento Exponencial

Para uma população que cresce exponencialmente, nosso modelo proposto na Eq. (10) possui  $f(u, x, t)$  como descrita em (1). Dada a substituição de variáveis proposta em (21), obtemos:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{\mu \alpha}{\sqrt{M_2 \mu}} \tilde{u}(1 - w) - \frac{\mu w}{\mu} ; \\ \frac{1}{\sqrt{M_2 \mu}} \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{\mu}{\sqrt{M_2 \mu}} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \frac{\tilde{u}}{\sqrt{M_2 \mu}} \frac{M_2}{\sqrt{M_2 \mu}} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1 - w) - M_1 \right] + \frac{M_2 \mu}{M_2 \mu} \frac{1}{\sqrt{M_2 \mu}} \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + \frac{r \mu \tilde{u}}{\sqrt{M_2 \mu}} ; \end{cases}$$

que simplificamos para a seguinte forma:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \sqrt{\frac{\mu}{M_2}} \alpha \tilde{u}(1 - w) - w ; \\ \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \tilde{u} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1 - w) - \frac{M_1 \mu}{\sqrt{M_2 \mu}} \right] + \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + r \mu \tilde{u} . \end{cases}$$

Considerando  $\beta$  como proposto na Eq.(22) e definimos a taxa de crescimento adimensionalizada:

$$r = r \mu ; \quad (24)$$

ou seja, a taxa de crescimento adimensionalizada é dependente somente da taxa de decaimento da memória,  $\mu$ . Logo, o modelo é da forma:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t} = \beta u(1 - w) - w , \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1 - w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + r u . \end{cases} \quad (25)$$

Em que escrevemos  $u = \tilde{u}$ ;  $x = \tilde{x}$ ;  $t = \tilde{t}$  e  $r = r'$  para simplificar a notação do modelo.



$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{\mu\alpha}{\sqrt{M_2\mu}} \tilde{u}(1-w) - \frac{\mu w}{\mu} ; \\ \frac{1}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{\mu}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \frac{\tilde{u}}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{M_2}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{M_2\mu}{M_2\mu} \frac{1}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + \\ \qquad \qquad \qquad + \frac{r\mu}{K} \left( \frac{\tilde{u}}{\sqrt{M_2\mu}} \right)^2 \left( 1 - \frac{\tilde{u}}{\sqrt{M_2\mu}K} \right) . \end{array} \right.$$

Reorganizamos e simplificamos:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \sqrt{\frac{\mu}{M_2}} \alpha \tilde{u}(1-w) - w ; \\ \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \tilde{u} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + \frac{r\mu}{K\sqrt{M_2\mu}} \tilde{u}^2 \left( 1 - \frac{\tilde{u}}{K\sqrt{M_2\mu}} \right) . \end{array} \right.$$

Utilizamos os parâmetros  $\beta$ ,  $r$  e  $K$  como propostos nas Eqs.(22), (24) e (26) respectivamente, obtemos o modelo adimensional para o Efeito Allee Fraco:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial w}{\partial t} = \beta u(1-w) - w , \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{r}{K} u^2 \left( 1 - \frac{u}{K} \right) . \end{array} \right. \quad (28)$$

Omitimos os sinais de pontuação nos termos não-dimensionais para facilitar a compreensão do modelo.

#### 1.4.2.5 Efeito Allee Forte

Por fim, tomamos o Efeito Allee Forte, Eq.(4), como a  $f(u, x, t)$  de (10). A mudança de variáveis de (21) fica:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \frac{\mu\alpha}{\sqrt{M_2\mu}} \tilde{u}(1-w) - \frac{\mu w}{\mu} ; \\ \frac{1}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{\mu}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \frac{\tilde{u}}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{M_2}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1-w) \right] + \frac{M_2\mu}{M_2\mu} \frac{1}{\sqrt{M_2\mu}} \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + \\ \qquad \qquad \qquad + r\mu \frac{\tilde{u}}{\sqrt{M_2\mu}} \left( 1 - \frac{\tilde{u}}{\sqrt{M_2\mu}K} \right) \left( \frac{\tilde{u}}{L\sqrt{M_2\mu}} - 1 \right) . \end{array} \right.$$

Simplificamos o sistema adimensional proposto da seguinte forma:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial \tilde{t}} = \sqrt{\frac{\mu}{M_2}} \alpha \tilde{u} (1 - w) - w ; \\ \frac{\partial \tilde{u}}{\partial \tilde{t}} = -2 \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \left[ \tilde{u} \frac{\partial}{\partial \tilde{x}} \log(1 - w) - \frac{M_1 \mu}{\sqrt{M_2 \mu}} \right] + \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial \tilde{x}^2} + r \mu \tilde{u} \left( 1 - \frac{\tilde{u}}{K \sqrt{M_2 \mu}} \right) \left( \frac{\tilde{u}}{\sqrt{M_2 \mu} L} \right) . \end{cases}$$

Utilizamos os parâmetros definidos anteriormente  $\beta$ , Eq.(22),  $r$ , Eq.(24), e  $K$ , Eq.(26), e definimos o limiar adimensional como sendo:

$$L' = \sqrt{M_2 \mu} L ; \quad (29)$$

Note que na Eq.(29), o limiar é dependente do coeficiente de difusão,  $M_2$ , e da taxa de decaimento da memória,  $\mu$ , resultado que verificamos para  $x$ ,  $u$  e  $K$ . Disto, apresentamos seu modelo não-dimensional:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t} = \beta u (1 - w) - w , \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1 - w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + r u \left( 1 - \frac{u}{K} \right) \left( \frac{u}{L} - 1 \right) . \end{cases} \quad (30)$$

Repare que os parâmetros da Eq.(30) são todos adimensionais.

#### 1.4.3 Relação entre as adimensionalizações

As adimensionalizações em 1.4.1 e 1.4.2 apresentam diferentes termos para a equação da memória,  $\epsilon$  e  $\beta$ . Para estabelecermos relações entre nossos estudos analíticos e numéricos, devemos encontrar alguma relação entre os parâmetros, como apresentado a seguir:

$$\epsilon = \frac{\mu \alpha^2}{M_2} = \beta^2 . \quad (31)$$

Desta relação, as mudanças de variáveis apresentadas para nossa abordagem analítica podem ser escritas em função de  $\beta$ ; isto é, dadas as mudanças de variáveis

$$\tilde{t} = \frac{\alpha^2}{M_2} t ; \quad \tilde{x} = \frac{\alpha}{M_2} x ; \quad \tilde{u} = \mu \alpha u ; \quad \epsilon = \beta^2 ; \quad r' = \frac{r M_2}{\alpha^2} ; \quad K' = \alpha \mu K \quad \text{e} \quad L' = \alpha \mu L ; \quad (32)$$

note que  $\alpha \neq 0$ .

O proposto em (32) mostra que somente  $\epsilon$  é dependente taxa de variação de memória,  $\beta$ , sendo que os outros parâmetros são dependentes das taxas de criação e decaimento

da memória,  $\alpha$  e  $\mu$  respectivamente. Logo, podemos esperar influência da taxa de memória em nossos estudos tanto analíticos quanto numéricos, resultado importante para a correlação entre nossas abordagens.



# 2

## ABORDAGENS ANALÍTICAS

Neste Capítulo, apresentamos estudos analíticos baseados nas adimensionalizações propostas em 1.4.1. Em que nosso modelo apresenta um termo de advecção induzida pela memória dos indivíduos, um termo de movimentação aleatória e um termo reativo, que representa as dinâmicas de crescimento populacional que reescrevemos na Eq.(33).

$$\begin{cases} \epsilon \frac{\partial w}{\partial t} = u(1-w) - w, \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1-w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u, x, t). \end{cases} \quad (33)$$

Note que  $f(u, x, t)$  representa qualquer uma das funções de crescimento populacional apresentadas no Capítulo 1. Para facilitar a leitura, rerepresentamos tais funções a seguir:

$$f(u, x, t) = ru \quad \text{Crescimento Exponencial;} \quad (34)$$

$$f(u, x, t) = ru \left(1 - \frac{u}{K}\right) \quad \text{Crescimento Logístico;} \quad (35)$$

$$f(u, x, t) = \frac{r}{K} u^2 \left(1 - \frac{u}{K}\right) \quad \text{Efeito Allee Fraco;} \quad (36)$$

$$f(u, x, t) = ru \left(1 - \frac{u}{K}\right) \left(\frac{u}{L} - 1\right) \quad \text{Efeito Allee Forte.} \quad (37)$$

Relembramos que  $r$  é a taxa de crescimento da densidade populacional;  $K$ , a capacidade de suporte do sistema, presente tanto no crescimento logístico como nas dinâmicas do tipo Efeito Allee e  $L$  é o limiar de crescimento, que é um termo específico para o Efeito Allee Forte, que é definido como o mínimo necessário de densidade populacional para que a população cresça.

A condição de que  $0 \neq L < K$  deve ser sempre satisfeita, pois a população só cresce quando está acima deste limiar e nenhuma população cresce acima de sua capacidade de suporte conforme discutido em 1.1.3. Portanto, para fazer sentido biológico, o limiar deve ser menor que a capacidade de suporte, para o Efeito Allee Forte.

A seguir, apresentamos definições e teoremas de estabilidade para sistemas lineares e equações diferenciais ordinárias, usadas em nosso estudo das ondas viajantes [82–84].

**Definição 1.** Dado um sistema linear  $x' = Ax$ , caso possua **pontos críticos**, também chamados de pontos de equilíbrio, eles são encontrados considerando  $x' = 0$ , em que  $x$  e  $x' \in \mathbb{R}^{n1}$  com  $n \in \mathbb{N}$ .

**Definição 2.** Dados  $x \in \mathbb{R}^n$  e  $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^m$ , a **matriz jacobiana** pode ser escrita como:

$$J = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1} & \cdots & \frac{\partial f_1}{\partial x_n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial f_m}{\partial x_1} & \cdots & \frac{\partial f_m}{\partial x_n} \end{bmatrix} .$$

Considerando os pontos críticos de um sistema linear e a definição da matriz jacobiana, define-se o polinômio característico, para os pontos críticos de nosso sistema.

**Definição 3.** Dado um sistema de equações da forma:

$$x' = Ax ,$$

em que  $x = (x_1, \dots, x_n)$  e  $A \in M_n(\mathbb{R})^2$ , define-se seu **polinômio característico** de ordem  $n$  como sendo da forma:

$$p(\lambda) = \det(A - \lambda I),$$

onde  $I$  é a matriz identidade  $n \times n$ .

Além disso, uma raiz  $\lambda_m$  de multiplicidade  $m$  de  $p(\lambda)$  é chamada de **raiz característica** da matriz  $A$  com multiplicidade  $m$ .

A seguir, apresentamos teoremas de estabilidade que justificam os estudos analíticos que realizamos.

**Teorema 2.1.** Suponha que o polinômio característico possua coeficientes reais e raízes  $\lambda_k$  reais distintas com multiplicidades  $m_k$ , com  $k = 1, \dots, j$  e pares conjugados distintos para as raízes complexas  $\lambda_k = a_k + ib_k$ ,  $\lambda_{k+1} = a_k - ib_k$ , com multiplicidade  $m_k$ ,  $k = n, \dots, s$ . Então as funções reais:

$$t^r e^{\lambda_k t}, \text{ com } k = 1, \dots, j$$

$$t^r e^{a_k} \cos(b_k t), \quad t^r e^{a_k} \sin(b_k t), \text{ com } k = n, \dots, s;$$

com  $r = 0, 1, \dots, m_k - 1$ , são um sistema fundamental de soluções deste sistema linear.

<sup>1</sup>  $\mathbb{R}^n$  é o espaço  $n$ -dimensional dos números reais.

<sup>2</sup>  $M_n(\mathbb{R})$  é o espaço das matrizes  $n \times n$  reais.

**Teorema 2.2.** *Se todas as raízes do polinômio característico do sistema  $x' = Ax$  tem partes reais negativas para qualquer solução  $\phi(t)$  existem  $\alpha, M$  reais positivos tais que:*

$$|\phi(t)| \leq Me^{-\alpha t}, t \geq 0.$$

Ou seja,  $\lim_{t \rightarrow \infty} |\phi(t)| = 0$ .

*Demonstração.* Sejam  $\lambda_m = a_m + ib_m$ , com  $m = 1, \dots, n$  raízes de  $p(\lambda)$ , tais que  $a_m < 0$ .

Assim, encontramos um valor  $\alpha > 0$  tal que para todo  $m \in \{1, \dots, n\}$   $a_m + \alpha < 0$ . A solução de  $\lambda_m$  é da forma  $\phi_m(t) = t^r e^{\lambda_m t}$ , pelo Teorema 2.1, em que  $r$  é a multiplicidade de  $\lambda_m - 1$ . Assim,  $\lim_{t \rightarrow \infty} |\phi_m(t)|$  vai a zero.

Portanto, existe  $M_m > 0$  tal que para  $t \geq 0$ ,  $|\phi_m(t)e^{\alpha t}| \leq M_m$ ; ou seja,  $|\phi_m(t)| \leq M_m e^{-\alpha t}$ , para todo  $t \geq 0$ .

Pelo fato que toda solução  $\phi(t)$  de  $x' = Ax$  pode ser escrita como combinação linear de outras soluções, escrevemos:

$$\phi(t) = \sum_{m=1}^n c_m z_m(t),$$

em que  $c_m$  são constantes. Definimos  $M_0 = \max_m |c_m|$  e  $M = M_0 \sum_{m=1}^n M_i$ , então, teremos para  $t \geq 0$ :

$$|\phi(t)| \leq \sum_{m=1}^n |c_m| |\phi_m(t)| \leq M_0 \sum_{m=1}^n |\phi_m(t)| \leq M_0 \left( \sum_{m=1}^n M_i \right) e^{-\alpha t} = M e^{-\alpha t}.$$

□

**Teorema 2.3.** *Se as raízes do polinômio característico com multiplicidade maior que um da matriz do sistema linear possuírem parte real negativa e as raízes de multiplicidade 1 tiverem partes reais não positivas, então todas as soluções do sistema são limitadas.*

*Demonstração.* Separamos em casos as raízes; ou seja, dado que  $k$  é a multiplicidade da raiz  $\lambda_k$  do polinômio característico  $p(\lambda)$ :

- $k = 1$ :

Assim, escrevemos  $\lambda_k = a_k + ib_k$ , em que  $a_k \leq 0$ , na qual podemos definir a solução  $\phi_k(t)$  como sendo  $\phi_k(t) = t^r e^{\lambda_k t} = e^{(a_k + ib_k)t} = e^{a_k t} (\cos(b_k t) + i \sin(b_k t))$ ; em que  $|\phi_k(t)| = \sqrt{(e^{a_k t} \cos(b_k t))^2 + (e^{a_k t} \sin(b_k t))^2} = e^{a_k t} \leq 1$ , para  $t \geq 0$ .

Portanto, como vale para uma raiz de multiplicidade 1 qualquer, vale para todas. Logo, podemos concluir que raízes de multiplicidade 1 com partes reais não positivas são limitadas.

- $k > 1$  :

Escrevemos  $\lambda_k = a_k + ib_k$ , na qual  $a_k < 0$ .

Pelo teorema anterior, sabemos que a solução  $\phi_k(t)$  é limitada. Além disso, como é um resultado para uma raiz qualquer de  $p(\lambda)$  com multiplicidade maior que 1, vale para todas as raízes cujo  $k > 1$  que obedecem parte real negativa.

Assim, sabemos que as raízes como definidas neste teorema são limitadas. □

Definimos a estabilidade desses pontos críticos no sistema linear, a partir dos teoremas apresentados anteriormente, temos o seguinte Teorema:

**Teorema 2.4.** *Todas as soluções do sistema linear  $x' = Ax$  são estáveis se, e somente se, são limitadas*

Considerando os resultados que enunciamos, a seguinte classificação da estabilidade das raízes de um polinômio característico, principalmente os teoremas 2.3 e 2.4, apresentamos na Definição 4 como discutido em [1, 2].

**Definição 4.** *Seja o polinômio característico  $p(\lambda)$  no ponto de equilíbrio  $x$  do sistema  $x' = Ax$ , em que  $A \in M_2(\mathbb{R})$  como sendo:*

$$p(\lambda) = a_0 + a_1\lambda + a_2\lambda^2,$$

*e sejam  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$  raízes deste polinômio. Assim, conclui-se que o ponto de equilíbrio  $x$  é da forma:*

- Se  $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{R}$ , temos que:
  - Se  $\lambda_1 < \lambda_2 < 0$ , então  $x$  é um **nó estável**;
  - $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$ , então  $x$  é um **ponto de sela** que é **instável**;
  - $0 < \lambda_1 < \lambda_2$ , então  $x$  é um **nó instável**.
- Caso  $\lambda_1, \lambda_2 \in \mathbb{C}$ , então essas raízes são tais que  $\lambda_1 = a + bi$  e  $\lambda_2 = a - bi$ . No estudo da estabilidade do ponto  $x$  é verificada pela **parte real** desses autovalores de  $A$ . Assim,

- Se  $a < 0$ , então  $x$  é uma *espiral (ou foco) estável*;
- Se  $a = 0$ , então  $x$  é um *centro*;
- Se  $a > 0$ , então  $x$  é uma *espiral (ou foco) instável*.

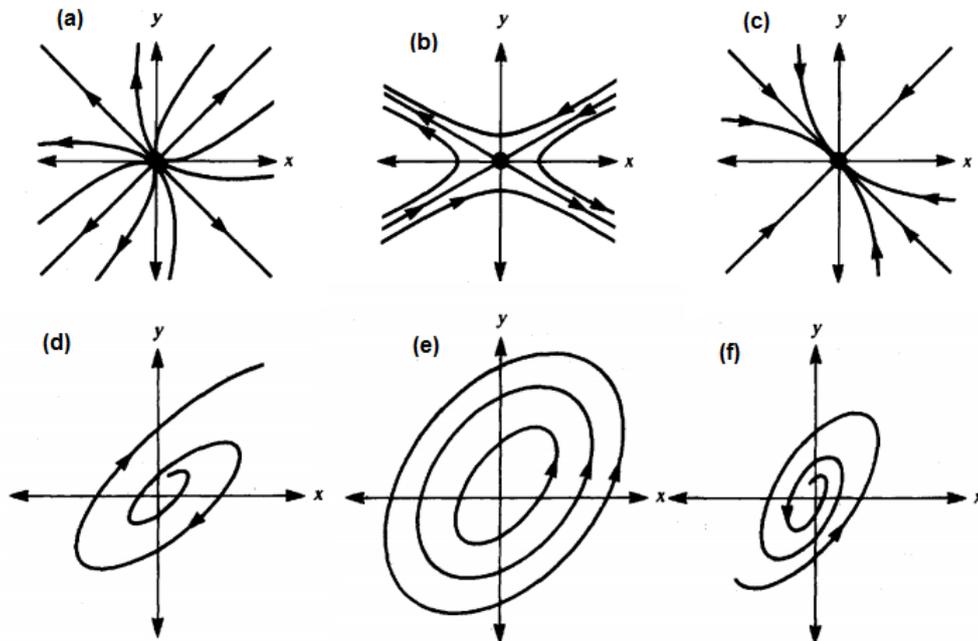


Fig. 4: Representação do comportamento das raízes do polinômio característico como analisado anteriormente. Em que (a) é um **nó instável**; (b) é um **ponto de sela**; (c) é um **nó estável**; (d) é uma **espiral instável**; (e) é um **centro**; por fim, (e) é uma **espiral estável**. Fonte: [1].

Estudar EDP's pode ser um processo cansativo e complicado, por não ser sempre possível determinar uma solução este tipo de equação. Logo, métodos em que obtêm-se informações sobre estas equações se tornam necessários e um destas técnicas é estudar a formação de padrões [85–88]. Exemplos desta utilização pode ser encontrada para as equações de difusão, Seção 1.2, e reação-difusão, Seção 1.3, [89–91].

Biologicamente, sabemos da existência de populações que se auto-organizam, obtendo padrões espaço-temporais complexos como as verificadas, por exemplo em colônias de bactérias e fungos [92–94] ou comportamento de presas e predadores [95,96]; contudo, existem várias formas de pensarmos em padrões na natureza. Um exemplo de padrões é a embriogênese, processo em que indivíduo que começa a partir de uma célula tem sua produção celular diferenciada na localização no corpo, para a formação de todas as partes de seu corpo [97,98]. Outras formas de percebermos a formação de padrões é

pelo comportamento sensorial de matilhas que usam o cheiro para demarcar o território e se movimentam dentro do ambiente previamente delimitado quando saudáveis [99]<sup>3</sup> ou como a formação de padrões ocorre em ambientes heterogêneos [101]. Ainda há a formação de um padrão único do indivíduo de uma espécie, como manchas ou pintas, que podemos notar em animais e insetos conforme apresentado na Fig.5. Todos estes argumentos que podem ser comprovados empiricamente fazem parte do estudo da formação de padrões, cuja ocorrência ainda está em aberto.

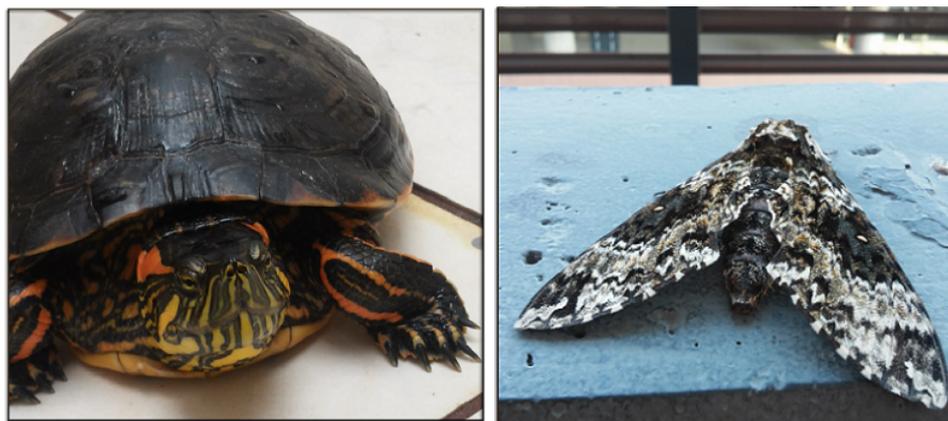


Fig. 5: Fotografias da minha tartaruga de orelha-vermelha, Hermione e uma mariposa no Campus SA da UFABC. Note que os desenhos nas asas da mariposa e no rosto e corpo da tartaruga formam padrões específicos.

Formas de descrever matematicamente a formação de padrões foram desenvolvidas ao longo dos anos, sendo o Mecanismo de Turing um dos mais utilizados [102–106].

Um método de formação de padrões para EDP's é a *onda viajante* [107, 108], na qual se propõe que esta frente de onda é uma solução para a EDP estudada. A seguir, definimos a onda viajante:

**Definição 5.** Dada uma equação diferencial parcial envolvendo as variáveis  $x$  e  $t$  reais, uma solução da forma:

$$u(x, t) = v(x - ct)$$

é chamada de *onda viajante* em que  $c$  é definida como a velocidade de onda e  $v$  o perfil da onda.

Na Fig.6, apresentamos uma representação da onda viajante em uma dimensão.

<sup>3</sup> Existem estudos que explicitam que doenças como a raiva alteram a percepção de espaço de raposas, por exemplo [100].

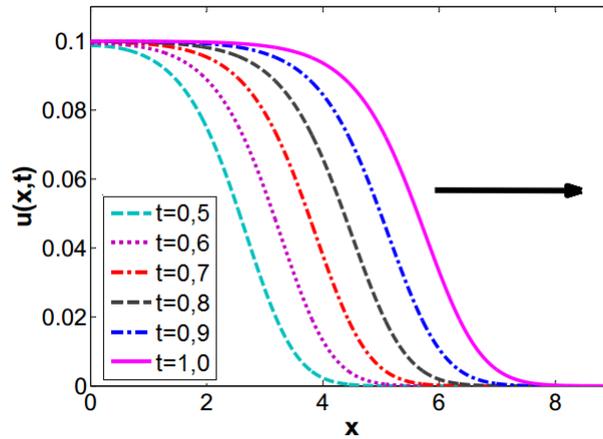


Fig. 6: Representação do comportamento da onda viajante pelo espaço unidimensional ao longo de um intervalo do tempo para o modelo de Fisher-KPP.

Considerando todos os teoremas e definições propostos, apresentamos no Apêndice B estudos sobre a velocidade de onda viajante para casos sem memória; isto é, modelos de equação de reação-difusão [11, 109–114].

Além disso, trabalhamos com somente uma EDP no lugar de um sistema com duas equações. Através da aproximação adiabática apresentada no Apêndice C, supomos  $\epsilon \approx 0$  na Eq.(33). Considerando a definição de  $\epsilon$  proposta na Eq.(12), estamos admitindo que  $\alpha^2\mu \approx 0$ ; contudo, definimos anteriormente que  $\alpha$  e  $\mu \neq 0$ . Portanto, a validade desta aproximação depende de  $\alpha^2 \ll 1$  e  $\mu \ll 1$ ; isto é, para que possamos ter  $\epsilon \approx 0$  as taxas de criação e decaimento de memória devem ser muito pequenas.

A equação da memória na Eq.(33) é escrita como  $u(1 - w) - w \approx 0$ . Disto,

$$u = \frac{w}{w - 1} = -\frac{1}{w - 1} - 1.$$

Reescrevemos a equação anterior em função de  $w$  e obtemos:

$$w(x, t) = \frac{u}{u + 1}. \quad (38)$$

Substituímos a Eq.(38) na equação da população do modelo da Eq.(33):

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log \left( \frac{1}{u + 1} \right) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u, x, t). \quad (39)$$

Considerando a EDP proposta na Eq.(39), estudamos a existência de onda viajante a partir da substituição de variáveis  $u(x, t) = v(x - ct)$  e calculamos as derivadas em função de  $x$  e  $t$ , apresentadas a seguir:

$$\begin{aligned}\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} &= -cv' \\ \frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} &= v''\end{aligned}\tag{40}$$

$$\frac{\partial u}{\partial x} \frac{\partial}{\partial x} \log\left(\frac{1}{u+1}\right) = \frac{-(v^2 + v)v'' - v'v'}{(v+1)^2}$$

Substituímos as derivadas da Eq.(40) na Eq.(39) e obtemos:

$$v'' = -\frac{v' [c(v+1)^2 + 2v'] + (v+1)^2 f(v)}{3v^2 + 4v + 1}\tag{41}$$

Dada a EDO de segunda ordem não-linear da Eq.(41), estudamos a velocidade de onda viajante para as distintas funções  $f(v)$  que consideramos nesta dissertação e apresentadas na Seção 1.1.

## 2.1 SEM CRESCIMENTO POPULACIONAL

Sem crescimento na população, ou seja,  $f(v) = 0$ , a Eq.(41) pode ser escrita como:

$$v'' = -\frac{v' [c(v+1)^2 + 2v']}{3v^2 + 4v + 1},\tag{42}$$

da qual propomos a seguinte mudança de variáveis considerando a Eq.(42):

$$\begin{cases} v' = z, \\ z' = -\frac{z [c(v+1)^2 + 2z]}{3v^2 + 4v + 1}. \end{cases}$$

Os pontos críticos deste sistema são escritos como  $(v, z) = (v_i, 0)$ , onde  $v_i \in \mathbb{R}_+$ . Considerando a definição de matriz jacobiana apresentada na Definição 2, obtemos:

$$J(v, z) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ \frac{2z(c(v+1)^2 + z(6v+4))}{(3v^2 + 4v + 1)^2} & \frac{-c(v+1)^2 - 4z}{3v^2 + 4v + 1} \end{bmatrix},$$

que aplicamos no ponto crítico  $(v, z) = (v_i, 0)$  arbitrário, temos:

$$J(v_i, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 0 & \frac{-c(v_i + 1)^2}{3v_i^2 + 4v_i + 1} \end{bmatrix} ;$$

cujo polinômio característico é

$$p(\lambda) = \lambda^2 + \frac{c(v_i + 1)^2}{3v_i^2 + 4v_i + 1} \lambda . \quad (43)$$

As raízes deste são  $\lambda_1 = 0$  e  $\lambda_2 = -\frac{c(v_i+1)^2}{3v_i^2+4v_i+1}$ . Pelo fato de  $\lambda_1 = 0$ , não podemos afirmar nada sobre a estabilidade do ponto de equilíbrio  $(v_i, 0)$  [1, 2]. Todavia, note que  $\lambda_2$  é um autovalor negativo quando  $c > 0$ , pois  $\frac{(v_i+1)^2}{3v_i^2+4v_i+1} > 0$ , para todo valor  $v_i \in \mathbb{R}_+$ ; ou seja, concluimos que a velocidade de onda viajante existe, mesmo que não possamos encontrar uma expressão  $c_{min}$  para este caso.

## 2.2 CRESCIMENTO EXPONENCIAL

Considerando o crescimento exponencial, como proposto na Eq.(34) e a EDO escrita na Eq.(41), temos

$$v'' = -\frac{z [c(v+1)^2 + 2z] + rv(v+1)^2}{3v^2 + 4v + 1} . \quad (44)$$

Propomos a seguinte mudança de variáveis:

$$\begin{cases} v' = z , \\ z' = -\frac{z [c(v+1)^2 + 2z] - rv(v+1)^2}{3v^2 + 4v + 1} . \end{cases}$$

A matriz jacobiana para este caso é

$$J(v, z) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ \frac{2z(c(v+1)^2 + z(6v+4)) - r(v+1)^2(v(3v+2)+1)}{(3v^2+4v+1)^2} & \frac{-c(v+1)^2 - 4z}{3v^2+4v+1} \end{bmatrix} ;$$

Aplicamos a matriz jacobiana no ponto crítico,  $(v, z) = (0, 0)$ , do sistema de EDO's apresentado e obtemos:

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -r & -c \end{bmatrix} ,$$

com polinômio característico

$$p(\lambda) = \lambda^2 + c\lambda + r. \quad (45)$$

As raízes deste polinômio são da forma:

$$\lambda_{1,2} = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 4r}}{2};$$

assim, como  $r > 0$ , notamos que o único ponto crítico do sistema é um **nó estável** se  $c > 2\sqrt{r}$  e é um **foco estável** se  $c < 2\sqrt{r}$ ; disto, concluímos que a velocidade mínima da onda viajante para o modelo adimensionalizado é  $c_{min} = 2\sqrt{r}$ . Considerando as mudanças de variáveis propostas na Subseção 1.4.3, Eq.(32), temos a seguinte expressão para  $c_{min}$  com parâmetros dimensionais:

$$c_{min} = \frac{2}{\alpha} \sqrt{r' M_2}; \quad (46)$$

ou seja, a velocidade é dependente da taxa de crescimento da população, como o modelo de Skellam [19], do coeficiente de difusão,  $M_2$ , e da taxa de criação de memória,  $\alpha \neq 0$ , definido na Seção 1.4. A quantidade memória criada influencia indiretamente na velocidade da redistribuição populacional, pelo fato que admitimos neste estudo de onda viajante que para que  $\epsilon \approx 0$  deve-se ter  $\alpha^2 \mu \approx 0$ , veja Eq.(12); disto,  $\alpha \ll 1$ .

### 2.3 CRESCIMENTO LOGÍSTICO

Dado o crescimento logístico, Eq.(35), para  $f(v)$ , a EDO da Eq.(41) se torna

$$v'' = -\frac{1}{3v^2 + 4v + 1} \left( v' [c(v+1)^2 + 2v'] + rv \left(1 - \frac{v}{K}\right) (v+1)^2 \right). \quad (47)$$

Propomos a seguinte mudança de variáveis:

$$\begin{cases} v' = z, \\ z' = -\frac{1}{3v^2 + 4v + 1} \left( z [c(v+1)^2 + 2z] + rv \left(1 - \frac{v}{K}\right) (v+1)^2 \right). \end{cases}$$

E obtemos a matriz jacobiana

$$J(v, z) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ \frac{2cz}{(3v+1)^2} - \frac{r(K(3v^2 + 2v + 1) - 2v(3v^2 + 3v + 1))}{K(3v+1)^2} + \frac{4z^2(3v+2z)}{(3v^2 + 4v + 1)^2} & \frac{-c(v+1)^2 - 4z}{3v^2 + 4v + 1} \end{bmatrix}.$$

Assim, aplicamos nos pontos críticos na matriz jacobiana:

- Para  $(v, z) = (0, 0)$ , a matriz jacobiana é:

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -r & -c \end{bmatrix};$$

cujo polinômio característico encontrado é o mesmo que o encontrado para o o crescimento exponencial, Eq.(45), e cujas raízes são:

$$\lambda_{1,2} = \frac{-c \pm \sqrt{c^2 - 4r}}{2},$$

como  $r > 0$  por definição; então  $(v, z) = (0, 0)$  é um nó estável quando  $c > 2\sqrt{r}$  e um foco estável se  $c < 2\sqrt{r}$ . Temos como velocidade de onda mínima  $c_{min} = 2\sqrt{r}$ , semelhante à obtida para o modelo de Fisher-KPP. A velocidade mínima de onda viajante é:

$$c_{min} = \frac{2}{\alpha} \sqrt{r' M_2}. \quad (48)$$

Note que a Eq.(48) é dependente da taxa de criação de memória, resultado semelhante ao obtido para o crescimento exponencial, como mostramos na Eq.(46); isto é, nota-se a influência inversa da taxa de criação de memória em  $c_{min}$  explicada pela definição de  $\alpha$  já discutida quando apresentamos a velocidade mínima de onda para o crescimento exponencial na Seção 2.2.

- Para  $(v, z) = (K, 0)$ , a matriz jacobiana é:

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ \frac{r(K+1)}{(3K+1)^2} & -\frac{c(K+1)}{3K+1} \end{bmatrix};$$

cujo polinômio característico é:

$$p(\lambda) = \lambda^2 + \frac{c(K+1)}{3K+1} \lambda - \frac{r(K+1)}{(3K+1)^2}; \quad (49)$$

em que as raízes deste polinômio são:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left[ -\frac{c(K+1)}{3K+1} \pm \sqrt{\left(\frac{c(K+1)}{3K+1}\right)^2 + \frac{4r(K+1)}{(3K+1)^2}} \right].$$

Pelo fato de termos  $r, K > 0$ , então  $\left(\frac{c(K+1)}{3K+1}\right)^2 + \frac{4r(K+1)}{(3K+1)^2} \geq \left(\frac{c(K+1)}{3K+1}\right)^2$ ; logo, teremos que as raízes de  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$  são tais que  $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$ ; ou seja, o ponto  $(v, z) = (K, 0)$  é um **ponto de sela** e, portanto, instável.

Apesar de não existir uma expressão para a velocidade mínima,  $c_{min}$ , para este ponto de equilíbrio, sabemos que existe uma trajetória deste ponto para o ponto de equilíbrio estável,  $(v, z) = (0, 0)$ , similar ao que foi apresentado em [111].

Sendo assim, para a dinâmica com crescimento logístico, a velocidade de onda mínima é igual à obtida para o crescimento exponencial, Eqs.(46) e (48). Este resultado é similar ao obtido para os modelos de Fisher-KPP e Skellam, como mostrado no Apêndice B e apresentado em [11, 115]. Também ressaltamos que a velocidade mínima de onda viajante é dependente da taxa de criação de memória. Isto mostra a dependência que a redistribuição populacional possui dos termos de memória.

A seguir, estudamos o casos de pequenas populações ou seja, o Efeito Allee.

## 2.4 EFEITO ALLEE FRACO

Considerando a EDO escrita na Eq. (41), e  $f(v)$  como a função proposta do Efeito Allee Fraco, Eq.(36), a EDO é escrita como:

$$v'' = -\frac{1}{3v^2 + 4v + 1} \left( v' [c(v+1)^2 + 2v'] + \frac{r}{K} v^2 \left(1 - \frac{v}{K}\right) (v+1)^2 \right). \quad (50)$$

Logo, propomos a seguinte mudança de variáveis:

$$\begin{cases} v' = z, \\ z' = -\frac{1}{3v^2 + 4v + 1} \left( z [c(v+1)^2 + 2z] + \frac{r}{K} v^2 \left(1 - \frac{v}{K}\right) (v+1)^2 \right). \end{cases}$$

Os pontos críticos deste sistema são  $(v_1, z_1) = (0, 0)$  e  $(v_2, z_2) = (K, 0)$ . Nossa matriz jacobiana para este sistema é

$$J(v, z) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ \frac{2cz}{(3v+1)^2} - \frac{rv(2K(3v^2+3v+1) - v(9v^2+10v+3))}{K^2(3v+1)^2} + \frac{4z^2(3v+2)}{(3v^2+4v+1)^2} & \frac{-c(v+1)^2 - 4z}{3v^2+4v+1} \end{bmatrix}.$$

O polinômio característico da matriz jacobiana nos pontos críticos é:

- Para  $(v, z) = (0, 0)$ , obtemos a matriz jacobiana:

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 0 & -c \end{bmatrix},$$

com polinômio característico:

$$p(\lambda) = \lambda^2 + c\lambda, \quad (51)$$

onde obtemos as seguintes raízes:  $\lambda_1 = 0$ ,  $\lambda_2 = -c$ . Como o apresentado na Seção 2.1, não podemos afirmar nada sobre a estabilidade deste ponto crítico. Contudo, para que  $\lambda_2 < 0$ , precisamos que  $c > 0$ .

- Para  $(v, z) = (K, 0)$ , substituímos na matriz jacobiana e obtemos:

$$J(K, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ \frac{r(K+1)}{3K+1} & -\frac{c(K+1)}{3K+1} \end{bmatrix},$$

cujo polinômio característico tem a forma:

$$p(\lambda) = \lambda^2 + \frac{c(K+1)}{3K+1}\lambda - \frac{r(K+1)}{3K+1}, \quad (52)$$

com raízes

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left( -\frac{c(K+1)}{3K+1} \pm \sqrt{\left(\frac{c(K+1)}{3K+1}\right)^2 + \frac{4r(K+1)}{3K+1}} \right).$$

Note que  $\left(\frac{c(K+1)}{3K+1}\right)^2 + \frac{4r(K+1)}{3K+1} > \left(\frac{c(K+1)}{3K+1}\right)^2$ , pois  $r, K > 0$ . Portanto, este ponto de equilíbrio é **ponto de sela**, instável.

Sendo assim, por não apresentar um ponto de equilíbrio claramente estável, não podemos afirmar nada sobre a velocidade mínima de onda para esta função de crescimento populacional do tipo Allee Fraca. Contudo, considerando o encontrado para o ponto crítico  $(v, z) = (0, 0)$ , sabemos que  $c > 0$ . Isto é, garantimos que existe uma onda viajante para esta função de crescimento, porém não podemos determinar uma expressão para sua velocidade mínima.

## 2.5 EFEITO ALLEE FORTE

Dado  $f(v)$  como o Efeito Allee Forte, Eq.(37), a EDO da Eq.(41) tem a forma:

$$v'' = -\frac{1}{3v^2 + 4v + 1} \left( v' \left[ c(v+1)^2 + 2v' \right] + rv \left( 1 - \frac{v}{K} \right) \left( \frac{v}{L} - 1 \right) (v+1)^2 \right). \quad (53)$$

Propomos a seguinte mudança de variáveis, criando um sistema:

$$\begin{cases} v' = z, \\ z' = -\frac{1}{3v^2 + 4v + 1} \left( z [c(v+1)^2 + 2z] + rv \left(1 - \frac{v}{K}\right) \left(\frac{v}{L} - 1\right) (v+1)^2 \right). \end{cases}$$

Os pontos críticos deste sistema são  $(v_1, z_1) = (0, 0)$ ,  $(v_2, z_2) = (K, 0)$  e  $(v_3, z_3) = (L, 0)$ , onde  $\{0, K, L\}$  são as raízes da Eq.(37). A partir disto, temos a matriz jacobiana:

$$J(v, z) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ F_{2v} & \frac{-c(v+1)^2 - 4z}{3v^2 + 4v + 1} \end{bmatrix},$$

onde

$$F_{2v} = \frac{2cz}{(3v+1)^2} + \frac{r(L(K(3v^2+2v+1) - 2v(3v^2+3v+1)))}{KL(3v+1)^2} - \frac{v(2K(3v^2+3v+1) - v(9v^2+10v+3))}{KL(3v+1)^2} + \frac{4z^2(3v+2)}{(3v^2+4v+1)^2}.$$

Aplicando os pontos críticos na matriz jacobiana, temos:

- Para  $(v_1, z_1) = (0, 0)$ , substituimos na matriz jacobiana

$$J(0, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ r & -c \end{bmatrix};$$

da qual obtemos o polinômio característico

$$p(\lambda) = \lambda + c\lambda - r. \quad (54)$$

As raízes do polinômio característico são da forma:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left[ -c \pm \sqrt{c^2 + 4r} \right];$$

como  $r > 0$ , então sabemos que este ponto de equilíbrio é um **ponto de sela**, i.e.  $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$ , que é instável.

- Para  $(v_2, z_2) = (K, 0)$ , aplicamos na matriz jacobiana proposta

$$J(K, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ \frac{rK(-L + 3K^2 + 4K + 1)}{L(3K + 1)^2} & \frac{-c(K + 1)}{3K + 1} \end{bmatrix};$$

da qual obtemos o polinômio característico:

$$p(\lambda) = \lambda^2 + \frac{c(K+1)}{3K+1}\lambda - \frac{rK(-L+3K^2+4K+1)}{L(3K+1)^2}, \quad (55)$$

cujas raízes são

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left[ -\frac{c(K+1)}{3K+1} \pm \sqrt{\left(\frac{c(K+1)}{3K+1}\right)^2 + \frac{4rK(-L+3K^2+4K+1)}{L(3K+1)^2}} \right].$$

Como  $r, K, L > 0$ ; para que este ponto crítico seja estável, precisamos que:

$$\frac{4rK(-L+3K^2+4K+1)}{L(3K+1)^2} < 0;$$

isto é,

$$\begin{aligned} -L+3K^2+4K+1 &< 0 \\ 3K^2+4K+1 &< L \\ (3K+1)(K+1) &< L; \end{aligned} \quad (56)$$

porém,  $L$  é definido de modo que  $L \ll K$  e  $(3K+1) > 1$  e  $K > 0$ ; assim, seu produto será maior que  $(3K+1)$  e  $(K+1)$ . Portanto, este ponto crítico não é estável, pois é um **ponto de sela**.

- Para  $(v_3, z_3) = (L, 0)$ , calculamos a matriz jacobiana e obtemos

$$J(L, 0) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ \frac{r(L+1)(L-K)}{K(3L+1)} & \frac{-c(L+1)}{3L+1} \end{bmatrix}$$

O polinômio característico é definido como

$$p(\lambda) = \lambda^2 + \frac{c(L+1)}{3L+1}\lambda + \frac{r(L+1)(K-L)}{K(3L+1)}, \quad (57)$$

com raízes:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left( -\frac{c(L+1)}{3L+1} \pm \sqrt{\left(\frac{c(L+1)}{3L+1}\right)^2 - \frac{4r(L+1)(K-L)}{K(3L+1)}} \right).$$

Note que este ponto de equilíbrio só será instável se tivermos

$$-\frac{4r(L+1)(K-L)}{K(3L+1)} > 0;$$

o que ocorre somente quando tivermos  $K - L < 0$  pelo fato que  $r, K, L > 0$ . Contudo, foi previamente definido como condição do Efeito Allee Forte que  $L \ll K$ ; assim,  $K > L$  sempre e  $K - L > 0$ .

Logo, o ponto de equilíbrio  $(v_3, z_3) = (L, 0)$  é estável e assim encontramos uma expressão de velocidade mínima:

$$\begin{aligned} \frac{c^2(L+1)^2}{(3L+1)^2} - \frac{4r(L+1)(K-L)}{K(3L+1)} &> 0 \\ c^2 &> \frac{4r(3L+1)(K-L)}{K(L+1)} \\ c^2 &> 4r \left[ \frac{3(K-1)}{K} - \frac{2(K-1)}{K(L+1)} \right] \\ c &> 2\sqrt{r \left[ \frac{3(K-1)}{K} - \frac{2(K-1)}{K(L+1)} \right]}. \end{aligned} \quad (58)$$

Assim, a velocidade mínima de onda é obtida da Eq.(58), cujos parâmetros são dependentes do coeficiente de difusão,  $M_2$ , das taxas de criação e decaimento de memória,  $\alpha$  e  $\mu$ , e seus próprios parâmetros dimensionais. Para os parâmetros dimensionais  $r = \frac{r'M_2}{\alpha^2}$ ;  $K = \alpha\mu K'$  e  $L = \alpha\mu L'$ , a velocidade mínima é:

$$c_{min} = \frac{2}{\alpha} \sqrt{\frac{r'M_2}{\alpha\mu K'} \left[ 3\alpha\mu K' - 3 - \frac{2(\alpha\mu K' - 1)}{\alpha\mu L' + 1} \right]}. \quad (59)$$

A dependência da Eq.(59) pelas taxas de criação e decaimento da memória mostra que assim como nos casos exponencial e logístico, discutido com maior profundidade na Seção 2.2, como  $\alpha$  e  $\mu$  se aproximam de zero esta dependência inversa é justificada.

Se considerarmos que  $L \ll 1$  e  $K \gg 1$  na Eq.(59), a velocidade mínima de onda é igual à obtida para os crescimentos exponencial e logístico, Eqs.(46) e (48). Ou seja, em um ambiente com capacidade de suporte muito grande e quantidade mínima para que esta população cresça muito baixa, a função de crescimento do tipo Efeito Allee Forte se torna similar ao crescimento exponencial. Sua velocidade mínima se torna  $c_{min} = \frac{2}{\alpha} \sqrt{r'M_2}$ .

Nossos estudos analíticos mostram que todas as formas propostas para o modelo na Eq.(33) possuem velocidade de onda viajante, mesmo que não possamos afirmar qual é sua expressão de velocidade mínima, os casos: (i) não há crescimento populacional,

Seção 2.1 e (i) o Efeito Allee Fraco, Eq.(36) apresentado na Seção 2.4. As funções de crescimento exponencial e logístico (Apêndice B) possuem a mesma velocidade mínima de onda, este resultado também é verificado para nosso modelo, Eqs.(46) e (48). Verificamos, além disso, que a memória é um fator importante na redistribuição populacional no modelo proposto.

Para o Efeito Allee Forte, não só garantimos a existência da velocidade mínima de onda como sua expressão é:

$$c_{min} = \frac{2}{\alpha} \sqrt{\frac{r' M_2}{\alpha \mu K'} \left[ 3\alpha \mu K' - 3 - \frac{2(\alpha \mu K' - 1)}{\alpha \mu L' + 1} \right]},$$

em que mostramos a dependência com o coeficiente de difusão  $M_2$  e com as taxas de criação e decaimento de memória,  $\alpha$  e  $\mu$ . A dependência com a taxa de decaimento de memória,  $\mu$ , é uma diferença notável dos estudos para o crescimento exponencial, Seção 2.2, e o logístico, Seção 2.3, cujo  $c_{min}$  foi possível encontrar. Ressaltamos que em ambientes com grande capacidade de suporte e um limiar pequeno a velocidade mínima de onda é igual à obtida para os crescimentos exponencial e logístico, resultado semelhante ao apresentado no Apêndice B para os casos sem memória.



# 3

## ABORDAGENS NUMÉRICAS

Estudos de equações diferenciais aplicados precisam de soluções numéricas para que verifiquemos que os comportamentos propostos em nossas soluções analíticas se mantêm ou se a verificação experimental pode ser justificada por nossos estudos. Existem inúmeros estudos somente numéricos de equações diferenciais com os mais diversos objetivos de estudo [116–120].

Em nosso trabalho, usamos o estudo das soluções numéricas para o modelo proposto na Eq.(10) para verificarmos o comportamento dispersivo para as diferentes dinâmicas de crescimento apresentadas na Seção 1.1.

Para que nossa solução numérica faça sentido, definimos uma condição de contorno em que o espaço é tão grande que não há densidade populacional nas fronteiras, garantindo que toda população permaneça no espaço definido. Biologicamente, significaria que os indivíduos podem escapar do espaço delimitado, não sendo mais considerados na área.

A seguir, reescrevemos o modelo não dimensional que encontramos em 1.4.2:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t} = \beta u(1 - w) - w, \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1 - w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u, x, t), \end{cases} \quad (60)$$

onde as funções de crescimento,  $f(u, x, t)$  são as propostas em 1.1 ou  $f(u, x, t) \equiv 0$ .

Nossas implementações numéricas foram realizadas com a ferramenta *pdepe* do *software* Matlab que utiliza o **Método de Linhas** para resolver equações diferenciais parciais, que explicamos a seguir. As análises dos dados obtidos em nossos algoritmos, como ajustes de curva, foram realizadas no *software* Origin.

### 3.1 MÉTODO DE LINHAS

Existem inúmeros métodos de análise solução de EDO's; logo, a utilização de métodos de aproximação de uma ou mais EDP's para EDO's considerando somente uma das variáveis independentes é uma forma de facilitar sua solução numérica [121]. Tais aproximações podem ser feitas por diferenças finitas, elementos finitos, métodos de colocação ou séries de Fourier, por exemplo [122].

O método de linhas, MOL (do inglês, *Method of Lines*), é um método numérico de diferenças finitas especial bem-estabelecido e muito utilizado por ser mais eficaz com relação a precisão e tempo computacional que o método de diferenças finitas tradicional, além de possuir estabilidade numérica e menor esforço de programação, o que é uma característica importante para usuários que não têm muita habilidade em computação e precisam apresentar soluções numéricas de uma EDP [122, 123]. De maneira geral, o processo envolve discretizar a EDP em uma ou mais dimensões enquanto usamos uma solução analítica na variável restante. A EDP deve ser um problema de Cauchy, bem-posto com condições iniciais definidas, em pelo menos uma das dimensões, pois os métodos numéricos de resolução de EDO's numericamente precisam das condições iniciais para funcionarem corretamente.

A seguir, apresentamos os passos para a implementação do método de linhas, aplicando no modelo proposto na Eq. (60).

#### Passos do Método de Linhas

Seguimos os passos propostos em [123] para aplicarmos os método de linhas em nosso modelo. No caso de nossas implementações, consideramos um espaço unidimensional centrado na origem,  $x = [-15, 15]$ , com intervalo  $\Delta x = 0,005$  e tempo,  $t = [0, 1]$ , com incremento  $\Delta t = 0,01$  e transformamos a Eq.(60) no seguinte sistema de EDO's:

$$\begin{cases} \frac{dw}{dt} = \beta u(1 - w) - w , \\ \frac{du}{dt} = -\frac{2u}{1 - w} + \frac{u}{\Delta x^2} + f(u) . \end{cases}$$

Em nossas soluções, consideramos as condições iniciais são apresentadas nas Eqs.(61) e (62). O comportamento inicial da densidade populacional está na Fig.7. Mantemos a densidade populacional inicial igual a 1; ou seja, a integral da curva na Fig.7 é 1.

$$u(x, 0) = \begin{cases} 10, & \text{se } x \in [-0,05; 0,05] \\ 0, & \text{caso contrário.} \end{cases} \quad (61)$$

$$w(x, 0) = 0 \quad (62)$$

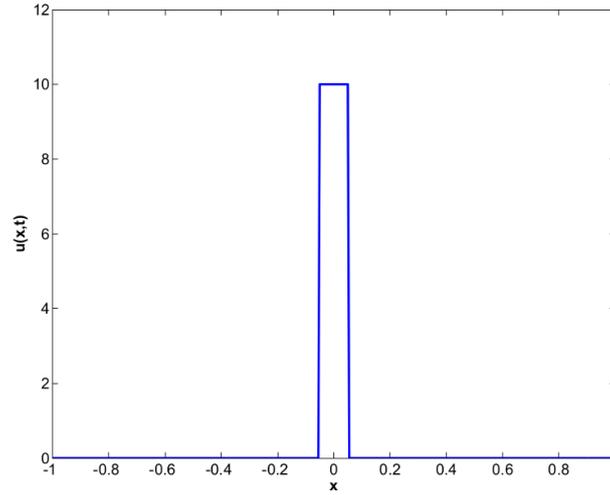


Fig. 7: Densidade populacional,  $u(x, t)$  pelo espaço unidimensional  $x$ , com as condições iniciais apresentadas nas Eq.(61).

Calculamos as soluções numéricas para diferentes taxas de variação de memória, crescimento, capacidade de suporte e limiar no estudo de como estes parâmetros influenciam a redistribuição da população. Portanto, consideramos para a taxa de memória o intervalo  $\beta = [0, 100]$ , com  $\Delta\beta = 5$ . Para os parâmetros de  $f(u)$ , a taxa de crescimento  $r = [2, 10]$  e  $\Delta r = 2$ ; a capacidade de suporte  $K = [0, 1; 0, 7]$  com  $\Delta K = 0, 1$  e limiar  $L = [0, 01; 0, 05]$  com  $\Delta L = 0, 01$ .

Dadas as soluções numéricas para a Eq.(33), estudamos como os parâmetros influenciam no comportamento da redistribuição. Nossos estudos focam nas curvas de alcance populacional que apresentamos a seguir.

## 3.2 ALCANCE DA POPULAÇÃO, $x_p(t)$

Definimos alcance da população  $x_p$  como a posição do espaço com uma densidade populacional mínima. Na Fig.8a, utilizamos  $u(x_p(t), t) = 0, 05$  em que os pontos marcados

são este valor de  $u(x_p(t), t)$  obtido, os valores considerados de  $x$  são positivos ( $x > 0$ ) pelo fato que assumimos simetria na distribuição da população pelo espaço. Para nossos estudos, caso não seja dito o contrário estamos considerando  $u(x_p(t), t) = 1 \cdot 10^{-4}$ . Além disso, expressamos o alcance da população como sendo o conjunto descrito a seguir:

$$X_p(k) = \{(t, x) \in \mathbb{R}_+ \times \mathbb{R} : u(x, t) \leq k\}.$$

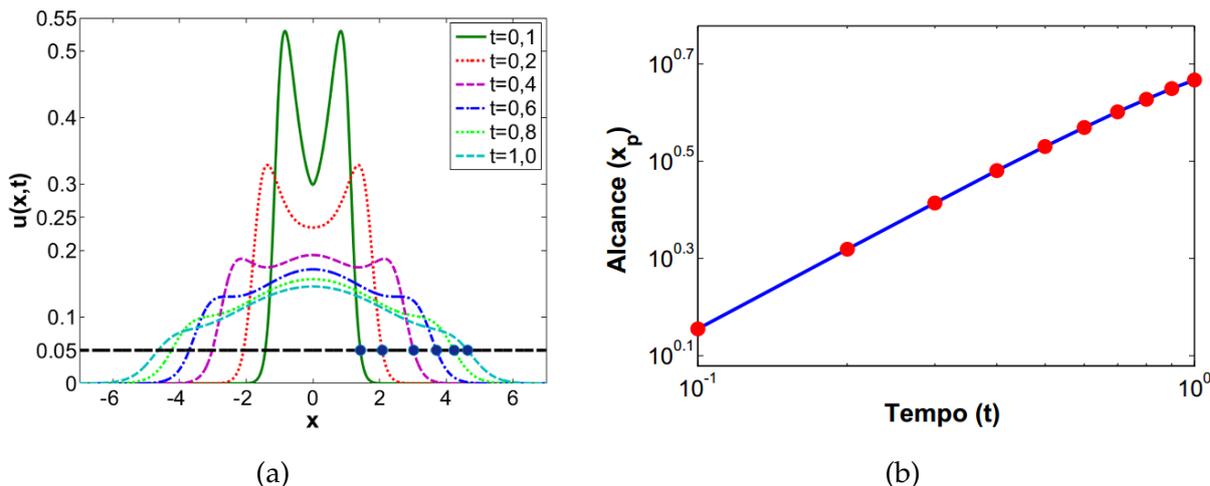


Fig. 8: Em (a): temos a solução numérica para  $u(x, t)$  quando  $f(u) \equiv 0$  e  $\beta = 35$ . Em (b): temos a curva de alcance que obtemos considerando  $u(x, t) = 0,05$ . A curva de alcance está em escala log-log.

Baseamos nosso estudo do comportamento da redistribuição populacional a partir das curvas de alcance  $x_p(t)$ , no movimento Browniano e no fato de que em processos difusivos a redistribuição é obtida pela distribuição de Gauss [124, 125]. Dada a solução fundamental da equação de difusão que apresentamos no Apêndice A e o Teorema do Limite Central (TLC), que estabelece que a soma das variáveis aleatórias com variância finita converge para a distribuição normal (gaussiana), obtemos a relação a seguir:

$$u(x, t) = \frac{f(x^2/t)}{\sqrt{t}} ;$$

i.e., o deslocamento quadrático médio,  $\langle x^2(t) \rangle$ , é proporcional ao tempo,  $\langle x^2(t) \rangle \propto t$  [126]. Podemos concluir que [125]:

$$\langle x^2(t) \rangle \propto t^\nu . \quad (63)$$

Todavia, trabalhamos em nossas soluções numéricas com o deslocamento desta população,  $\langle x(t) \rangle$ , não seu deslocamento quadrático médio, sendo necessário estabelecer

uma relação de proporcionalidade para  $\langle x(t) \rangle$ . Logo, a partir da Eq.(63) obtemos a seguinte relação de proporcionalidade:

$$\langle x(t) \rangle \propto t^m ; \quad (64)$$

chamamos  $m$  de *expoente característico*.

Note que para o processo difusivo  $m = 0,5$ . Nos casos em que a dispersão de uma população não pode ser descrita pela difusão, assumimos a existência da *difusão anômala*. De modo que:

- Se  $m < 0,5$ , temos um processo **sub-difusivo**, que é obtido quando a dispersão é mais lenta que a de um processo difusivo; por exemplo, se a população prefere visitar locais que já esteve;
- Se  $m > 0,5$ , temos um processo **super-difusivo** que significa que a dispersão é mais rápida que a difusão normal; como ocorre em distribuições que não obedecem o TLC (como voos de Lévy [127–129]) ou processos não-markovianos (como memória [130–132])

Avaliamos nossas soluções numéricas através de  $x_p(t)$  e de seu expoente característico  $m$  para os casos sem e com crescimento populacional.

### 3.2.1 Sem Dinâmica Populacional

Em alguns casos não consideramos qualquer crescimento populacional, pelo fato de o tempo entre gerações ser superior ao considerado ou que apesar de existirem múltiplas gerações neste intervalo a população permanece essencialmente constante <sup>1</sup>. Considerando o modelo proposto na Eq.(60) e que  $f(u, x, t) \equiv 0$ , escrevemos nosso modelo:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t} = \beta u(1 - w) - w , \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1 - w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} . \end{cases} \quad (65)$$

Da Eq.(65), estudamos a influência da variação de memória, caracterizada pelo parâmetro  $\beta$ . Na Fig. 9, verificamos que o aumento de  $\beta$  altera o espalhamento pelo espaço; isto é, o aumento nos valores de  $\beta$  aumentam a densidade de memória espacial,  $w(x, t)$  e se a população tiver maior memória associada ao espaço em que previamente esteve, melhor ela se redistribui pelo espaço sendo mais eficiente em evitar tais locais.

<sup>1</sup> Note que se  $u(x, t) = k$ ,  $k \in \mathbb{R}$ , então  $\partial_t u = 0$ .

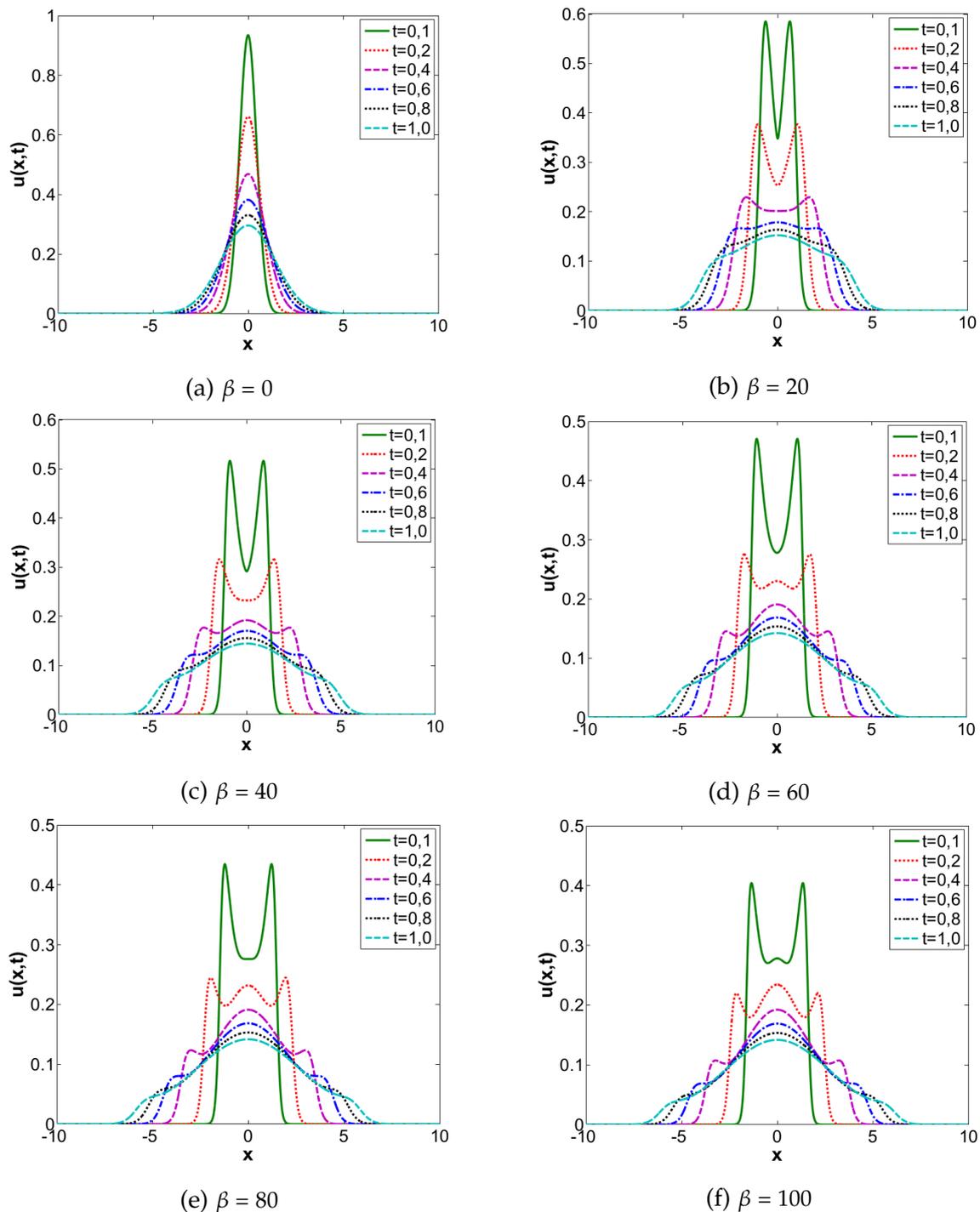


Fig. 9: Solução numérica de  $u(x, t)$  em função de  $x$  para diferentes valores de  $\beta$  e de tempo  $t$ .

Na Fig.9, note que quando  $\beta = 0$  só ocorre um pico de dispersão; neste caso, esta curva é a solução numérica fundamental da equação da difusão simples. Quando  $\beta \neq 0$  em nossas soluções, ocorre a formação de dois picos nas margens de densidade popu-

lacional que se dispersam pelo espaço, com maior espaçamento entre picos conforme consideramos maiores valores de  $\beta$ . Esta é, portanto, a influência do termo de memória espacial em nosso modelo.

Dadas as soluções apresentadas na Fig.9, obtemos o alcance da população,  $x_p(t)$ . Verificamos que o aumento do valor de  $\beta$  aumenta o alcance  $x_p$ . Note que o transiente inicial é essencialmente o mesmo para todos os valores de  $\beta$  apresentados; afinal, para valores de  $t$  próximos às condições iniciais há pouca ou nenhuma influência da memória. Biologicamente, significa que nos instantes iniciais na área delimitada a população está concentrada; logo, os indivíduos ainda não se dispersaram o suficiente pelo espaço.

Na Fig.10, mostramos o comportamento dos alcances  $x_p(t)$  para distintos valores de  $\beta$  que consideramos em nossas implementações. Na Fig. 11, mostramos como varia a inclinação destas curvas, dada pelos expoentes característicos ( $m$ ).

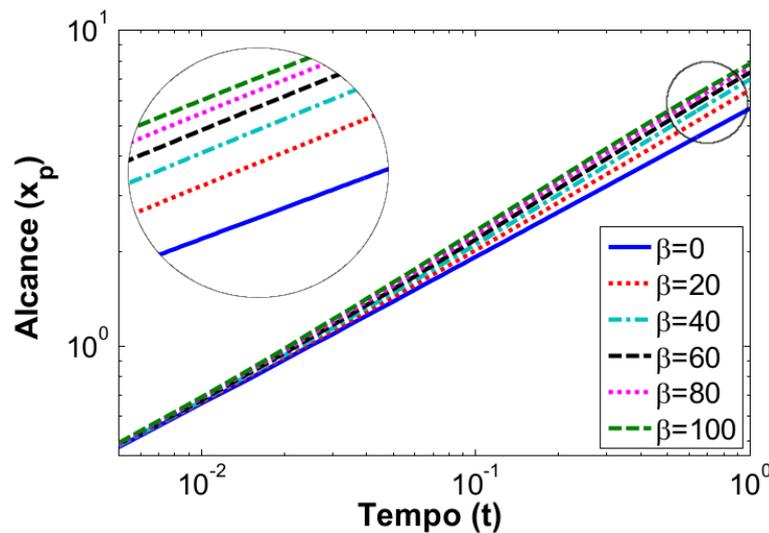


Fig. 10: Alcance da população  $x_p(t)$  em função do tempo, para diferentes valores de  $\beta$ .

Quando consideramos o maior valor admitido de  $\beta$  em nossas simulações ( $\beta = 100$ ) não há uma grande diferença no valor de expoente característico obtido se comparado com valores também altos de  $\beta$ , apesar de possuir o maior alcance  $x_p(t)$  apresentado na Fig.10, onde temos que conforme a memória aumenta, o valor final de alcance  $x_p(t)$  também aumenta. Isto faz sentido biológico, pois um indivíduo que possui uma melhor memória sobre onde já esteve evitando este lugar se redistribui pelo espaço de maneira mais eficiente.

Da Fig.10, vemos que o alcance da população segue uma lei de potências no tempo apresentada em (64); ou seja,

$$x_p(t) \propto t^m, \quad (66)$$

em que  $m \in [0,5; 0,6)$ , conforme mostra a Fig.11. Note que o acréscimo de  $\beta$  no modelo faz com que a dispersão desta população deixe de ser difusiva ( $m = 0,5$ ) e passe a ser super-difusiva,  $m > 0,5$ . Isto significa que ao acrescentarmos a memória espacial na movimentação desta população, ela se redistribuirá mais pelo espaço.

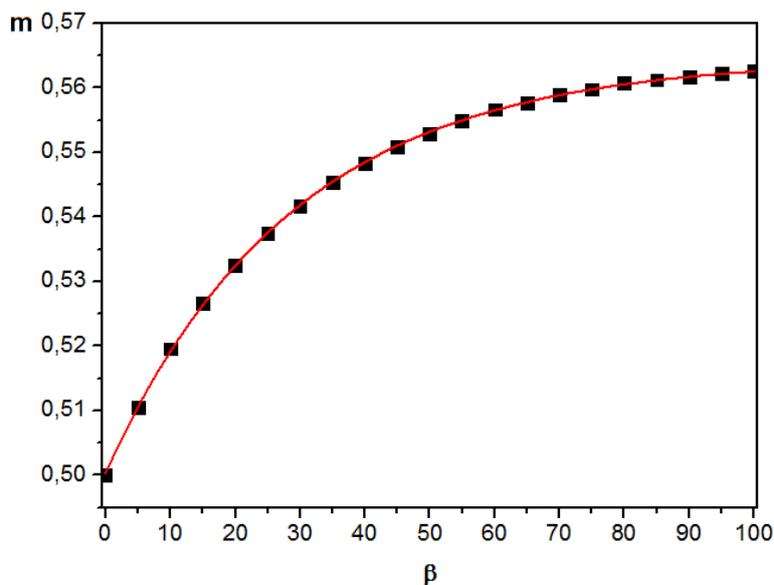


Fig. 11: Expoentes Característicos ( $m$ ) em função de  $\beta$ . Veja que o aumento de  $\beta$  aumenta  $m$ . Note que para  $\beta \leq 50$  o aumento no valor de  $m$  é mais expressivo.

Encontramos uma curva que se ajusta a estes valores de expoente característico, Eq.(67), na qual todos os termos são não-negativos.

$$m(\beta) = m_0 + a_0 \left( 1 - \exp \left( -\frac{\beta}{\beta_0} \right) \right), \quad (67)$$

onde  $m_0 = 0,5$  é o expoente característico para difusão;  $a_0 = 0,064$  é a sensibilidade do quanto as mudanças nas taxas de memória influenciam no valor de  $m(\beta)$ ; ou seja, no alcance e  $\beta_0 = 0,035$  é um fator de escala para Eq.(67).

Ao reescrevermos a Eq.(66) considerando o que foi proposto na Eq.(67), obtemos a seguinte relação de proporcionalidade:

$$x_p \propto t^{m_0 + a_0(1 - \exp(-\beta/\beta_0))}. \quad (68)$$

Interpretamos a Eq.(68) da seguinte forma:

- Quando  $\beta = 0$ , temos que  $a_0 (1 - \exp(-\beta/\beta_0)) = 0$ ; assim,  $x_p \propto t^{m_0}$ ; ou seja, a redistribuição da população é dada pela difusão normal, como verificamos na Fig.9 em que  $\beta = 0$ ;
- Quando  $\beta \ll \beta_0$ , temos  $\beta/\beta_0 \ll 1$ ; logo,  $(1 - \exp(-\beta/\beta_0)) \rightarrow 0$ . Disso, temos que  $x_p \propto t^{m_0}$ ; ou seja, a população se dispersa sobretudo pela difusão comum;
- Quando  $\beta \approx \beta_0$ , então temos que  $m(\beta) \approx m_0 + a_0(1 - (1/e))$ ; ou seja, a Eq.(68) fica  $x_p \propto t^{m_0+a_0(1-\exp(-1))}$ . Neste caso, a dispersão depende da sensibilidade podendo ser difusão comum ou super-difusão;
- Quando  $\beta \gg \beta_0$ , então temos que a expressão  $a_0(1 - \exp(-\beta/\beta_0)) \approx a_0$ . Logo, temos  $x_p \propto t^{m_0+a_0}$  e a dispersão da população é super-difusiva pelo fato que  $a_0 > 0$ .

Assim, considerando a Fig.11 e os valores obtidos de  $a_0$  e  $\beta_0$  no ajuste nos mostra que a redistribuição neste caso sem crescimento populacional são super-difusivas quando consideramos  $\beta > \beta_0$ . Ou seja, o aumento de memória acima deste ponto faz com que a redistribuição da população seja mais rápida.

O efeito de memória na redistribuição espacial das soluções numéricas é explicada pela relação apresentada na Eq.(68), em que o aumento de  $\beta$  faz com que a dispersão seja mais dependente da sensibilidade, fator que pode caracterizar uma população. Isto comprova o que foi visto na Fig.10 em que  $x_p(t)$  é mais inclinada conforme se aumenta os valores de memória.

Contudo, verificamos analiticamente que a redistribuição populacional também depende da dinâmica de crescimento da população. Disto, estudamos a seguir como funções de crescimento populacional alteram a redistribuição espacial da população.

### 3.2.2 Com Dinâmica Populacional

Existem inúmeros fatores para a variação populacional. Considerando as funções de crescimento apresentadas em 1.1, estudamos como o comportamento da redistribuição é alterada de acordo com as funções de crescimento propostas.

Como mostramos no Apêndice B e no Capítulo 2, a expressão de velocidade mínima de onda viajante,  $c_{min}$ , são iguais para os crescimentos exponencial e logístico, considerando ou não o efeito da memória espacial.

Para a validação numérica, esperamos que os alcances  $x_p(t)$  encontrados para essas dinâmicas sejam coincidentes, pois isto indicaria que suas velocidades de onda são iguais. Se as curvas de alcance,  $x_p(t)$ , coincidirem, sua coincidência implicaria na mesma expressão para velocidade mínima.

Os alcances populacionais  $x_p(t)$  para os modelos de Skellam [19] e Fisher-KPP [22, 23] (isto é, sem memória) e o modelo proposto na Eq.(60) com efeitos de memória (no caso,  $\beta = 50$ ) são apresentados nas Figs. 12a e 12b, respectivamente. Ressaltamos que a condição inicial para todas as soluções numéricas é sempre a apresentada na Fig.7. Também afirmamos que neste caso consideramos uma densidade populacional pequena para nossas curvas de alcance,  $u(x_p(t), t) = 1 \cdot 10^{-12}$ .

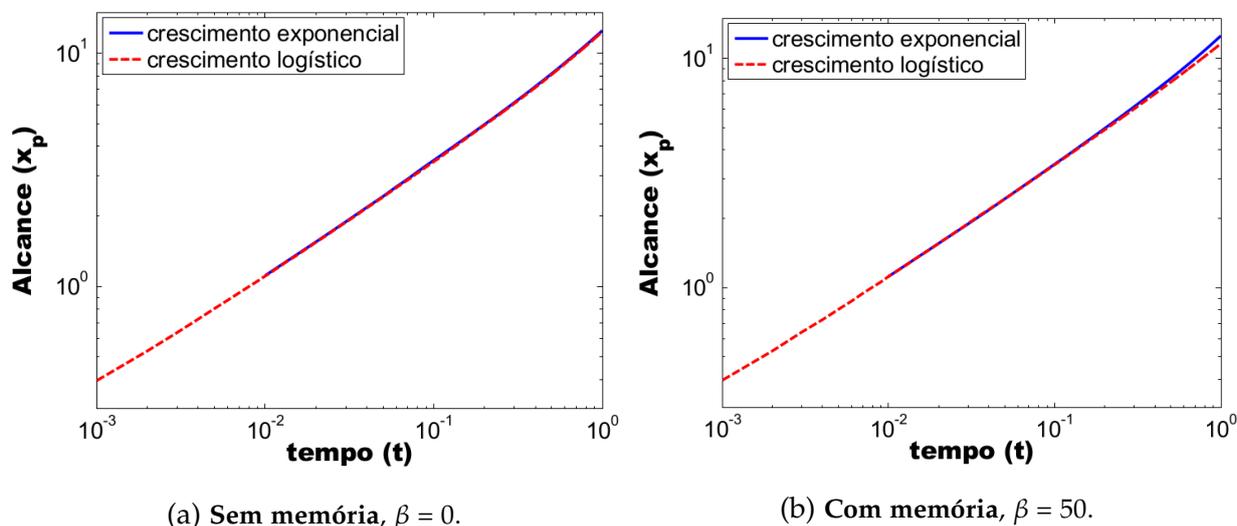


Fig. 12:  $x_p(t) \times t$ . O alcance  $x_p(t)$  foi calculado considerando  $u(x, t) = 1 \cdot 10^{-12}$ , em que  $r = 10,0$  e  $K = 0,4$ .

Note que consideramos um valor arbitrário de  $\beta$  nesta verificação de coincidência das curvas de alcance. Assim, concluímos sua validade para quaisquer valores de  $\beta$  admitidos.

Com isso, confirmamos o resultado analítico que propõe que a velocidade entre os crescimentos exponencial e logístico é a mesma independente da presença da memória. Por este resultado, encontramos a mesma curva de alcance em função do tempo para as duas dinâmicas populacionais distintas.

A seguir, avaliamos todo comportamento do alcance para as diferentes dinâmicas de crescimento.

3.2.2.1 *Crescimento Exponencial*

O crescimento exponencial é uma dinâmica populacional que considera quantos indivíduos uma população consegue produzir, sem qualquer limitação ambiental para este crescimento. Logo, considerando a adimensionalização apresentada em 1.4.2 e o modelo proposto em (60), analisamos numericamente o sistema de equações a seguir:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t} = \beta u(1 - w) - w , \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1 - w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru . \end{cases} \quad (69)$$

Lembramos que  $\beta$  e  $r$  são taxas adimensionais apresentadas na Subseção 1.4.2.

Na Fig. 13, mostramos soluções numéricas  $u(x, t)$  em função de  $x$  para diferentes valores de  $\beta$  e um valor definido de  $r$ . Repare que o aumento de  $\beta$  altera o comportamento da densidade populacional do modelo em (69).

Note que a população está aumentando tanto em tamanho quanto em espaço explorado à medida que o tempo evolui. Novamente ocorrem dois picos de densidade populacional nas margens das soluções e estes picos são derivados da memória mesmo que de maneira mais sutil que para o caso em que não temos dinâmica populacional, Subseção 3.2.1.

Concluimos que há influência da memória na redistribuição espacial desta população, que explicamos pela definição de  $r$  e  $\beta$  apresentada em 1.4.2, sendo as duas taxas dependem diretamente da taxa de decaimento de memória,  $\mu$ , como apresentamos na Seção 2.2.

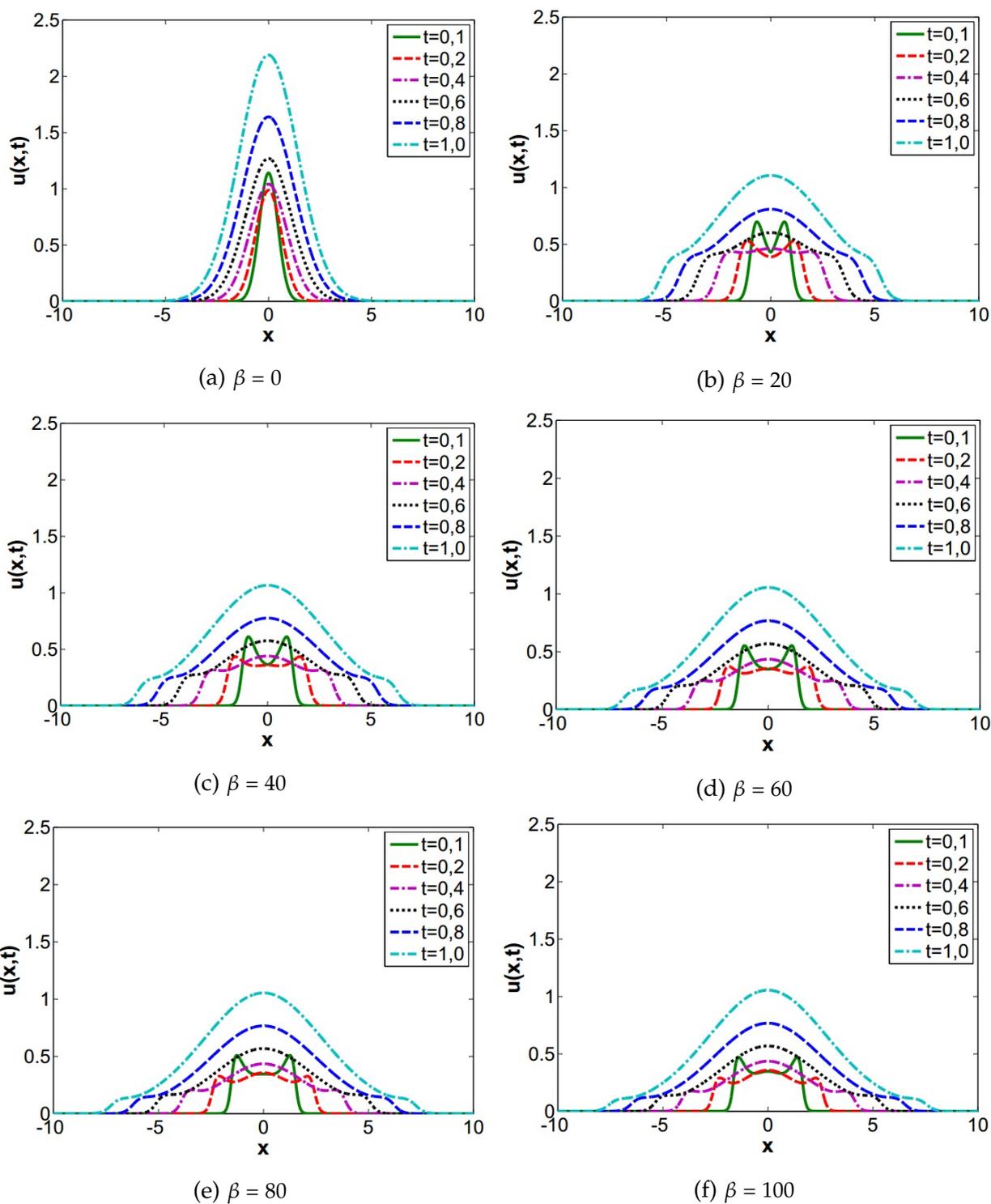


Fig. 13:  $u(x,t)$  em função de  $x$  para diferentes valores de  $\beta$  e  $r = 2,0$ . Repare que o aumento de  $\beta$  aumenta a redistribuição espacial da população.

Conforme apresentado na Subseção 3.2.1, a dispersão populacional é diretamente influenciada pelo valor de  $\beta$  considerado. Verificamos que o alcance  $x_p(t)$  aumenta de acordo com a taxa de variação de memória dado o crescimento exponencial na Fig. 14.

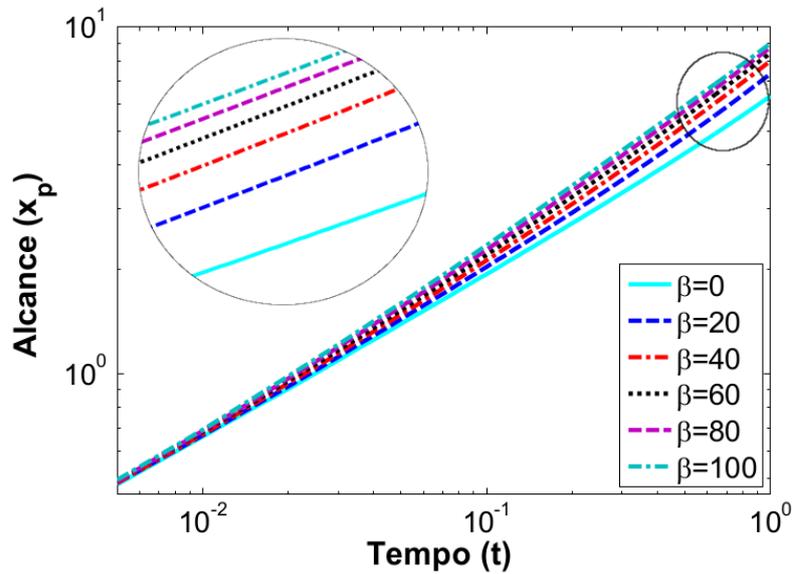


Fig. 14: Alcance  $x_p$  em função do tempo considerando as soluções apresentadas na Fig.13. Note que o aumento dos valores de  $\beta$  fazem com que  $x_p(t)$  seja mais íngreme. Isto mostra que  $\beta$  também auxilia na redistribuição de uma população com crescimento exponencial.

A Fig.14 mostra que o alcance  $x_p(t)$  aumenta de acordo com o aumento de  $\beta$  e que o transiente inicial de todas as curvas na Fig.14 é o mesmo, que ocorre porque todas as soluções numéricas possuem a mesma condição inicial, Fig. 7, e nos instantes iniciais há pouca influência da memória ou crescimento populacional na redistribuição da população.

O crescimento populacional influencia diretamente na dispersão da população, como proposto no Apêndice B. Além disso, quando aumentamos os valores considerados da taxa de crescimento temos velocidade mínima de onda viajante maior resultando em uma redistribuição maior. Biologicamente, a população cresce mais e, por ser maior, se espalha mais pelo espaço conforme o tempo evolui; ou seja, esta população explora mais o espaço considerado.

Apresentamos os expoentes característicos em função de  $\beta$  para os valores de  $r$  que consideramos nas soluções numéricas. Os resultados estão na Fig.15.

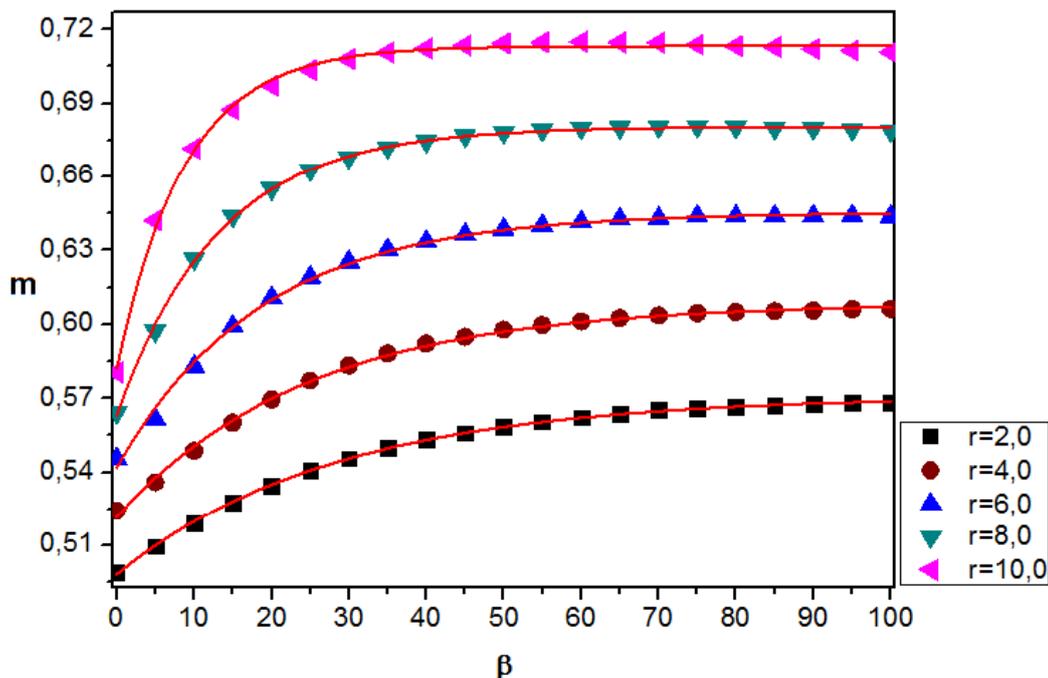


Fig. 15: Expoente Característico em função da taxa de variação de memória. O aumento de  $\beta$  aumenta o valor de  $m$ ; além disso, nota-se que o aumento de  $r$  também aumenta  $m$ .

Maiores valores de  $m$  são resultado de curvas para  $x_p \times t$  mais íngremes. Como a Fig.15 indica, a influência da taxa de crescimento no alcance populacional é maior que a influência da memória, pois note que os valores de  $m$  para  $\beta = 0$  aumentam conforme o aumento de  $r$ .

Ajustamos os dados da Fig.9 considerando a Eq.(67). O comportamento dispersivo é como se segue:

$$x_p \propto t^m, m \in [0,5;0,8). \quad (70)$$

Note que a Eq.(67) se ajusta bem para os valores de  $m$  apresentados; além disso, repare que os valores de  $m_0$  são tais que  $m_0 \geq 0,5$ , o que implica que o comportamento da redistribuição da população é super-difusivo, resultado que confirma a lei de potências proposta em (70). Apresentamos o ajuste de curvas para a Eq.(67) na Tabela 1.

$r$	$m_0$	$a_0$	$\beta_0$
2,0	0,498	0,073	0,035
4,0	0,522	0,087	0,040
6,0	0,542	0,103	0,053
8,0	0,563	0,117	0,076
10,0	0,582	0,131	0,113

Tabela 1: Valores considerados no ajuste de curvas considerando a Eq.(67) e os valores de  $m$  apresentados na Fig.15.

Quando não há efeito de memória, sabemos que há influência da taxa de crescimento na dispersão, Apêndice B. Estudamos o comportamento de  $m$  em função de  $r$  e verificamos o efeito conjunto que  $r$  e  $\beta$  possuem na redistribuição da população.

De fato, se consideramos uma população com crescimento ilimitado em um ambiente qualquer, em que além deste crescimento esta população também evita os lugares em que previamente esteve, a população se espalha pelo espaço de maneira mais eficiente. Considerando  $\beta = \{0, 100\}$  e variando  $r$ , obtemos a Fig. 16 em que o aumento de  $r$  influencia no alcance populacional obtido de maneira direta.

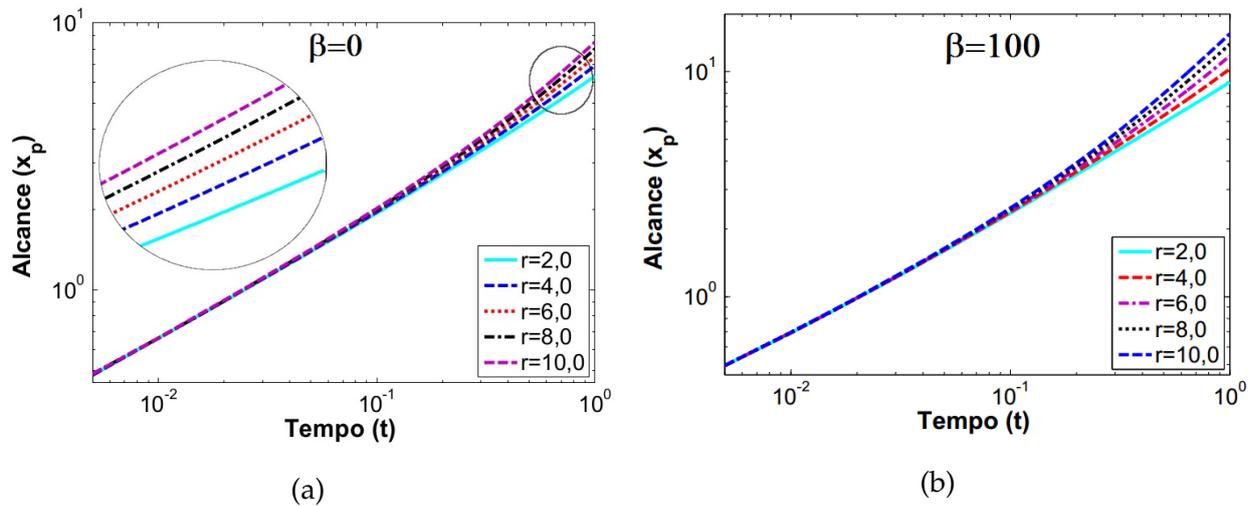


Fig. 16: Alcance  $x_p$  em função do tempo  $t$  para (a)  $\beta = 0$  e (b)  $\beta = 100$  com diferentes valores de  $r$ . O aumento de  $r$  aumenta o alcance  $x_p(t)$ , mantendo o mesmo transiente inicial. *inset*: região ampliada.

Ressaltamos que os transientes iniciais da Fig.16 são iguais independente das taxas de crescimento, pois nos instantes iniciais não há influência dos valores de  $r$  no espa-

lhamento espacial da população, que permanece concentrada próxima das condições iniciais.

Os expoentes característicos em função de  $r$  são mostrados na Fig.17 em que  $m$  aumenta conforme  $\beta$  e  $r$  aumentam. Omitimos os valores obtidos para  $\beta = 80$  por serem muito próximos aos obtidos para  $\beta = 100$  e indiscerníveis na figura.

A influência da memória é menos perceptível para casos maiores de  $r$ , pois a população cresce rápido mesmo que permaneça muito concentrada, há maior dificuldade em diferenciar os valores de  $m$  encontrados na Fig.17.

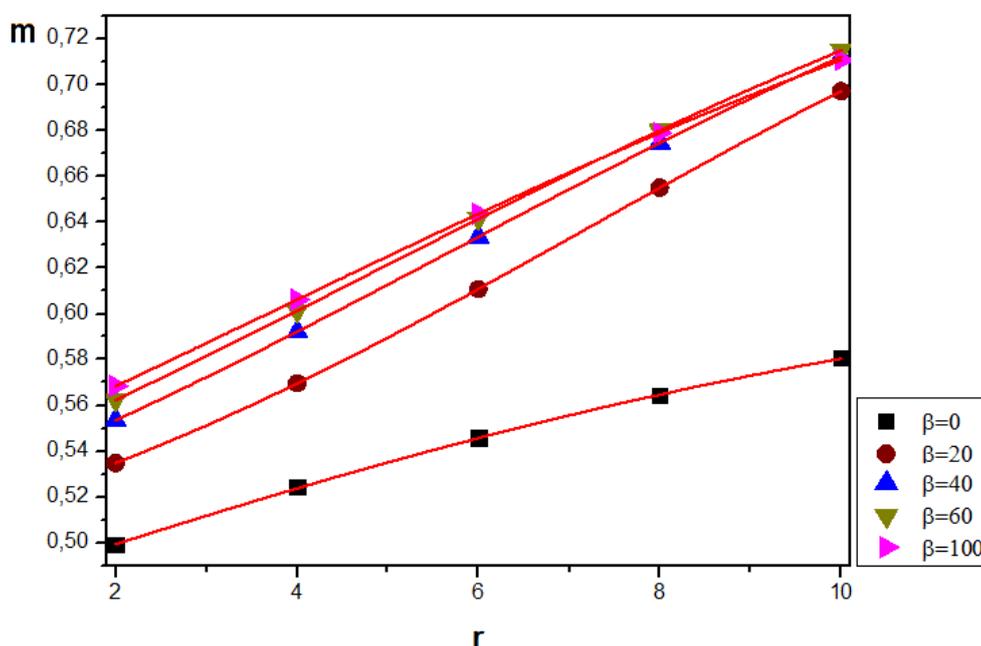


Fig. 17: Expoentes Característicos em função da taxa de crescimento. O aumento de  $r$  aumenta  $m$  enquanto que o aumento de  $\beta$  pouco influencia no aumento de  $m$ , como obtido do ajuste de curva  $m \times \beta$ .

Definimos a equação de ajuste da Fig.17. Considerando o apresentado na Eq.(70), temos a seguinte equação:

$$m(r) = m_f + \frac{m_i - m_f}{1 + \exp\left(k_r \left(r - \frac{r_0}{k_r}\right)\right)}, \quad (71)$$

onde  $m_i$  é o expoente característico quando  $r = 0$ , dependente de  $\beta$ ,  $m_i = m_i(\beta)$ ;  $m_f$  é o expoente característico para o valor máximo de  $r$  considerado, também dependente de

$\beta : m_f = m_f(\beta)$ ,  $r_0$  é o ponto de inflexão e  $k_r$  é um fator de escala para a curva obtida pela Eq.(71). Assim, reescrevemos a Eq.(70) como sendo:

$$x_p \propto t^{m_f + \frac{m_0 - m_f}{1 + \exp(k_r(r - \frac{r_0}{k_r}))}}, \quad (72)$$

e interpretamos a Eq.(72) da forma:

- Se  $r = 0$ , então  $m(r) = \frac{m_i + m_f}{2}$  onde teremos um processo difusivo ou super-difusivo dependente do valor de  $\beta$  considerado.
- Se  $r \ll \frac{r_0}{k_r}$ , temos que  $\exp(k_r(r - \frac{r_0}{k_r})) \rightarrow 1$  e  $m(r) \approx \frac{m_i + m_f}{2}$ , garantindo que sua dispersão seja super-difusiva e dependente de  $\beta$ ;
- Se  $r \approx \frac{r_0}{k_r}$ , então temos que a Eq.(72) é aproximadamente  $x_p \propto t^{m_i}$ , dependendo de  $m_i(\beta)$  para sua dispersão ser normal ou super-difusiva;
- Se  $r \gg \frac{r_0}{k_r}$ , então consideramos que  $\exp(k_r(r - \frac{r_0}{k_r})) \approx \exp(k_r r)$  e, assim,  $m(r) = m_f + \frac{m_i - m_f}{1 + \exp(k_r r)}$ , cuja redistribuição é sempre super-difusiva e dependente de  $\beta$ .

Os valores do ajuste apresentado na Fig. 17 com a Eq.(71) são apresentados na tabela a seguir:

$\beta$	$m_i$	$m_f$	$k_r$	$r_0$
0	0,315	0,632	0,163	0,0
20	0,452	0,822	0,240	1,730
40	0,420	0,837	0,200	1,545
60	0,403	0,84	0,186	0,908
100	0,369	0,833	0,163	0,614

Tabela 2: Valores dos parâmetros do ajuste de curvas para a Eq.(71) considerando os valores de expoente característico apresentados na Fig.17.

O ajuste dado pela Eq.(71) mostra que existe uma mudança de comportamento na população a partir de uma taxa de crescimento  $r > r_0$ .  $r_0$  define um valor de *crossover* (cruzamento) a partir do qual a população super-difunde mesmo para baixos valores de  $\beta$ . Consideramos que existe um valor de  $r$  em que o crescimento de uma população é tão grande que não há grande influência da memória na dispersão desta população<sup>2</sup>.

<sup>2</sup> Quando tomamos  $r = 10$  significa que uma população que em um tempo  $t$  tenha densidade populacional  $u(x, t) = 1$  terá  $u(t + 1, x) = 10$ .

A Fig. 18 mostra como o aumento de  $\beta$  e  $r$  influenciam o alcance da população. Na Fig.18a temos que ao variar tanto  $r$  quanto  $\beta$ , a curva que atinge o maior alcance é uma curva em que temos um valor elevado de  $r$  combinado com um valor não-nulo de  $\beta$ . Este resultado confirma que a memória tem sua parcela de influência na dispersão do modelo da Eq.(69). Por mais que uma população explore o ambiente de acordo com seu crescimento, o fato desta população possuir alguma memória como a que propomos aqui faz com que sua redistribuição seja maior. O transiente inicial continua igual não importando os valores de  $\beta$  e  $r$  considerados.

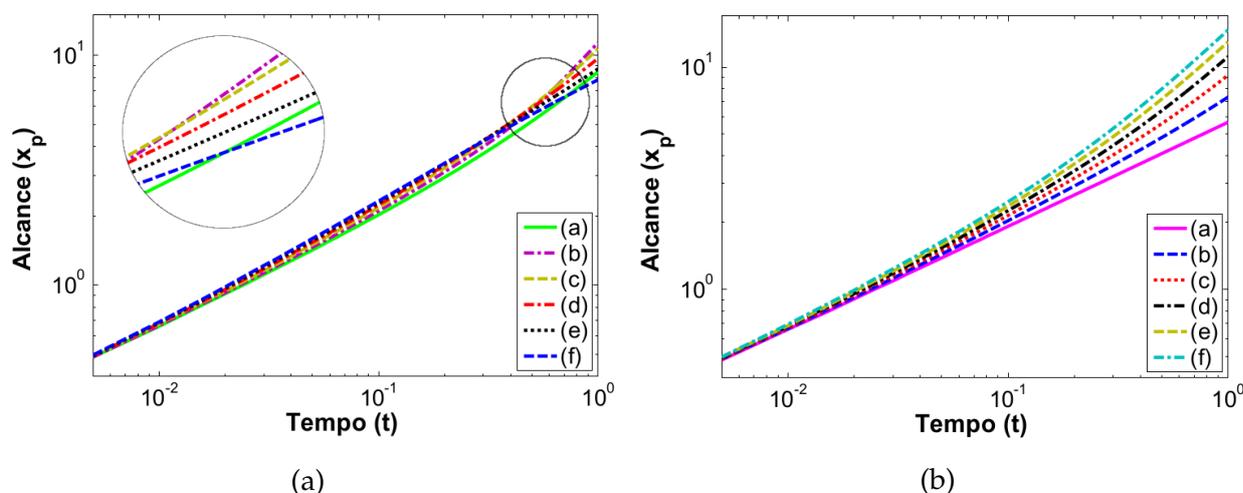


Fig. 18: Alcance  $x_p$  em função de  $t$  para diferentes valores de  $\beta$  e  $r$ . Em (a): (a)  $r = 10$  e  $\beta = 0$ , (b)  $r = 8,0$  e  $\beta = 20$ , (c)  $r = 6,0$  e  $\beta = 40$ , (d)  $r = 4,0$  e  $\beta = 60$ , (e)  $r = 2,0$  e  $\beta = 80$  e (f)  $r = 0$  e  $\beta = 100$ . Em (b): (a)  $r = 0$ , e  $\beta = 0$ , (b)  $r = 2,0$  e  $\beta = 20$ , (c)  $r = 4,0$  e  $\beta = 40$ , (d)  $r = 6,0$  e  $\beta = 60$  (e)  $r = 8,0$  e  $\beta = 80$  e (f)  $r = 10,0$  e  $\beta = 100$ .

Enquanto ambos os parâmetros são importantes no alcance da população  $x_p(t)$ ,  $r$  possui maior influência que  $\beta$  para a dispersão da população do modelo em (69). Repare que é necessário a existência da memória ( $\beta \neq 0$ ) vinculado a um valor de  $r$  para que haja maior exploração.

Quando combinando os parâmetros máximos de  $r$  e  $\beta$ , temos as curvas de alcance mais íngremes, como mostra a Fig.18b. Observe também que a curva (a) da Fig.18b por desconsiderar taxas de memória e crescimento indica o alcance populacional para a equação de difusão. Ou seja, a população se redistribui melhor quando possui termos advectivos e reativos.

Discutimos no Capítulo 1 que existem casos em que o crescimento exponencial não é a dinâmica populacional mais indicada, seja a ausência de um fator limitante no

crescimento da população. Isto é, para algumas populações é necessário considerarmos alguma limitação deste ambiente.

A seguir, apresentamos as dinâmicas populacionais que utilizam limitações no ambiente, por exemplo o crescimento logístico.

### 3.2.2.2 Crescimento Logístico

Dada uma limitação para o crescimento da população, admitimos a existência de uma capacidade de suporte,  $K$ , no crescimento de uma população. Das dinâmicas populacionais que se utilizam da capacidade de suporte, começamos com o crescimento logístico (descrito na Seção 1.1.2, Eq.(2)). Apresentamos a seguir o modelo em que  $f(u, x, t)$  é o crescimento logístico na Eq.(73):

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t} = \beta u(1 - w) - w, \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1 - w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru \left( 1 - \frac{u}{K} \right). \end{cases} \quad (73)$$

Quando uma população atinge sua capacidade de suporte, ela permanece neste valor<sup>3</sup>. Assim, temos que as ondas viajantes não possuem um pico de densidade populacional, afinal ela se manterá na capacidade de suporte. Isto é, há a formação de platôs de  $u(x, t)$  pelo espaço conforme o tempo evolui.

Na Fig. 19, apresentamos soluções numéricas do modelo em (73) com  $K = 0,5$ ;  $r = 10,0$  e diferentes valores de  $\beta$ . O acréscimo de memória cria picos de densidade populacional nas margens que são mais discretos que os obtidos quando consideramos  $f(u) = 0$ , fato que verificamos para o crescimento exponencial na Subsubseção 3.2.2.1. Como as soluções estão em um espaço unidimensional, verificamos a influência de  $\beta$  no alcance da população, assim como verificamos para o crescimento exponencial e sem dinâmica populacional.

<sup>3</sup> Lembre-se que  $u = K$  é um ponto de equilíbrio possível para o crescimento logístico, Subseção 1.1.2.

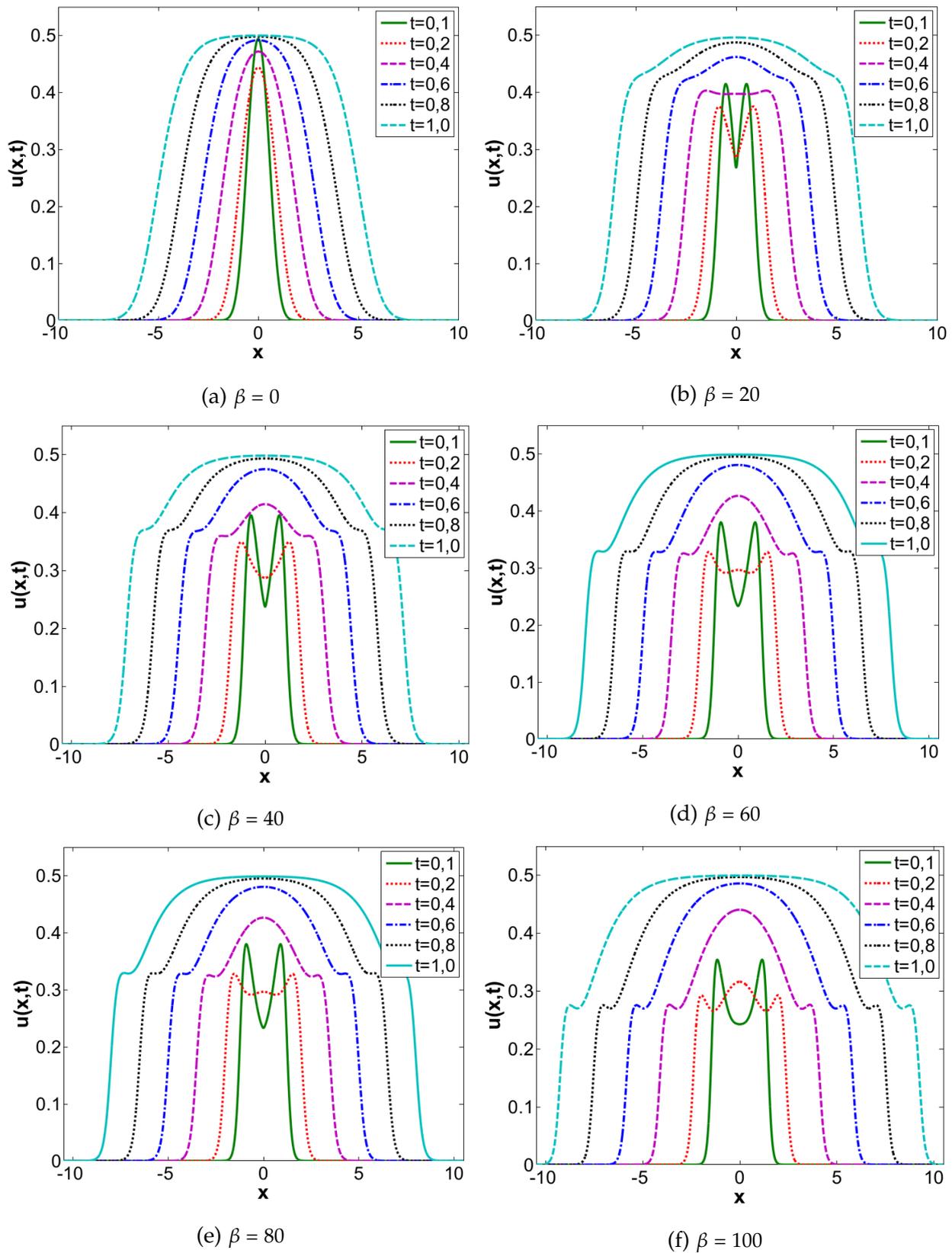


Fig. 19: Soluções numéricas de (73) com  $K = 0,5$  e  $r = 10,0$ . Note que o aumento de  $\beta$  aumenta o dispersão da população no espaço.

Apresentamos na Fig. 20 o alcance da população para diferentes valores de  $\beta$ , em que o aumento da memória garantem curvas de alcance,  $x_p(t)$ , mais íngremes.

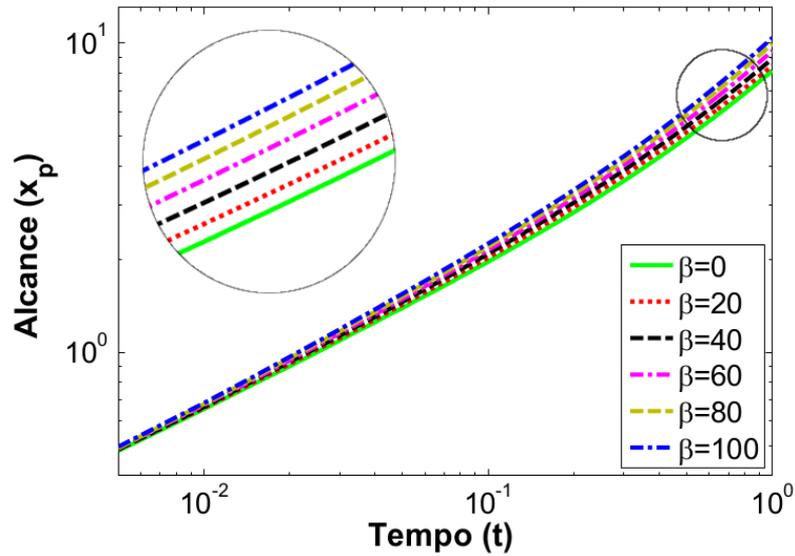


Fig. 20: Dadas as soluções da Fig.19 temos o alcance  $x_p$  em função do tempo  $t$  aumenta de acordo com o aumento de  $\beta$ .

A partir disso, encontramos os expoentes característicos,  $m$ , em função da taxa de variação de memória,  $\beta$ , considerando diferentes valores de  $r$  e  $K$  obtemos a Fig.21.

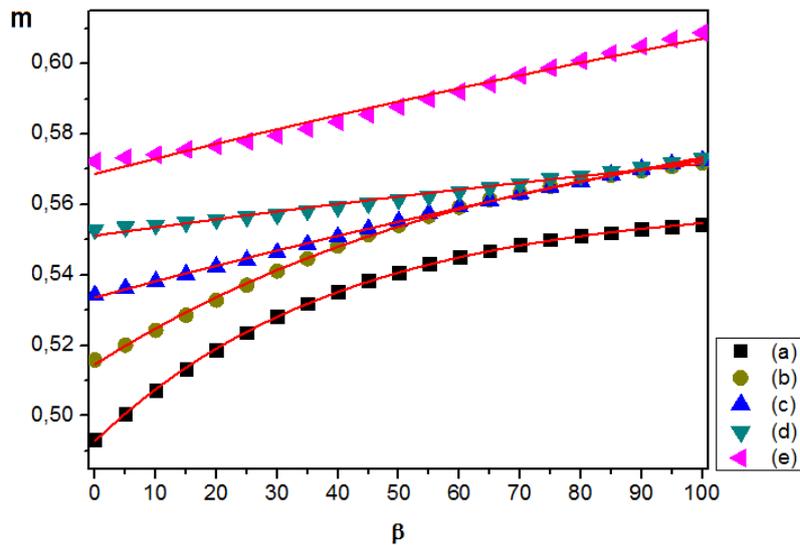


Fig. 21: Expoentes Característicos em função da Taxa de Variação de Memória para diferentes valores de  $r$  e  $K$ , onde: (a)  $r = 2,0$  e  $K = 0,6$ ; (b)  $r = 4,0$  e  $K = 0,5$ ; (c)  $r = 6,0$  e  $K = 0,3$ ; (d)  $r = 8,0$  e  $K = 0,2$ ; e (e)  $r = 10,0$  e  $K = 0,4$ .

Para os diferentes parâmetros considerados vemos que novamente  $x_p(t)$  segue a lei de potência da Eq.(64)

$$x_p \propto t^m, \text{ com } m \in [0,49;0,7) \quad (74)$$

Frisamos que o comportamento da dispersão pode ser uma difusão comum ou anômala, super-difusiva, dependendo principalmente da taxa de crescimento e capacidades de suporte consideradas. O ajuste de curvas apresentado na Fig.21 é feito considerando a Eq.(67). Apresentamos na Tabela 3 os valores de ajuste para  $m(\beta)$  da Fig.21.

Repare que o ajuste com a Eq.(67) não é possível para o crescimento logístico Isto significa que a Eq.(67) não é uma boa função para o comportamento de  $m(\beta)$  para o crescimento logístico.

	$m_0$	$a_0$	$\beta_0$
$r = 2,0$ e $K = 0,6$	0,493	40,776	0,068
$r = 4,0$ e $K = 0,5$	0,515	68,412	0,076
$r = 6,0$ e $K = 0,3$	0,534	303,097	0,141
$r = 8,0$ e $K = 0,2$	0,551	300,0	0,07215
$r = 10,0$ e $K = 0,4$	0,569	350,0	0,155

Tabela 3: Valores considerados no ajuste de curvas considerando a Eq.(67) e os valores de  $m$  apresentados na Fig.21.

Como  $\beta$  não é o único parâmetro que influencia na dispersão da população, variamos os valores  $r$  e  $K$ , inicialmente em estudos separados para a taxa de crescimento e capacidade de suporte em que determinamos a influência de cada parâmetro na redistribuição.

Começamos com a taxa de crescimento na Fig. 22, considerando  $\beta = \{0,100\}$  e diferentes capacidade de suporte,  $K = \{0,4;0,7\}$ . Note que as diferenças nos alcances populacionais são mais perceptíveis na Fig.22a, mas também ocorrem na Fig.22b. Sabemos que os maiores valores considerados de  $r$  apresentam curvas de alcance  $x_p(t)$  mais íngremes.

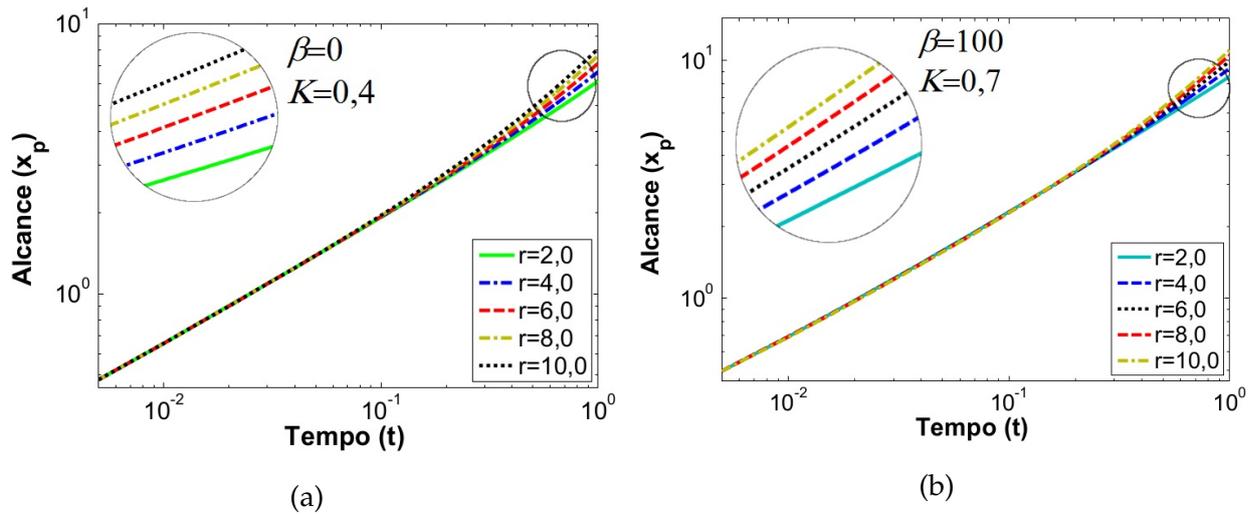


Fig. 22: Variação do alcance  $x_p$  para diferentes valores de  $r$ . Vemos nesta figura a influência da taxa de crescimento. Em (a), temos  $\beta = 0$  e  $K = 0,4$ . Em (b), consideramos  $\beta = 100$  e  $K = 0,7$ . inset: região amplificada.

Apresentamos os expoentes característicos para as curvas de alcance em função da taxa de crescimento na Fig.23, que mostra como os valores de  $m$  se comportam considerando  $\beta$  e  $K$  distintos. Apesar de existir influência de  $\beta$  e  $K$  nos expoentes característicos encontrados, a dispersão da população é mais dependente do valor de  $r$  que admitimos. Para os valores elevados de  $r$ , os  $m(r)$  encontrados são muito próximos.

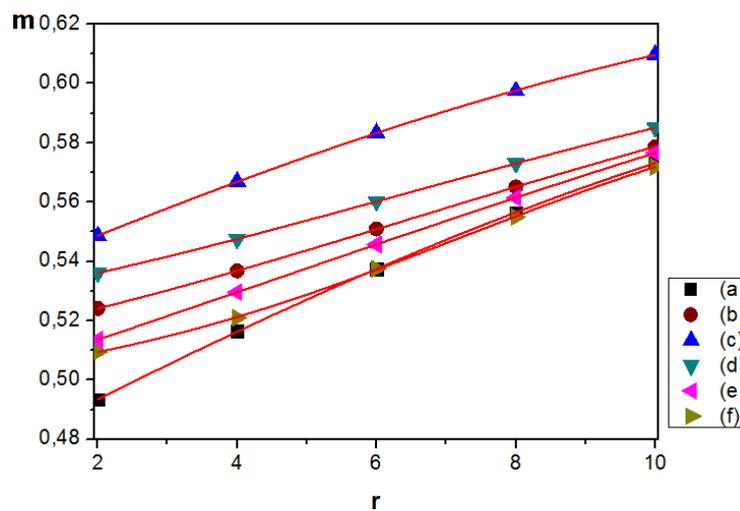


Fig. 23: Expoentes Característicos em função da taxa de crescimento. Em que temos: (a)  $\beta = 0$  e  $K = 0,6$ ; (b)  $\beta = 40$  e  $K = 0,3$ ; (c)  $\beta = 80$  e  $K = 0,5$ ; (d)  $\beta = 100$  e  $K = 0,2$ ; (e)  $\beta = 20$  e  $K = 0,4$ ; e (f)  $\beta = 60$  e  $K = 0,1$ .

Concluimos a validade do ajuste de curvas para a Eq. (71), em que mostramos que a dispersão da população pode ser tanto a difusão comum quanto a anômala (no caso, super-difusiva). Os parâmetros da Eq. (71) são apresentados na Tabela 4.

	$m_0$	$m_f$	$k_r$	$r_0$
$\beta = 0$ e $K = 0,6$	0,295	0,644	0,136	0
$\beta = 40$ e $K = 0,3$	0,492	0,605	0,32205	2,326
$\beta = 80$ e $K = 0,5$	0,393	0,675	0,114	0,516
$\beta = 100$ e $K = 0,2$	0,481	0,629	0,194	1,275
$\beta = 20$ e $K = 0,4$	0,500	0,626	0,205	1,309
$\beta = 60$ e $K = 0,1$	0,408	0,651	0,158	0

Tabela 4: Valores de ajuste de curvas considerando a Eq.(71) e a Fig.23.

Realizamos estudos de alcance populacional focando principalmente no efeito que a capacidade de suporte causa, pois este é o motivo de existência do crescimento logístico. Uma população cuja dinâmica é logística cresce conforme sua capacidade de suporte permite, assim, o alcance populacional  $x_p(t)$  também é influenciado por tal parâmetro. Apresentamos na Fig.24 curvas de alcance populacional para diferentes valores de  $K$ , considerando  $\beta = \{0, 100\}$  e  $r = \{6, 0; 8, 0\}$ .

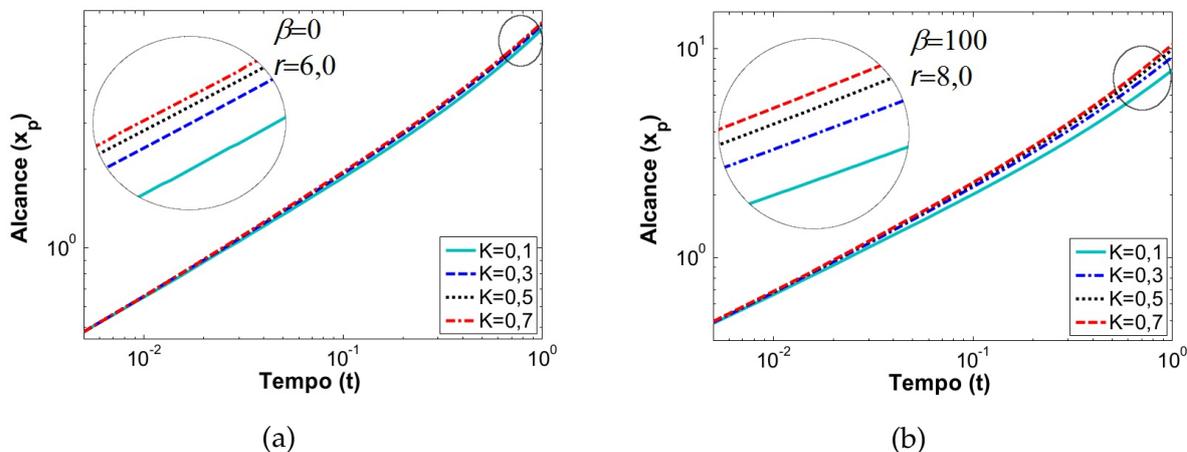


Fig. 24: Alcance populacional em função do tempo para distintos valores de  $K$ . Vemos nestas figuras a influência do aumento da capacidade de suporte neste alcance. **Em (a)**,  $\beta = 0$  e  $r = 6, 0$ . **Em (b)**,  $\beta = 0$  e  $r = 6, 0$ .

Na Fig.24, verificamos que a capacidade de suporte influencia diretamente o alcance da população. Quando consideramos  $\beta = 0^4$ , não há influência da capacidade de suporte,

<sup>4</sup> Ou seja, quando trabalhamos em um modelo de Fisher-Kolmogorov.

que é um resultado importante apresentado no Apêndice B e discutido em [111] que justifica o resultado obtido na Fig. 24a. Assim, apresentamos na Fig. 25 o expoente característico em função da capacidade de suporte considerando diferentes valores de  $\beta$  e  $r$ .

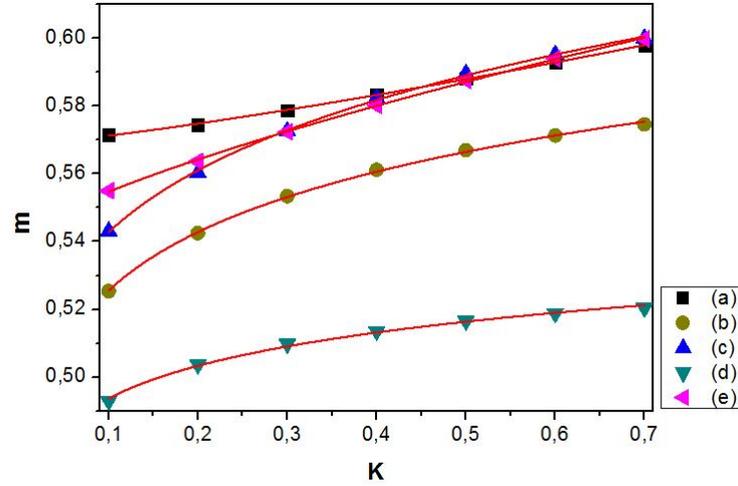


Fig. 25: Expoentes Característicos em função da capacidade de suporte. Em que temos os seguintes valores: (a)  $\beta = 40$  e  $r = 10,0$ ; (b)  $\beta = 80$  e  $r = 4,0$ ; (c)  $\beta = 100$  e  $r = 6,0$ ; (d)  $\beta = 20$  e  $r = 2,0$  e (e)  $\beta = 60$  e  $r = 8,0$ .

Considerando a lei de potência apresentada na Eq.(74), apresentamos na Fig.25 um ajuste de curva válido para o expoente característico em função da capacidade de suporte. Obtemos:

$$m(K) = m_i + a_K K^{b_K}, \quad (75)$$

onde  $m_i$  é o expoente característico dependente de  $\beta$  e  $r$ , ou seja  $m_i = m_i(\beta, r)$ ,  $a_K$  a sensibilidade da redistribuição para os valores de  $K$  e  $b_K$  é potência de  $K$ . Ressaltamos que  $m_i, a_K, b_K \geq 0$ . Reescrevemos a lei de potências apresentada em (74) considerando a Eq.(75) a seguir:

$$x_p \propto t^{m_i + a_K K^{b_K}}. \quad (76)$$

Interpretamos a Eq.(76):

- Se  $a_K = 0$ , então  $x_p(t) \propto t^{m_i}$ , em que  $m_i(\beta, r)$ . Portanto, dependemos de  $\beta$  e  $r$  para definir o comportamento desta redistribuição;
- Se  $b_K \approx 0$  então teremos que  $x_p \propto t^{m_i + a_K}$ ; ou seja, há a dependência no valor de  $a_K$  para o comportamento dispersivo se difusivo ou super-difusivo;
- Se  $b_K \approx 1$ , então,  $m(K) = m_i + a_K K$ . A redistribuição pode ser difusiva ou super-difusiva para este caso;

- Se  $b_K \gg 1$ , há maior dependência de  $K$  para compreendermos a redistribuição populacional:
  - Se  $0 < K < 1$  temos que  $K^{b_K} \rightarrow 0$  e, assim,  $m(K) \approx m_i(\beta, r)$ . Logo, há grande importância nos valores de  $\beta$  e  $r$  na dispersão;
  - Se  $K \geq 1$  temos que  $K^{b_K} \rightarrow \infty$ ; i.e., uma redistribuição super-difusiva.

Na Tabela 5, temos o ajuste de curvas para a Eq.(75) para os valores de expoente característicos apresentados na Fig.25.

	$m_i$	$a_K$	$b_K$
$\beta = 40$ e $r = 10,0$	0,569	0,0457	1,24
$\beta = 80$ e $r = 4,0$	0,0	0,585	0,047
$\beta = 100$ e $r = 6,0$	0,408	0,205	0,184
$\beta = 20$ e $r = 2,0$	0,0	0,526	0,028
$\beta = 60$ e $r = 8,0$	0,540	0,078	0,730

Tabela 5: Parâmetros obtidos considerando o ajuste de curvas da Fig. 25 e a Eq. (75).

Para o crescimento logístico, há maior influência de  $r$  do que  $K$  e  $\beta$  nos alcances populacionais e, assim, no expoente característico que indica o comportamento da redistribuição da população. Quando  $\beta = 0$  os alcances populacionais  $x_p(t)$  dependem de maneira exclusiva de  $r$ , como nos mostra a Fig.24, pela pouca influência de  $K$ , que é um resultado obtido maneira analítica no Apêndice B.

Considerando a existência de memória (ou seja,  $\beta \neq 0$ ), verificamos o comportamento do alcance populacional para distintos valores de  $r$  e  $K$  como apresentamos na Fig.26, em que temos  $\beta = 100$ ; quando  $\beta = 0$  as curvas de alcance  $x_p(t)$  são influenciadas somente por  $r$ .

Conforme aumentamos os parâmetros de  $r$  e  $K$ , obtemos curvas de alcance mais íngremes; ou seja, a taxa de crescimento e a capacidade de suporte influenciam o expoente característico de maneira direta, aumentando a redistribuição desta população.

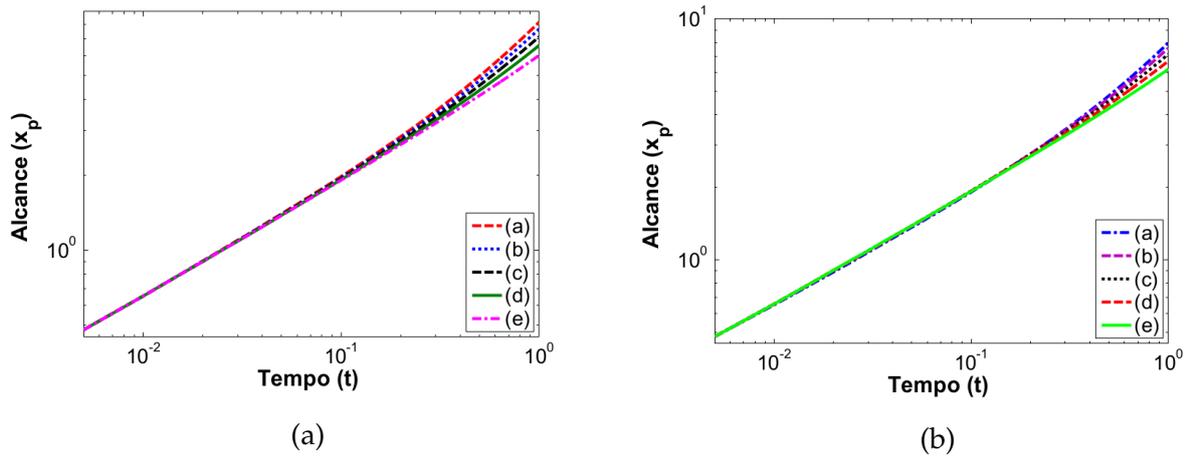


Fig. 26: Alcance em função do tempo, considerando  $\beta = 100$  para diferentes valores de  $r$  e  $K$ . Em (a), consideramos (a)  $r = 10,0$  e  $K = 0,2$ ; (b)  $r = 8,0$  e  $K = 0,3$ ; (c)  $r = 6,0$  e  $K = 0,4$ ; (d)  $r = 4,0$  e  $K = 0,5$  e (e)  $r = 2,0$  e  $K = 0,6$ . Em (b), temos (a)  $r = 10,0$  e  $K = 0,6$ ; (b)  $r = 8,0$  e  $K = 0,5$ ; (c)  $r = 6,0$  e  $K = 0,4$ ; (d)  $r = 4,0$  e  $K = 0,3$  e (e)  $r = 2,0$  e  $K = 0,2$ .

Admitimos que três parâmetros são alterados:  $r, K$  e  $\beta$  nas soluções numéricas. Estudamos na Fig. 27 as diferenças no alcance populacional quando esses três parâmetros são alterados.

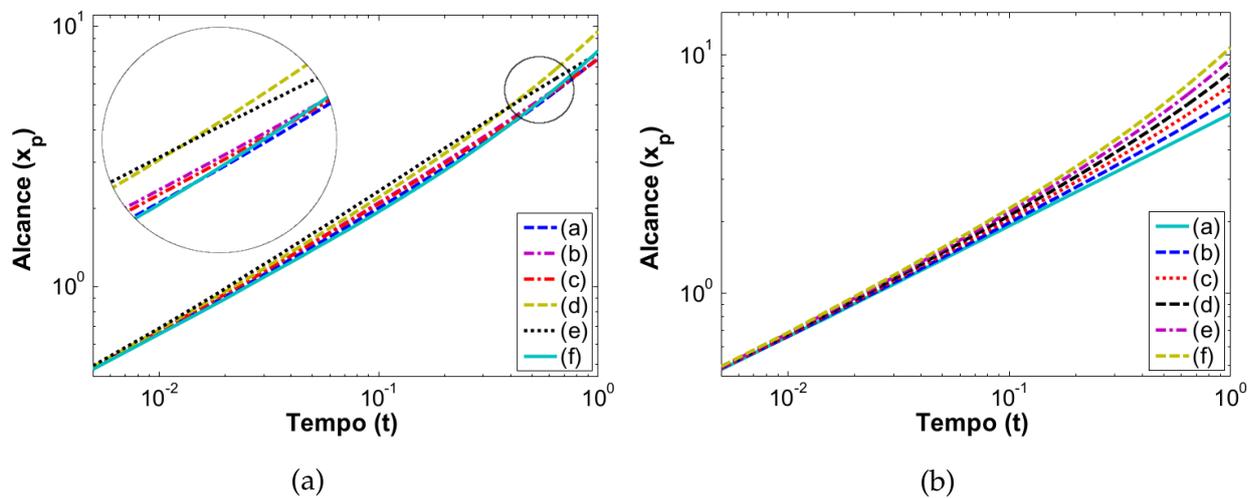


Fig. 27: Alcance populacional  $x_p$  em função do tempo para diferentes parâmetros de  $r, K$  e  $\beta$ . Em (a), consideramos (a)  $\beta = 20, r = 6,0$  e  $K = 0,4$ ; (b)  $\beta = 40, r = 2,0$  e  $K = 0,6$ ; (c)  $\beta = 60, r = 4,0$  e  $K = 0,2$ ; (d)  $\beta = 80, r = 8,0$  e  $K = 0,5$ ; (e)  $\beta = 100, r = 0$  e (f)  $\beta = 0, r = 10,0$  e  $K = 0,3$ . Em (b), temos (a)  $\beta = 0$  e  $r = 0$ ; (b)  $\beta = 20, r = 2,0$  e  $K = 0,2$ ; (c)  $\beta = 40, r = 4,0$  e  $K = 0,3$ ; (d)  $\beta = 60, r = 6,0$  e  $K = 0,4$  (e)  $\beta = 80, r = 8,0$  e  $K = 0,5$  e (f)  $\beta = 100, r = 10,0$  e  $K = 0,6$ .

Como verificado na Subsubseção 3.2.2.1, a taxa de crescimento populacional é o fator que mais influencia na inclinação da curva de alcance populacional para o modelo proposto em (73). Isto é,  $r$  é o fator mais influente no comportamento da redistribuição desta população. Porém, não é correto desconsiderar os efeitos de  $K$  e  $\beta$  nas curvas  $x_p(t)$ , pois  $r$  é somente o fator mais eficaz na dispersão não o **único**, pois nossos resultados nos garantem que o aumento de  $\beta$ ,  $r$  e  $K$  influenciam diretamente no alcance encontrado; logo, o aumento desses parâmetros aumentam os valores de  $m$  obtidos, Fig.27b.

### 3.2.2.3 Efeito Allee

Pelo discutido na Subseção 1.1.3, sabemos que existem casos em que as dinâmicas populacionais exponencial e logística não são muito eficientes principalmente em pequenas populações, pois dada uma população muito pequena, os recursos disponíveis seriam em comparação abundantes. Assim, ocorre uma explosão populacional, o que pode não acontecer. Exemplos de dinâmicas populacionais levando em consideração o Efeito Allee podem ser verificadas em [15,57,74,133–135]. No Efeito Allee consideramos ainda mais a ocorrência da cooperação intra-específica e seus benefícios para a população. Existem duas formas de Efeito Allee e já as apresentamos em 1.1.3. Começamos nossos estudos do Efeito Allee com o Fraco pela ausência do limiar.

**3.2.2.3.1 EFEITO ALLEE FRACO** Definimos como Efeito Allee Fraco a dinâmica populacional em que a interação entre os indivíduos de uma mesma espécie é benéfica para esta população e não há a existência de um limiar associado à esta dinâmica populacional [16,73]. Assim, dado o modelo proposto na Eq.(60) com a função de crescimento definida em 1.1.3, Eq.(3), com a adimensionalização proposta em 1.4.2, temos a equação a seguir:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t} = \beta u(1 - w) - w, \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1 - w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{r}{K} u^2 \left( 1 - \frac{u}{K} \right). \end{cases} \quad (77)$$

Apresentamos as soluções numéricas para  $u(x, t)$  e diferentes valores de  $\beta$  na Fig. 28, onde o aumento de  $\beta$  cria picos de densidade populacional nas bordas, representando o efeito da memória na dispersão da população como verificamos em estudos anteriores.

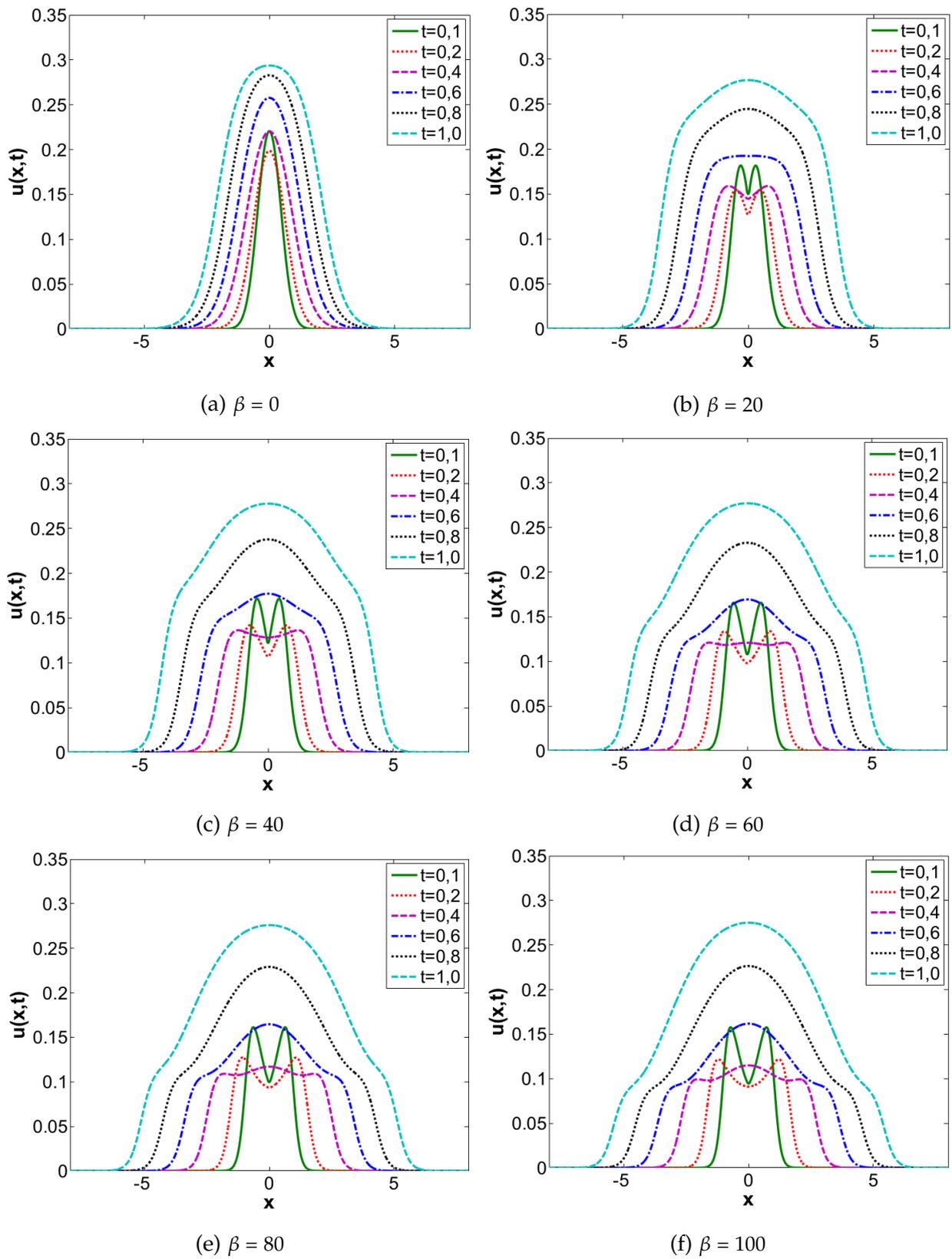


Fig. 28: Soluções numéricas de  $u(x, t)$  em função de  $x$  para (77) em que consideramos  $r = 10, 0$ ;  $K = 0, 3$  e diferentes valores de  $\beta$ .

A partir das condições iniciais apresentadas na Fig.7, há diminuição no tamanho da população que cresce em seguida. A Fig.28 mostra que o aumento de  $\beta$  aumenta a redistribuição pelo espaço unidimensional. O alcance populacional também aumenta; afinal, pela forma que a densidade de memória é considerada neste trabalho, ela estimula a investigação do espaço pela população, então temos uma maior dispersão em casos que desconsiderem a memória.

Também verificamos que para os parâmetros  $r$  e  $K$  considerados na Fig.28 a redistribuição desta população é mais eficiente que a obtida para a difusão comum. Apresentamos o alcance populacional,  $x_p(t)$ , para os valores de  $\beta$ ,  $r$  e  $K$  da Fig.28 na Fig.29.

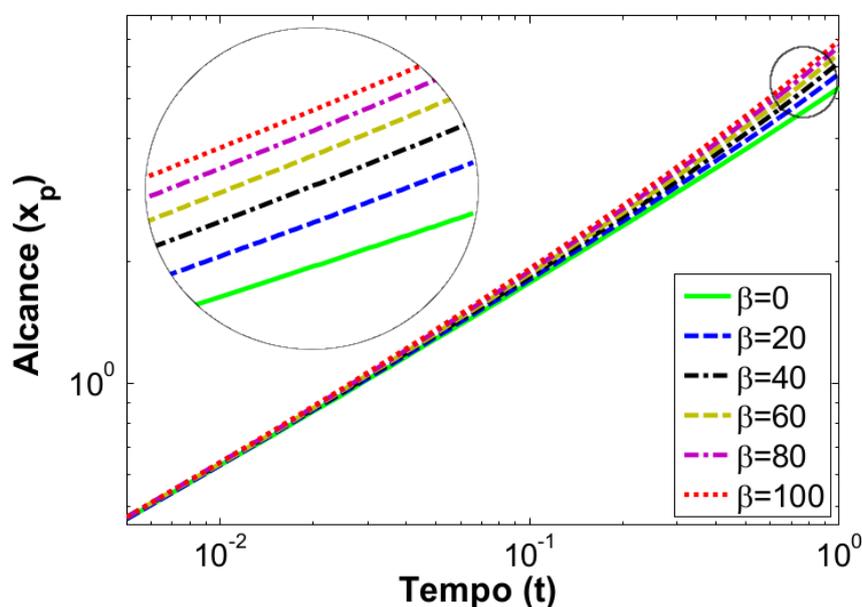


Fig. 29: Alcance populacional  $x_p(t)$  para os valores de  $\beta$  das soluções apresentadas na Fig.28.

Temos que o transiente inicial é o mesmo para os diferentes valores de  $\beta$  considerados na Fig.29. Considerando a Eq.(67) proposta na Seção 3.2.1, verificamos se ocorre o ajuste para o Efeito Allee Fraco dados distintos valores de  $r$  e  $K$  para o expoente característico em função de  $\beta$ . Mostramos que ocorre um aumento nos valores obtidos de  $m$  em decorrência do aumento de  $\beta$  que admitimos, pois isso indicaria que as curvas dos alcances populacionais  $x_p(t)$  são mais íngremes, fato verificado na Fig.29. Em resumo, haveria maior redistribuição considerando valores mais elevados de  $\beta$ , pelo que foi discutido nas seções anteriores deste capítulo. Os expoentes característicos em função da taxa de variação de memória, dados os valores admitidos de  $r$  e  $K$  são apresentados na Fig.30.

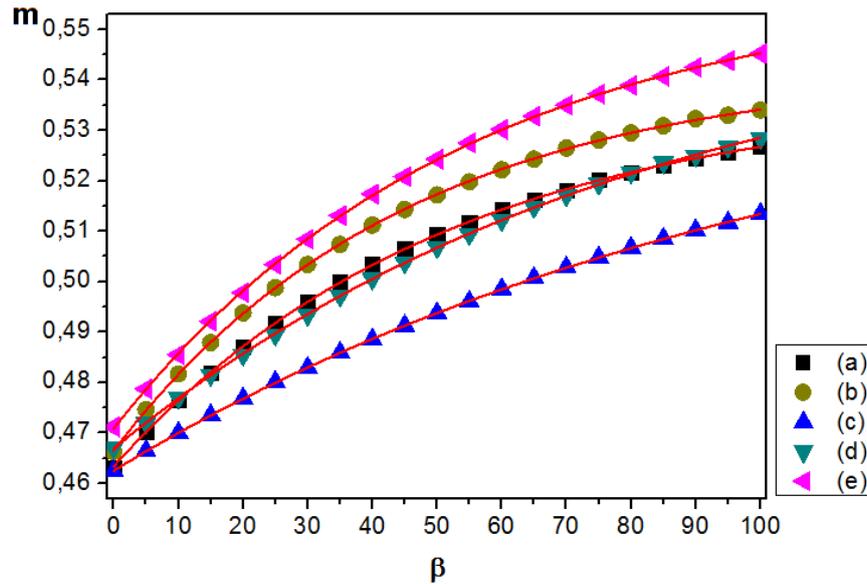


Fig. 30: Exponentes Característicos em função da taxa de variação de memória para diferentes valores de  $r$  e  $K$ . Onde: (a)  $r = 2,0$  e  $K = 0,4$ ; (b)  $r = 4,0$  e  $K = 0,6$ ; (c)  $r = 6,0$  e  $K = 0,2$ ; (d)  $r = 8,0$  e  $K = 0,3$  e (e)  $r = 10,0$  e  $K = 0,5$ .

Consideramos que a lei de potências proposta na Eq.(64). Pelos valores de  $m$  obtidos, temos:

$$x_p \propto t^m, m \in [0,45; 0,6). \quad (78)$$

Apresentamos os valores de ajuste utilizados na Tabela 6 considerando a Fig.30.

	$m_0$	$a_0$	$\beta_0$
$r = 2,0$ e $K = 0,4$	0,46335	0,07406	51,59857
$r = 4,0$ e $K = 0,6$	0,4665	0,07587	45,09425
$r = 6,0$ e $K = 0,2$	0,46251	0,08414	107,67469
$r = 8,0$ e $K = 0,3$	0,46686	0,08817	83,1449
$r = 10,0$ e $K = 0,5$	0,47082	0,08822	53,84163

Tabela 6: Valores dos parâmetros da Eq.(67) considerando os expoentes característicos apresentados na Fig.30.

Note na Fig.30 que a equação proposta na Eq.(67) se adapta muito bem para os valores de  $m$  apresentados. Ressaltamos que a dispersão de uma população com crescimento populacional do tipo Allee Fraco pode ser tanto baseada na difusão comum quanto na difusão anômala e que para todos os valores de  $r$  e  $K$  taxas baixas de memória,  $\beta < 40$ , fazem com que sua redistribuição seja sub-difusiva.

Similar às dinâmicas apresentadas em seções anteriores deste capítulo, nota-se uma clara influência dos parâmetros  $r$  e  $K$  nos alcances populacionais. Estudamos estes parâmetros considerando o modelo proposto na Eq.(77); ou seja, verificamos como sua variação influencia o alcance, primeiro separadamente e depois considerando os fatores em conjunto.

Apresentamos alcances para diferentes valores de  $r$ , considerando  $\beta = \{0, 100\}$  e  $K = \{0, 3; 0, 5\}$  na Fig.31. As figuras *inset* mostram mais claramente a influência dos maiores valores de  $r$  no alcance, similar ao obtido para os crescimentos exponencial e logístico; porém, não são valores tão expressivos quando consideramos a curva  $x_p(t)$ , sendo quase impossível de se diferenciar as curvas mesmo considerando valores tão distintos de  $r$ .

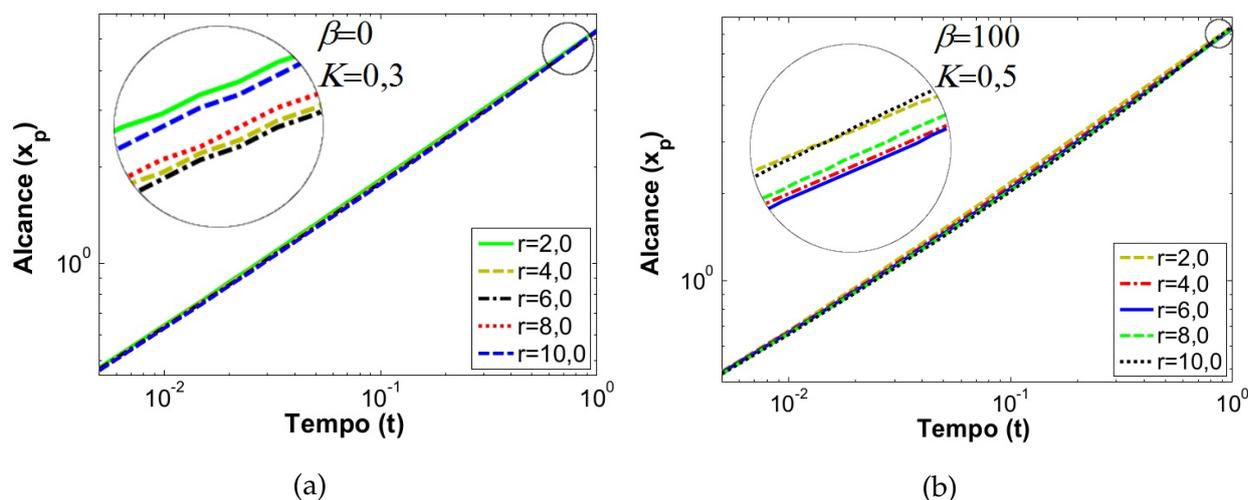


Fig. 31: Alcance populacional em função do tempo para diferentes valores de  $\beta$  e  $K$ . Em (a),  $K = 0, 3$  e  $\beta = 0$ . Em (b),  $K = 0, 5$  e  $\beta = 100$ . *inset*: Regiões ampliadas.

Logo, os expoentes característicos para as curvas são próximos, o que é corroborado pelo proposto na lei de potências em (78), pois o valor do intervalo de expoente característico é bem menor que os apresentados em 3.2.2.1 e 3.2.2.2. Apresentamos na Fig.32 o comportamento de  $m$  em função de  $r$  para o Efeito Allee Fraco considerando o ajuste proposto pela Eq.(71). Repare que os valores de  $\beta$  e  $K$  influenciam no valor de  $m$  conforme aumentamos os valores de  $r$  considerados.

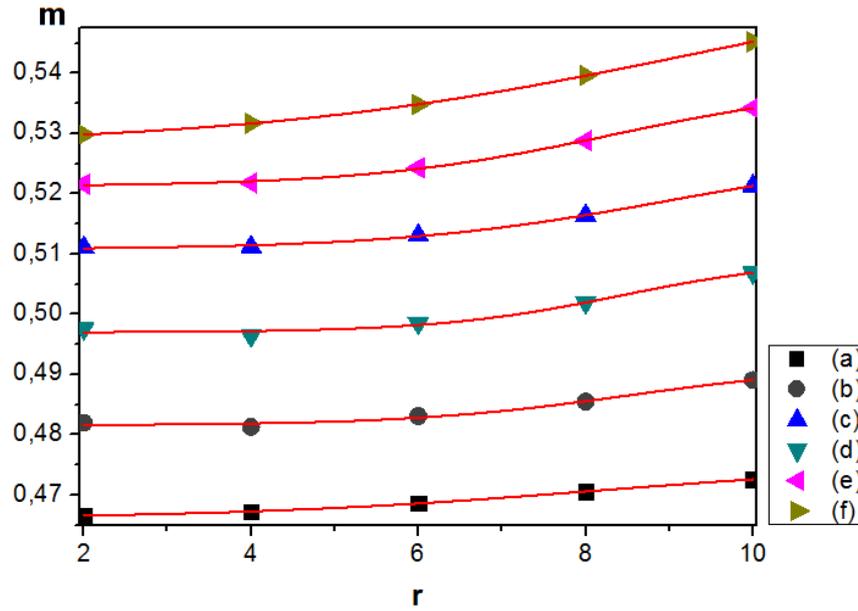


Fig. 32: Expoentes Característicos em função da taxa de crescimento, considerando diferentes valores de  $K$  e  $\beta$ . Os valores são: (a)  $\beta = 0$  e  $K = 0,7$ ; (b)  $\beta = 20$  e  $K = 0,3$ ; (c)  $\beta = 40$  e  $K = 0,6$ ; (d)  $\beta = 60$  e  $K = 0,2$ ; (e)  $\beta = 80$  e  $K = 0,4$  e (f)  $\beta = 100$  e  $K = 0,5$ .

Apresentamos os valores de ajuste na Tabela 7.

	$m_i$	$m_f$	$k_r$	$r_0$
$\beta = 0$ e $K = 0,7$	0,4661	0,47523	0,46844	3,78082
$\beta = 20$ e $K = 0,3$	0,48156	0,49152	0,76232	6,49281
$\beta = 40$ e $K = 0,6$	0,49699	0,50928	0,90357	7,61607
$\beta = 60$ e $K = 0,2$	0,51075	0,52688	0,61977	5,56236
$\beta = 80$ e $K = 0,4$	0,52121	0,53828	0,6817	5,6638
$\beta = 100$ e $K = 0,5$	0,52792	0,55866	0,37154	3,46482

Tabela 7: Valores para o ajuste de curvas apresentado na Fig.32 considerando a Eq.(71).

Como no caso anterior, verificamos a influência direta de  $r$  nos expoentes característicos  $m$ . Logo, estudamos na Fig.33 o efeito da  $K$  no alcance populacional  $x_p(t)$ ; em que os alcances são semelhantes para todos os  $K$  e que as curvas de alcance  $x_p(t)$  mais inclinadas estão relacionadas aos maiores valores admitidos de  $K$ , como esperado considerando o apresentado na Subsubseção 3.2.2.2.

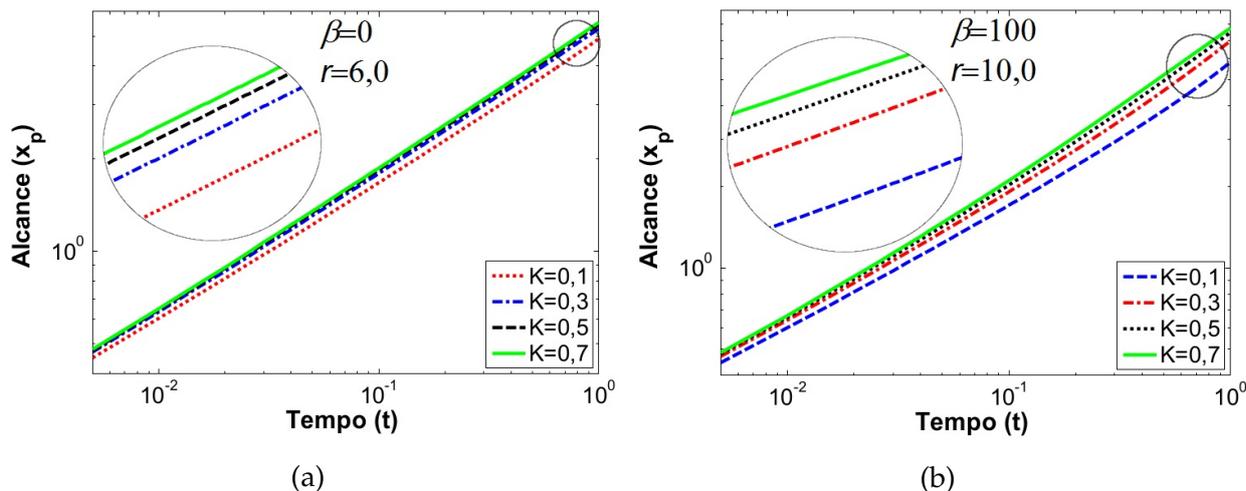


Fig. 33: Alcance populacional em função do tempo para diferentes valores de  $K$  e considerando distintos  $\beta$  e  $r$ . Em (a),  $r = 6,0$  e  $\beta = 0$ . Em (b),  $r = 10,0$  e  $\beta = 100$ .

Apresentamos os expoentes característicos em função da capacidade de suporte na Fig.34. Note que o acréscimo de  $\beta$  aumenta os valores de  $m$ , mas para  $\beta = 0$  o aumento da capacidade de suporte pouco influencia nos valores de  $m$  obtidos.

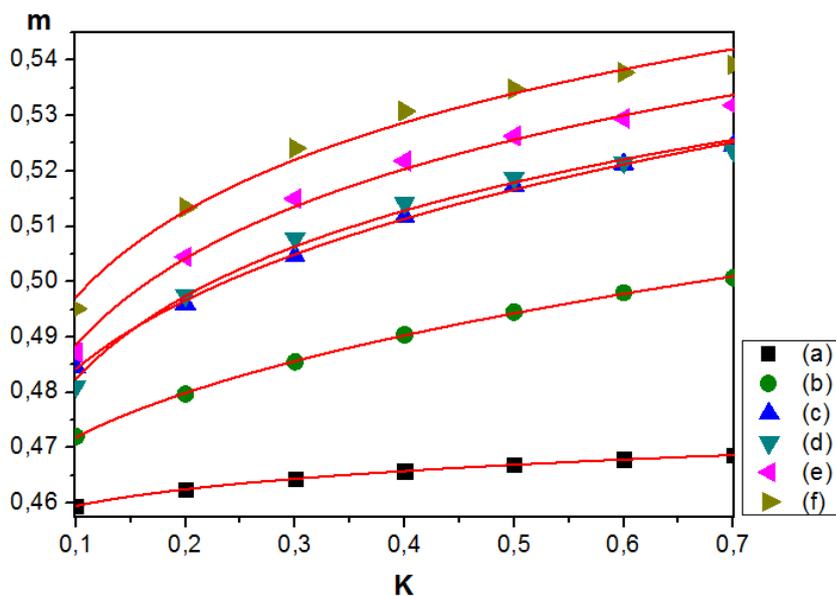


Fig. 34: Expoente Característico em função da Capacidade de Suporte. Em que (a)  $\beta = 0$  e  $r = 6,0$  (b)  $\beta = 20$  e  $r = 8,0$ ; (c)  $\beta = 40$  e  $r = 10,0$ ; (d)  $\beta = 60$  e  $r = 2,0$ ; (e)  $\beta = 80$  e  $r = 4,0$  e (f)  $\beta = 100$  e  $r = 6,0$ .

Considerando a lei de potências de (78) e a Eq.(75) verificamos o ajuste de curvas, cujos valores de ajuste são apresentados na Tabela 8. Para valores elevados de  $\beta$  não obtemos bons ajustes para a Eq.(75). É interessante que para os valores mais baixos de  $\beta$  a redistribuição seja sub-difusiva; assim como o obtido para  $K = 0,1$  todos os

expoentes característicos sejam menores do que 0,5. Isto mostra que a sub-difusividade é dependente da capacidade de suporte.

	$m_i$	$a_K$	$b_K$
$\beta = 0$ e $r = 6,0$	0,42688	0,04375	0,12796
$\beta = 20$ e $r = 8,0$	0,44561	0,06347	0,3828
$\beta = 40$ e $r = 10,0$	0,41703	0,11805	0,24487
$\beta = 60$ e $r = 2,0$	0	0,53401	0,04413
$\beta = 80$ e $r = 4,0$	0	0,54251	0,0455
$\beta = 100$ e $r = 6,0$	0	0,55072	0,0444

Tabela 8: Ajuste de curva da Eq.(75) considerando os valores de expoente característico apresentados na Fig.33.

Quando comparamos com o crescimento logístico estudado em 3.2.2.2, notamos maior influência de  $K$  nos valores de  $m$  obtidos no Efeito Allee Fraco. Isso ocorre pela forma que a dinâmica populacional, Eq.(3), é definida pois  $K$  possui maior força para crescimentos do tipo Allee Fraco. Temos também que maiores valores de capacidade de suporte nos apresentam maiores valores de expoente característico, indicando a influência direta de  $K$  na redistribuição da população.

Verificamos que as conclusões obtidas anteriormente com relação aos parâmetros  $\beta, r$  e  $K$  e os alcances populacionais se aplicam de fato. Por exemplo, sabemos que os parâmetros quando aumentados, aumentam os valores de expoente característico encontrados. Temos por hipótese que a influência no alcance de  $\beta, r$  e  $K$  é direta com relação a  $m$ , fato comprovado pelos estudos de  $m(\beta), m(r)$  e  $m(K)$ . Tais resultados são apresentados na Fig.35.

Na Fig.35a, repare que os valores máximos considerados de  $K$  apresentam curvas de alcance mais íngremes, sendo menos importante o valor considerado de  $r$ , diferente do obtido para o crescimento exponencial e logístico em 3.2.2.1 e 3.2.2.2, respectivamente. Na Fig.35b, os maiores parâmetros entregam curvas de alcance populacional maiores, corroborando com o verificado nos estudos de expoente característico, indicando assim um efeito direto dos parâmetros  $r$  e  $K$  no alcance e, assim, na solução numérica do modelo.

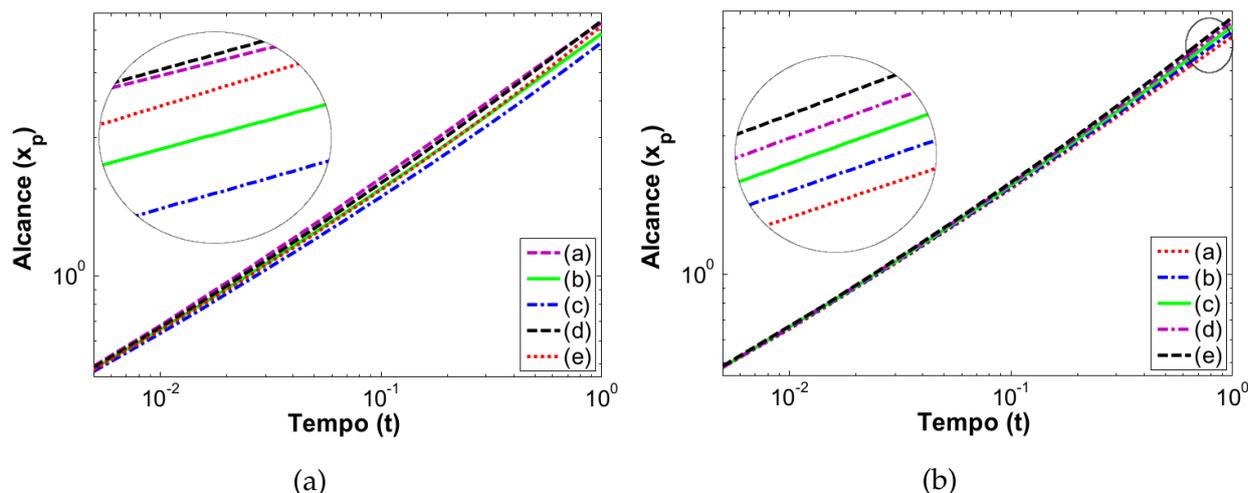


Fig. 35: Alcance populacional em função do tempo, com  $\beta = 100$ . **Em (a)**, (a)  $r = 2,0$  e  $K = 0,5$ ; (b)  $r = 4,0$  e  $K = 0,3$ ; (c)  $r = 6,0$  e  $K = 0,2$ ; (d)  $r = 8,0$  e  $K = 0,6$ ; e (e)  $r = 10,0$  e  $K = 0,4$ . **Em (b)**, (a)  $r = 2,0$  e  $K = 0,2$ ; (b)  $r = 4,0$  e  $K = 0,3$ ; (c)  $r = 6,0$  e  $K = 0,4$ ; (d)  $r = 8,0$  e  $K = 0,5$  e, por fim, (e)  $r = 10,0$  e  $K = 0,6$ .

Assim, a Fig.35 comprova que tanto a taxa de crescimento quanto a capacidade de suporte influenciam de maneira direta no alcance populacional, além de mostrar que  $K$  possui maior influência no alcance que o crescimento logístico. Estudamos curvas de alcance  $x_p(t)$  variando os parâmetros  $\beta, r$  e  $K$  na verificação do comportamento do alcance é alterado por todos os parâmetros, apresentado na Fig.36.

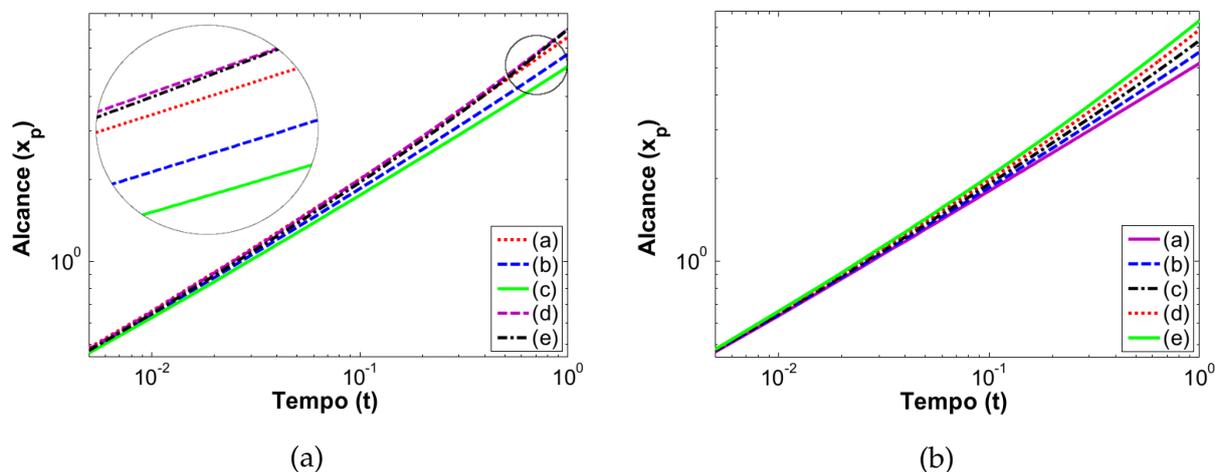


Fig. 36: Alcance populacional em função do tempo. **Em (a)**, temos (a)  $r = 2,0$ ;  $K = 0,5$  e  $\beta = 40$  (b)  $r = 4,0$ ;  $K = 0,3$  e  $\beta = 20$  (c)  $r = 6,0$ ;  $K = 0,2$  e  $\beta = 0$ ; (d)  $r = 8,0$ ;  $K = 0,6$  e  $\beta = 60$ ; e (e)  $r = 10,0$ ;  $K = 0,4$  e  $\beta = 80$ . **Em (b)**, consideramos (a)  $r = 2,0$ ;  $K = 0,2$  e  $\beta = 0$ ; (b)  $r = 4,0$ ;  $K = 0,3$  e  $\beta = 20$ ; (c)  $r = 6,0$ ;  $K = 0,4$  e  $\beta = 40$ ; (d)  $r = 8,0$ ;  $K = 0,5$  e  $\beta = 60$ ; e, por fim, (e)  $r = 10,0$ ;  $K = 0,6$  e  $\beta = 80$ .

Na Fig.36a que o maior valor de alcance  $x_p(t)$  está relacionado com o maior valor considerado de  $K$ ; comprovando a influência que o aumento da capacidade de suporte possui na redistribuição dado o Efeito Allee Fraco. Já a Fig.36b exemplifica o fato de que o aumento nos valores de todos os parâmetros entregam maiores alcances. Ou seja, comprovamos a existência de influência direta de  $\beta, r$  e  $K$  para o Efeito Allee Fraco. Além disso, quando comparado com o crescimento logístico, o Efeito Allee Fraco mostra ter valores de  $m$  menores, o que se deve ao fato que há maior influência da capacidade de suporte nesta dinâmica populacional que há no crescimento logístico.

Concluimos que há menor influência nos valores considerados separadamente de  $\beta, r$  e  $K$  que nos parâmetros alterados em conjunto. Ressaltamos que a influência destes valores é direta; isto é, o aumento de tais taxas aumentam a curva de alcance populacional, sendo necessário reafirmar que os valores de expoente característico para o modelo em (77) possuem desde dispersão sub-difusiva  $m < 0,5$  até super-difusiva  $m > 0,5$ .

3.2.2.3.2 EFEITO ALLEE FORTE Assim como no crescimento populacional do tipo Fraco, o Efeito Allee Forte é uma dinâmica de crescimento cuja interação intra-específica é benéfica para a população e que consideramos a existência de um limiar para esta população; ou seja, uma limitação natural no crescimento da população, que pode ocorrer por vários motivos [55, 136–138]. Considerando o modelo proposto na Eq.(60) e a Eq.(4) apresentada em 1.1.3, temos:

$$\begin{cases} \frac{\partial w}{\partial t} = \beta u(1 - w) - w, \\ \frac{\partial u}{\partial t} = -2 \frac{\partial}{\partial x} \left[ u \frac{\partial}{\partial x} \log(1 - w) \right] + \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru \left( 1 - \frac{u}{K} \right) \left( \frac{u}{L} - 1 \right). \end{cases} \quad (79)$$

Apresentamos as soluções numéricas de  $u(x, t)$  na Fig.37. Note que os picos nas margens referentes ao efeito de memória que eram facilmente identificáveis para as outras dinâmicas populacionais são pouco perceptíveis para valores como  $\beta = 20$  ou 40, por exemplo. Apesar disto, é fácil notar que o aumento dos valores de  $\beta$  aumenta a redistribuição da população.

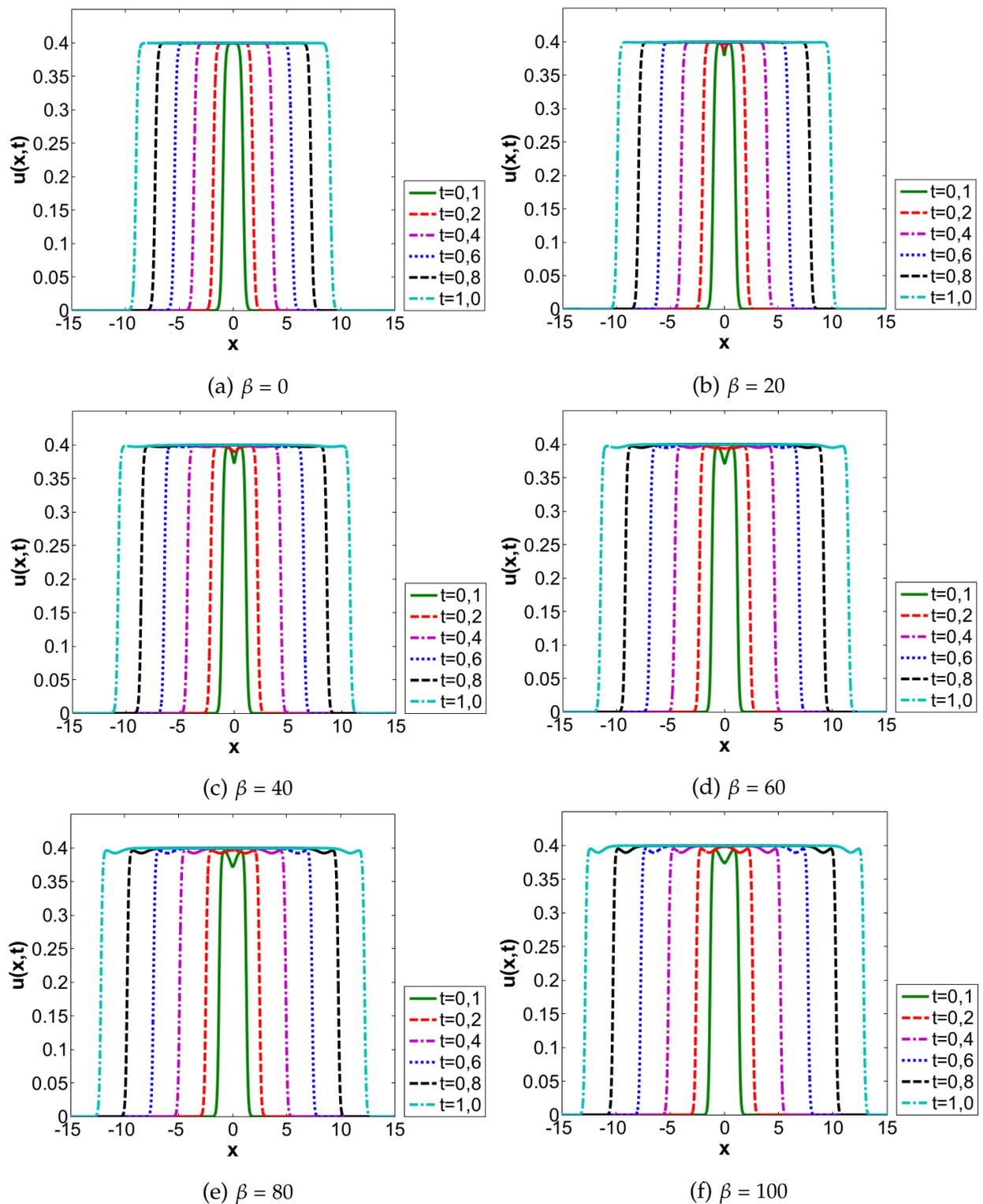


Fig. 37: Soluções numéricas de  $u(x, t)$  em função de  $x$ . Note que o aumento de  $\beta$ , considerando como dinâmica populacional o Efeito Allee Forte com  $r = 10,0$ ;  $K = 0,4$  e  $L = 0,02$  aumenta o espalhamento de  $u(x, t)$  pelo eixo  $x$ .

Estudamos o alcance populacional  $x_p(t)$  considerando as soluções da Fig.37, onde compreendemos qual a influência da variação de  $\beta$  nas curvas de alcance, para valores admitidos de  $r, K$  e  $L$ . Temos um comportamento semelhante ao do Efeito Allee Fraco porém mais pronunciado, com o aumento de  $\beta$  garantindo maiores valores finais de alcance, que apresentamos na Fig.38.

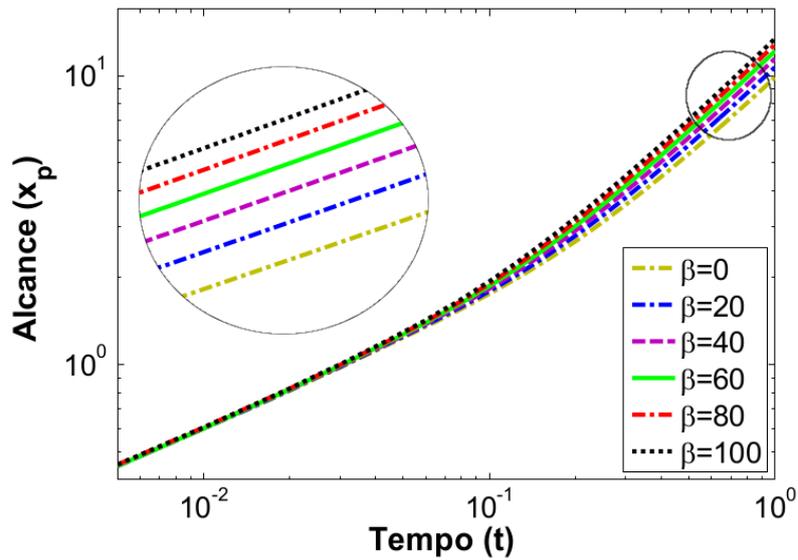


Fig. 38: Alcance da população em função do tempo, na qual  $r = 10,0; K = 0,4; L = 0,02$  e os valores de  $\beta$  considerados na Fig.37.

Dados os distintos valores de  $r, K$  e  $L$ , estudamos o comportamento do expoente característico,  $m$ , em função de taxa de variação de memória,  $\beta$ , a partir da Fig.39. Verificamos como os parâmetros influenciam na redistribuição da população e o ajuste da Eq.(67).

Afirmamos a lei de potências como foi apresentada na Eq.(64):

$$x_p \propto t^m, m \in (0,3;0,8). \quad (80)$$

Note que os valores de  $m$  obtidos indicam tanto difusão comum quanto difusão anômala e verificamos a ocorrência de sub-difusão e super-difusão, resultado obtido para o Efeito Allee Fraco. O que significa que a redistribuição espacial da população para Eq.(79) pode ser: (i) mais lenta que a da difusão quando  $m$  indicar sub-difusividade,  $m < 0,5$ ; (ii) igual aos processos difusivos quando  $m = 0,5$ ; e (iii) mais rápida quando  $m$  for super-difusivo,  $m > 0,5$ . Os valores apresentados na Tabela 9 são os obtidos considerando a Fig.39 e Eq.(67).

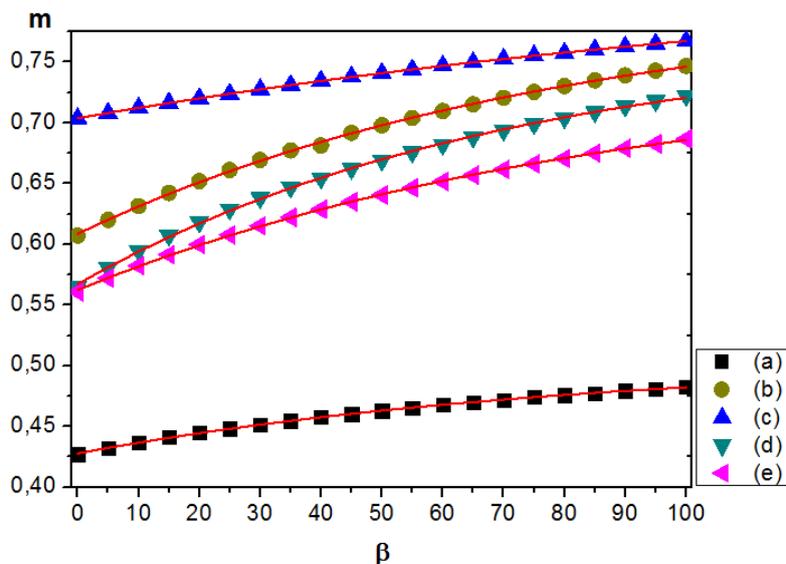


Fig. 39: Expoentes Característicos em função da memória, com os seguintes valores: (a)  $r = 2,0; K = 0,2; L = 0,05$  (b)  $r = 4,0; K = 0,6; L = 0,02$  (c)  $r = 6,0; K = 0,4; L = 0,01$ ; (d)  $r = 8,0; K = 0,5; L = 0,04$  e (e)  $r = 10,0; K = 0,3; L = 0,03$ .

	$m_0$	$a_0$	$\beta_0$
$r = 2,0; K = 0,2$ e $L = 0,05$	0,428	0,078	82,148
$r = 4,0; K = 0,6$ e $L = 0,02$	0,609	0,194	80,921
$r = 6,0; K = 0,4$ e $L = 0,01$	0,704	0,128	146,630
$r = 8,0; K = 0,5$ e $L = 0,04$	0,567	0,203	70,891
$r = 10,0; K = 0,3$ e $L = 0,03$	0,562	0,182	88,306

Tabela 9: Parâmetros da Eq.(67) considerando os valores de expoente característico apresentado na Fig.39. O ajuste obtido mostra que tal equação é uma bom ajuste para os parâmetros.

Como apresentado para outras funções de crescimento, estudamos o comportamento do alcance populacional,  $x_p(t)$ , quando variamos os parâmetros da Eq.(79)  $r$ ,  $K$ , e  $L$  no estudo de efeitos na redistribuição da população. Começamos esses estudos a partir da taxas de crescimento na Fig.40, em que verificamos como as taxas de crescimento influenciam as curvas de alcance populacional para diferentes valores considerados de  $\beta$ ,  $K$  e  $L$ .

Note que as diferenças nas curvas de alcance  $x_p(t)$  são mais perceptíveis quando  $\beta = 0$ , Fig. 40a; porém, as curvas para os diferentes valores de  $r$  também são discerníveis em Fig.40b. Repare que o aumento nos valores de  $r$  garantem curvas de alcance mais íngremes, como foi verificado em todas as outras dinâmicas de crescimento populacional. Sendo assim, propomos que  $r$  possui influência direta na dispersão da população considerando dinâmicas do tipo Allee Forte.

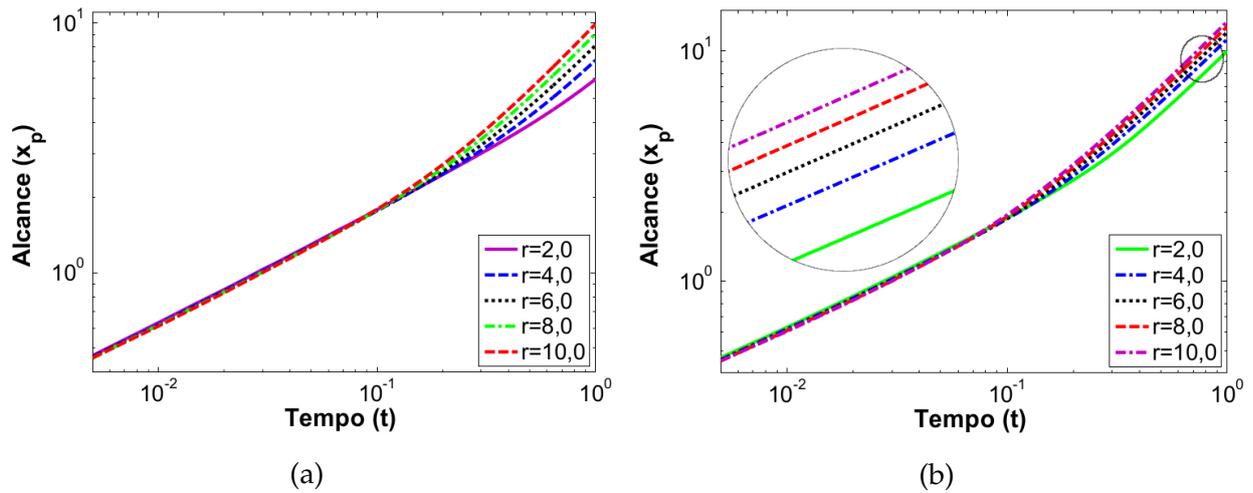


Fig. 40: Alcance populacional em função do tempo para os valores de  $r$ . Em (a),  $K = 0,6; L = 0,03$  e  $\beta = 0$ . Em (b),  $K = 0,4; L = 0,02$  e  $\beta = 100$ .

Na Fig.41, estudamos o expoente característico em função da taxa de crescimento para  $\beta, K$  e  $L$  diferentes. Verificamos que a taxa de crescimento influencia diretamente no espalhamento da população. Apresentamos a Fig.41 em que o aumento de  $r$  de fato aumenta os valores obtidos de  $m$ . Ou seja, populações com maiores taxas de crescimento se espalham mais pelo espaço.

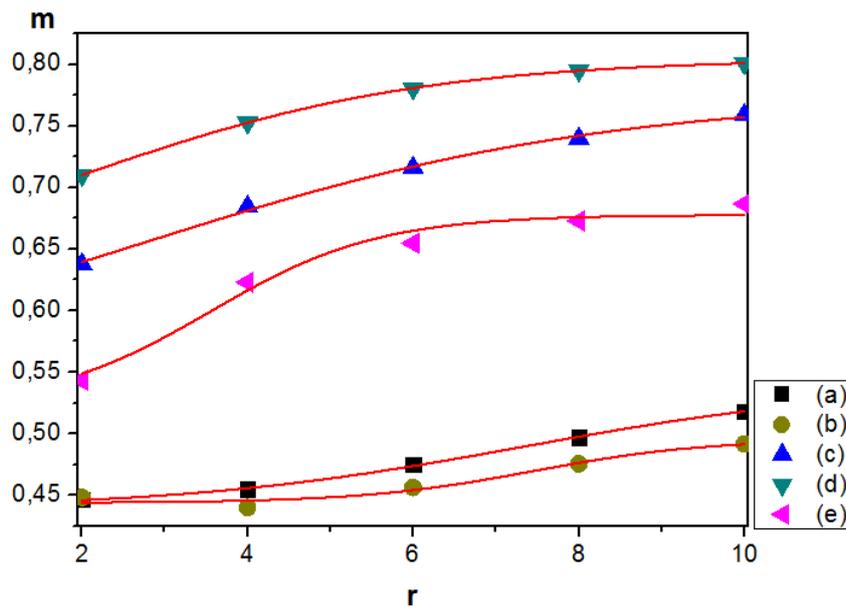


Fig. 41: Expoentes Característicos em função da taxa de crescimento. Em que (a) $K = 0,4; L = 0,05; \beta = 0$  (b) $K = 0,2; L = 0,04; \beta = 20$  (c) $K = 0,6; L = 0,02; \beta = 40$  (d) $K = 0,5; L = 0,01; \beta = 80$  (e) $K = 0,3; L = 0,03; \beta = 100$

Dada a Fig.41, note que os parâmetros atuam em conjunto na dispersão da população, capacidades de suporte baixas com um altos limiares fazem com que a redistribuição desta população se redistribua menos, comprovando a influência que estes dois valores possuem em conjunto, como obtido analiticamente no Capítulo 2. O ajuste apresentado na Fig.41 e a Eq.(71) para os valores de  $m(r)$  lembrando da lei de potências proposta na Eq.(80), temos a Tabela 10.

	$m_i$	$m_f$	$k_r$	$r_0$
$K = 0,4; L = 0,05$ e $\beta = 0$	0,439	0,540	0,482	3,531
$K = 0,2; L = 0,04$ e $\beta = 20$	0,444	0,496	0,959	7,143
$K = 0,6; L = 0,02$ e $\beta = 40$	0,533	0,774	0,352	0,945
$K = 0,5; L = 0,01$ e $\beta = 80$	0,613	0,805	0,479	0,935
$K = 0,3; L = 0,03$ e $\beta = 100$	0,52127	0,678	0,990	3,522

Tabela 10: Dada a Eq.(71), apresentamos os parâmetros que ajustamos esta equação para os valores de  $m(r)$  na Fig.41.

O alcance populacional é diretamente influenciado pelo valor considerado de  $K$ ; ou seja, ambientes com maiores capacidade de suporte para uma dada população estimulam mais seu espalhamento. Apresentamos na Fig.42 o alcance  $x_p(t)$  para diferentes valores de  $K$  que admitimos e  $\beta$ ,  $r$  e  $L$  distintos.

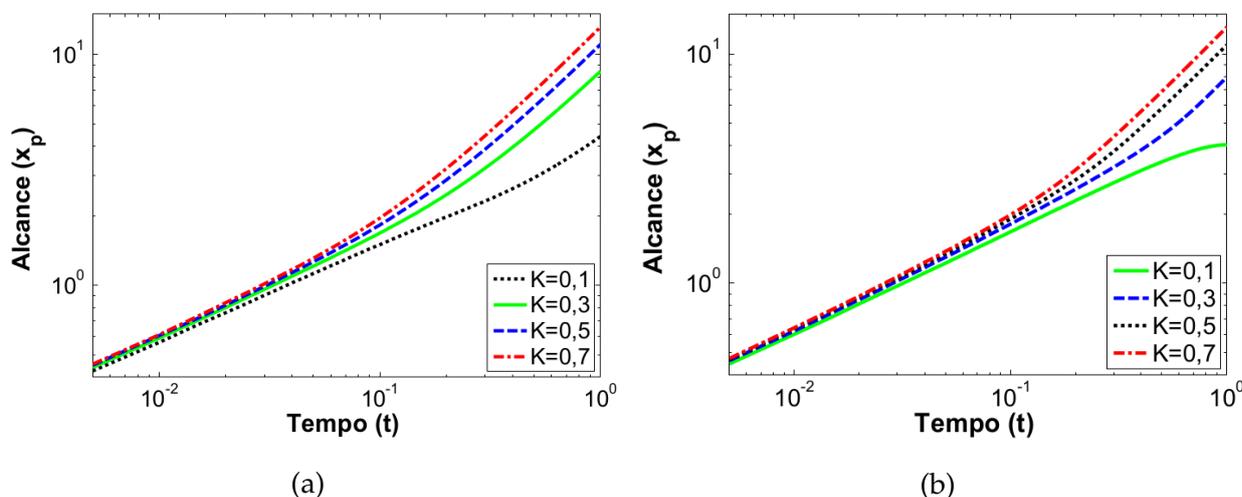


Fig. 42: Alcance da população em função do tempo,  $x_p(t)$ . Em (a),  $r = 10,0; L = 0,02$  e  $\beta = 0$ . Em (b), consideramos  $r = 4,0; L = 0,04$  e  $\beta = 100$ .

Note que na Fig.42 há maior influência do valor da capacidade de suporte nas curvas de alcance populacional encontrado quando consideramos um processo reativo-difusivo ( $\beta = 0$ ).

Estudamos os expoentes característicos obtidos dadas as curvas do alcance populacional,  $x_p(t)$ , em que definimos como a capacidade de suporte altera a redistribuição espacial da população. Apresentamos na Fig.43 os expoentes característicos em função da capacidade de suporte para verificarmos esta influência.

Os resultados obtidos mostram que o aumento de  $K$  aumenta os valores de  $m$ , como era esperado por ter sido verificado nas dinâmicas populacionais trabalhadas anteriormente. Biologicamente, isto significa que uma população com um melhor ambiente cresce mais e explora de maneira mais eficiente o espaço unidimensional.

Além disso, note que a Eq.(75) não é um bom ajuste para os valores de  $m(K)$  apresentados na Fig.43. Os parâmetros destes ajustes são apresentados na Tabela 10.

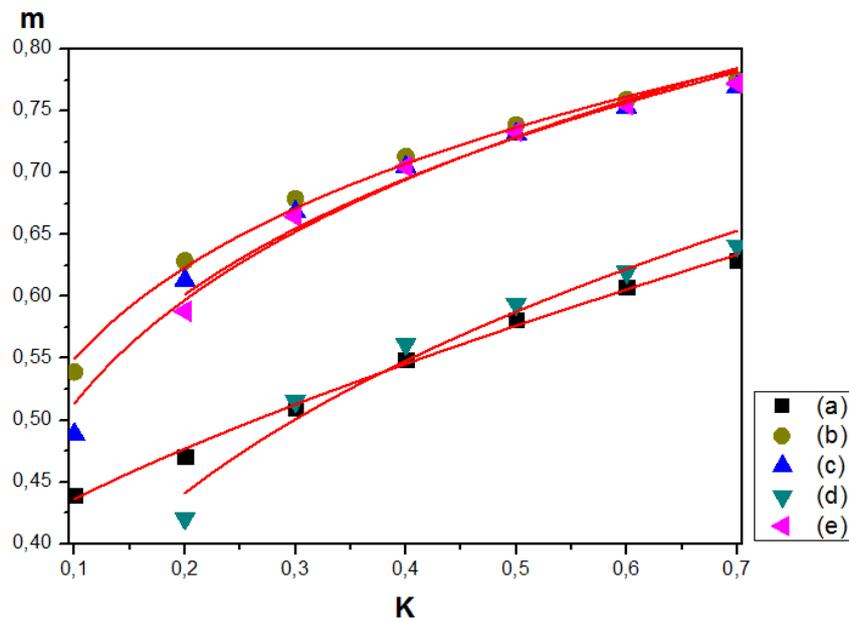


Fig. 43: Expoentes Característicos em função da Capacidade de Suporte para o Efeito Allee Forte. Onde (a)  $r = 2,0; L = 0,03; \beta = 40$  (b)  $r = 4,0; L = 0,01; \beta = 60$  (c)  $r = 6,0; L = 0,02; \beta = 80$  (d)  $r = 8,0; L = 0,05; \beta = 20$  (e)  $r = 10,0; L = 0,04; \beta = 100$

	$m_i$	$a_K$	$b_K$
$r = 2,0; L = 0,03$ e $\beta = 40$	0,37623	0,33663	0,7502
$r = 4,0; L = 0,01$ e $\beta = 60$	0,0	0,836	0,182
$r = 6,0; L = 0,02$ e $\beta = 80$	0,0	0,848	0,218
$r = 8,0; L = 0,05$ e $\beta = 20$	0,0	0,730	0,314
$r = 10,0; L = 0,04$ e $\beta = 100$	0,0	0,842	0,209

Tabela 11: Valores do ajuste de curvas da Fig.43 considerando a Eq.(75).

Repare na inexistência de expoente característico para alguns valores de  $L$  quando consideramos  $K = 0, 1$ , na Fig.43. É um resultado que decorre do fato que os valores da capacidade de suporte e do limiar estão muito próximos; ou seja, a população entra em extinção ao longo do tempo. Este resultado numérico mostra os resultados analíticos discutidos no Capítulo 2 sobre  $0 \neq L \ll K$ .

Comprovamos a influência direta que o aumento nos valores de  $\beta$ ,  $r$  e  $K$  possuem na redistribuição da população considerando a dinâmica do tipo Allee Forte. Isto significa que esses maiores valores de expoente característico fazem com que o espalhamento pelo espaço seja mais eficiente. Finalizamos o estudo da influência dos parâmetros considerados no modelo (79) com o último parâmetro a estudar: o limiar.

Em todos os estudos do expoente característico em função dos outros parâmetros, verificamos que o aumento no valor de limiar diminui a dispersão desta população. Isto é, verificamos a influência inversa no alcance da população e maiores valores de limiar geram curvas de alcance populacional  $x_p(t)$  menos inclinadas.

Pensando no sentido biológico desta influência inversa de  $L$ , temos que maior um valor de limiar, mais difícil se torna para uma população prevalecer no ambiente em que vive. Interpretando de maneira contrária, ambientes com menores valores de limiar indicam maior facilidade para os indivíduos da população sobreviver e se espalhar pelo espaço definido.

Na Fig.44, apresentamos o alcance populacional em função do tempo para todos os valores admitidos de  $L$  e  $\beta$ ,  $r$  e  $K$  como descritos nas legendas, verificamos que os menores valores de  $L$  apresentam as curvas mais íngremes de alcance populacional.

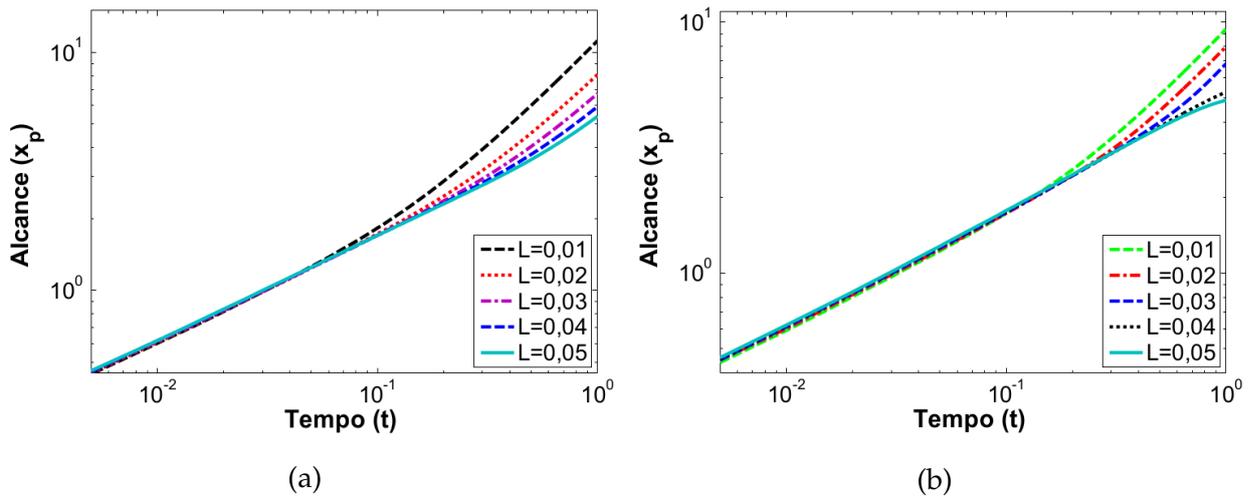


Fig. 44: Alcance da população  $x_p(t)$  em que variamos os valores de  $L$ . Em (a),  $r = 6,0; K = 0,4$  e  $\beta = 0$ . Em (b),  $r = 4,0; K = 0,2$  e  $\beta = 100$ .

Pelo que foi apresentado na Fig.44, sabemos que maiores valores de limiar de fato apresentam curvas de alcance menos íngremes; assim,  $m$  diminui de acordo com o aumento de  $L$ . Note também que os maiores valores de  $L$  da Fig.44b apresentam curvas de alcance populacional  $x_p(t)$  com inflexões; as soluções numéricas mostram a extinção da população para estes parâmetros. Apresentamos na Fig.45 resultados obtidos para  $m(L)$ .

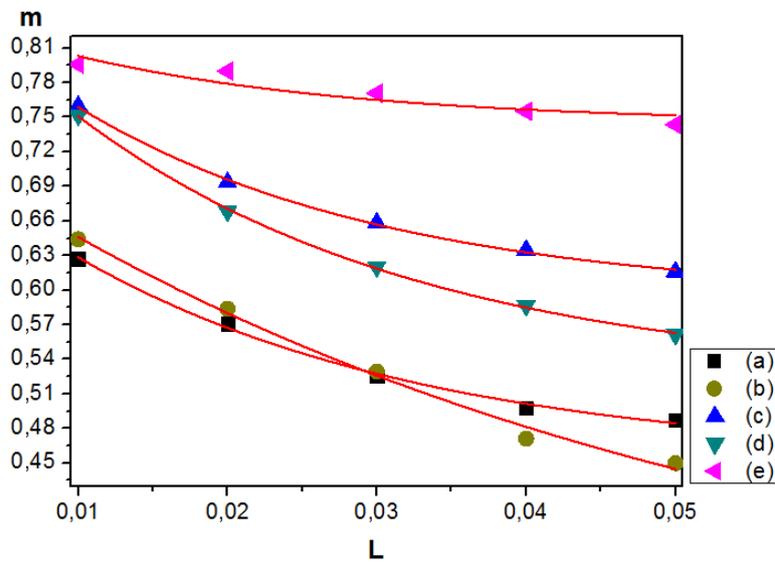


Fig. 45: Expoentes Característicos do Efeito Allee Forte em função do limiar de uma população. Em que: (a)  $r = 2,0; K = 0,3; \beta = 60$  (b)  $r = 4,0; K = 0,2; \beta = 80$  (c)  $r = 6,0; K = 0,5; \beta = 40$  (d)  $r = 8,0; K = 0,4; \beta = 20$  (e)  $r = 10,0; K = 0,6; \beta = 100$ .

Considerando a Fig.45, propomos uma função que considere a lei de potências que propomos na Eq.(80) e os valores encontrados de  $m(L)$ , temos:

$$m(L) = m_i + a_L \exp\left(-\frac{L}{\delta_L}\right); \quad (81)$$

uma curva de decaimento exponencial em que  $m_i(K)$  é um valor dependente de  $K$ , o valor  $\delta_L$  é o fator de escala e  $a_L$  a amplitude da curva, a ou sensibilidade da Eq.(81). Como é válido que Eq.(80), então, escrevemos:

$$x_p \propto t^{m_i + a_L \exp\left(-\frac{L}{\delta_L}\right)}. \quad (82)$$

Interpretamos a Eq.(82) da forma:

- Se  $a_L = 0$ , então temos que  $x_p \propto t^{m_i}$ ; logo, sua redistribuição é dependente de  $K$ ;
- Se  $L \approx \delta_L$  então teremos que  $x_p \propto t^{m_i + a_L e^{-1}}$ . Disso, dependeremos do valor de  $a_L$  para sabermos qual o processo de dispersão desta população: difusão normal ou anômala e, se for o caso, sub-difusiva ou super-difusiva;
- Se  $L \ll \delta_L$ , o comportamento da dispersão é dependente do valor considerado de  $a_L$ ;
- Se  $L \gg \delta_L$ , há a dependência no valor de  $a_L$ , para definir o comportamento da dispersão populacional.

Considerando o ajuste de curvas na Fig.45, dada a Eq.(81), apresentamos a Tabela 12.

	$m_i$	$a_L$	$\delta_L$
$r = 2, 0; K = 0, 3$ e $\beta = 60$	0,45292	0,26944	0,02334
$r = 4, 0; K = 0, 2$ e $\beta = 80$	0,277	0,449	0,051
$r = 6, 0; K = 0, 5$ e $\beta = 40$	0,593	0,267	0,021
$r = 8, 0; K = 0, 4$ e $\beta = 20$	0,522	0,352	0,0232
$r = 10, 0; K = 0, 6$ e $\beta = 100$	0,744	0,099	0,019

Tabela 12: Considerando o decaimento exponencial proposto na Eq.(81) e os valores de expoente característico apresentados na Fig.45.

A Fig.45 mostra que valores maiores de limiar fazem com que a redistribuição da população ocorra de maneira mais lenta, tornando a dispersão sub-difusiva. Quando

pensamos na velocidade de onda viajante do Efeito Allee Forte apresentados no Capítulo 2, a relação  $L \ll K$  é um fator muito importante para a velocidade mínima encontrada.

Por fim, estudamos o alcance  $x_p(t)$  quando variamos os valores de  $r, K$  e  $L$  para algum  $\beta$  e, verificamos que maiores taxas de crescimento e capacidade de suporte com menores valores considerados de limiar obtêm, na Fig.46.

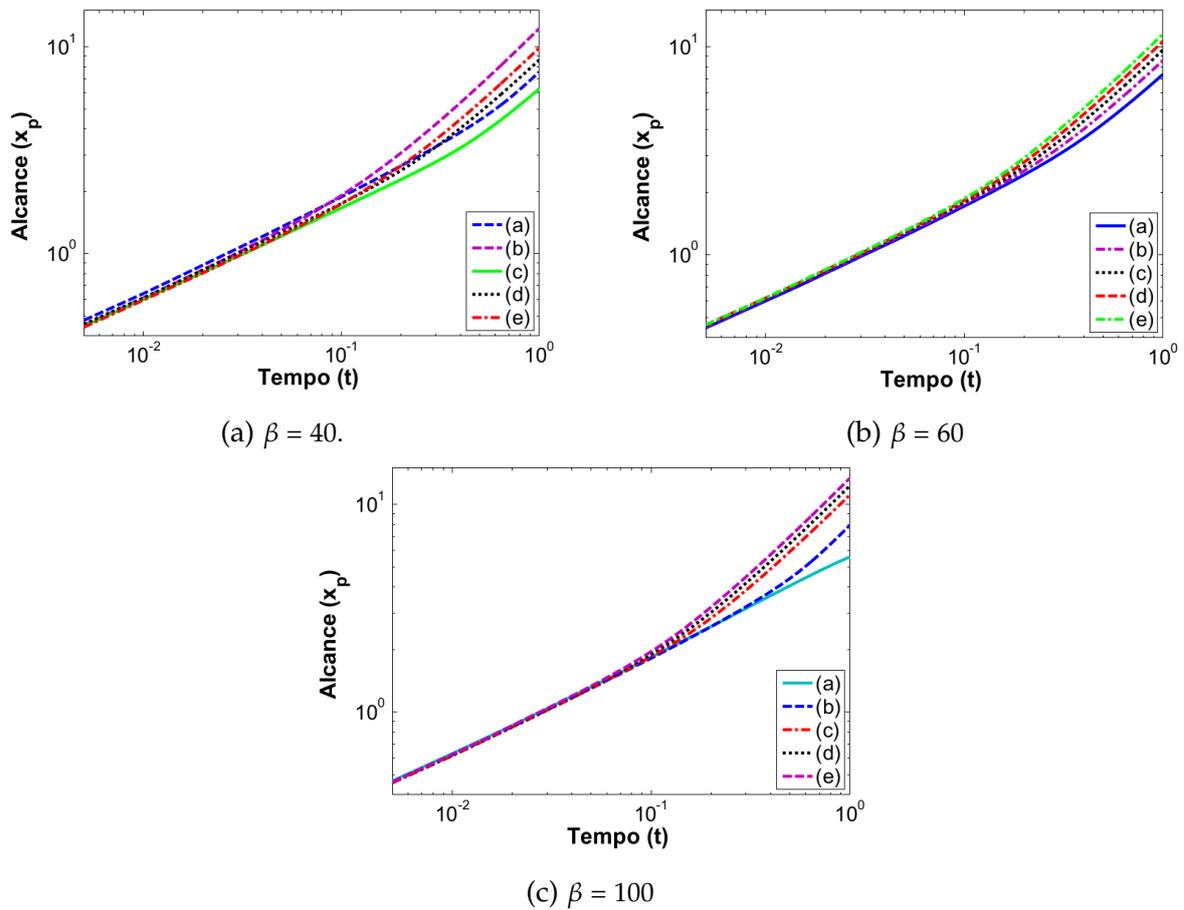


Fig. 46: Alcance da população em função do tempo. **Em (a)**, temos: (a)  $r = 2,0; K = 0,6$  e  $L = 0,05$ ; (b)  $r = 4,0; K = 0,5$  e  $L = 0,01$ ; (c)  $r = 6,0; K = 0,2$  e  $L = 0,03$ ; (d)  $r = 8,0; K = 0,4$  e  $L = 0,04$ ; e (e)  $r = 10,0; L = 0,3$  e  $L = 0,02$ . **Em (b)**, (a)  $r = 2,0; K = 0,2$  e  $L = 0,01$ ; (b)  $r = 4,0; K = 0,4$  e  $L = 0,02$ ; (c)  $r = 6,0; K = 0,5$  e  $L = 0,03$ ; (d)  $r = 8,0; K = 0,6$  e  $L = 0,04$  e (e)  $r = 10,0; K = 0,3$  e  $L = 0,05$ . **Em (c)**, (a)  $r = 2,0; K = 0,2$  e  $L = 0,05$ ; (b)  $r = 4,0; K = 0,3$  e  $L = 0,04$ ; (c)  $r = 6,0; K = 0,4$  e  $L = 0,03$ ; (d)  $r = 8,0; K = 0,5$  e  $L = 0,02$  e (e)  $r = 10,0; K = 0,6$  e  $L = 0,01$ .

Estudamos como o alcance da população é influenciado todos os fatores diferentes para mostrar como estes parâmetros alteram e muito a dispersão pelo espaço da população ao longo do tempo.

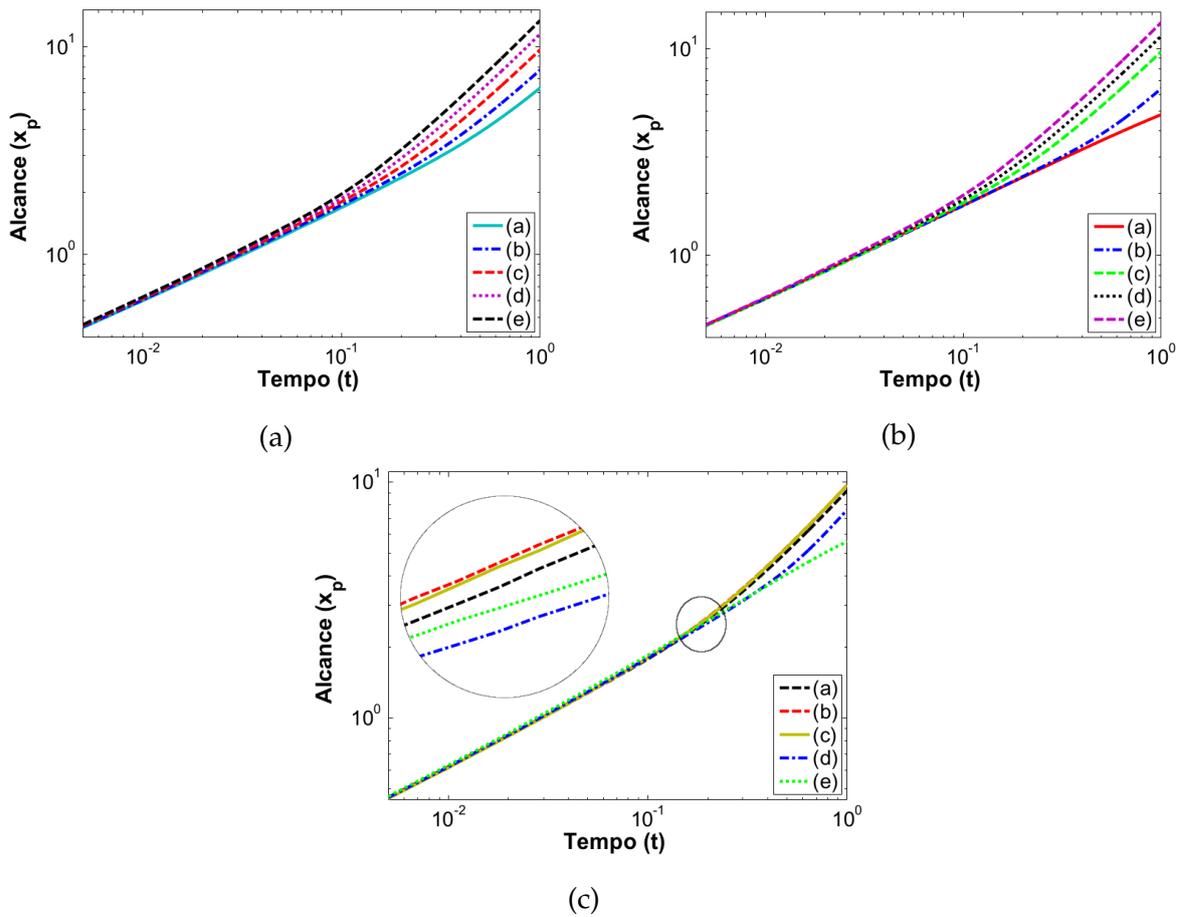


Fig. 47: Alcance para variados valores de  $r$ ,  $K$ ,  $L$  e  $\beta$ . **Em (a)**, (a)  $\beta = 20$ ;  $r = 2, 0$ ;  $K = 0, 2$  e  $L = 0, 01$ ; (b)  $\beta = 40$ ;  $r = 4, 0$ ;  $K = 0, 3$  e  $L = 0, 02$ ; (c)  $\beta = 60$ ;  $r = 6, 0$ ;  $K = 0, 4$  e  $L = 0, 03$ ; (d)  $\beta = 80$ ;  $r = 8, 0$ ;  $K = 0, 5$  e  $L = 0, 04$ ; e (e)  $\beta = 100$ ;  $r = 10, 0$ ;  $K = 0, 6$  e  $L = 0, 05$ . **Em (b)**, (a)  $\beta = 20$ ;  $r = 2, 0$ ;  $K = 0, 2$  e  $L = 0, 05$ ; (b)  $\beta = 40$ ;  $r = 4, 0$ ;  $K = 0, 3$  e  $L = 0, 04$ ; (c)  $\beta = 60$ ;  $r = 6, 0$ ;  $K = 0, 4$  e  $L = 0, 03$ ; (d)  $\beta = 80$ ;  $r = 8, 0$ ;  $K = 0, 5$  e  $L = 0, 02$ ; e (e)  $\beta = 100$ ;  $r = 10, 0$ ;  $K = 0, 6$  e  $L = 0, 01$ . **Em (c)**, (a)  $\beta = 20$ ;  $r = 10, 0$ ;  $K = 0, 6$  e  $L = 0, 01$ ; (b)  $\beta = 40$ ;  $r = 8, 0$ ;  $K = 0, 5$  e  $L = 0, 02$ ; (c)  $\beta = 60$ ;  $r = 6, 0$ ;  $K = 0, 4$  e  $L = 0, 03$ ; (d)  $\beta = 80$ ;  $r = 4, 0$ ;  $K = 0, 3$  e  $L = 0, 04$ ; e (e)  $\beta = 100$ ;  $r = 2, 0$ ;  $K = 0, 2$  e  $L = 0, 05$ .

Verificamos que, apesar de possuir efeito inverso para o alcance o limiar não afeta tão bruscamente as curvas de deslocamento, Fig.47b. Além disso, parâmetros similares de  $K$  e  $L$  fazem com que as curvas de alcance populacional sejam semelhantes, Fig.47c.

Todos os parâmetros diferentes considerados em nossas soluções numéricas influenciam na redistribuição espacial da população, sendo que  $\beta$ ,  $r$  e  $K$  conforme aumentadas aumentam a redistribuição populacional. Entretanto, quando aumentamos  $L$  obtemos uma redução nos valores de expoente característico,  $m$ . Ademais, tais conclusões são biologicamente coerentes. Ressaltamos que o transiente inicial continua o mesmo para

todas as curvas de alcance, o que é possível pelas soluções possuírem a mesma condição inicial, Fig.7.

Assim, concluímos como cada parâmetro está relacionado com o comportamento dispersivo da população. Ou seja, apresentamos na Fig.48 como é a redistribuição de cada dinâmica populacional que consideramos neste trabalho.

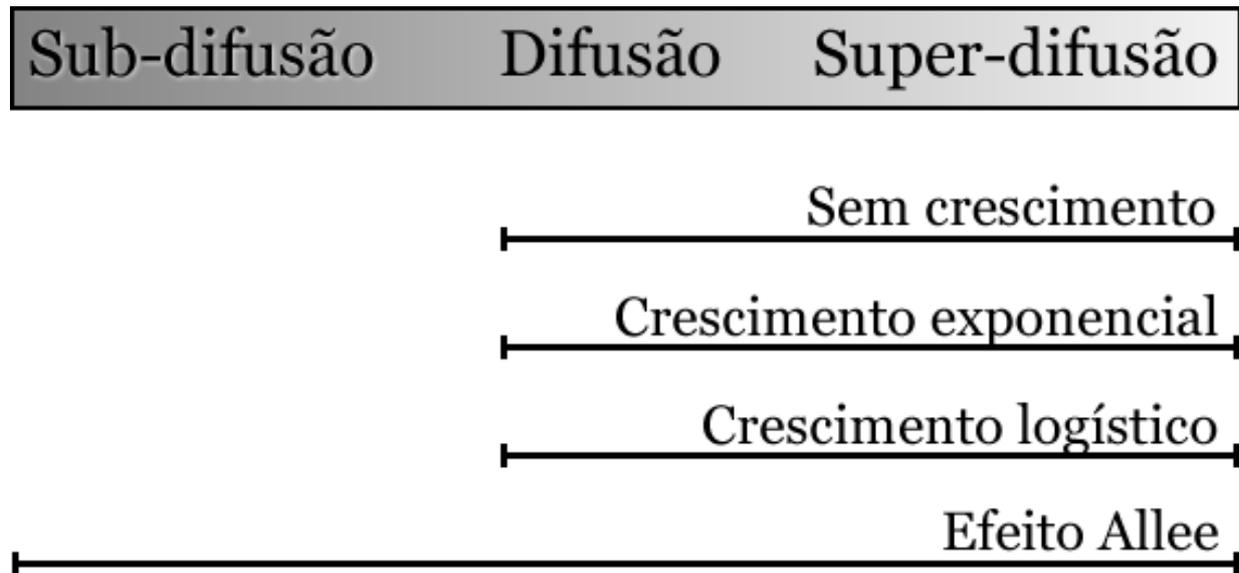


Fig. 48: Resumo dos resultados obtidos em nossas soluções numéricas sobre a dispersão populacional dadas as nossas funções de crescimento. Note que a ausência de crescimento e os crescimentos exponencial e logístico sempre apresentam dispersão de difusiva a super-difusiva,  $m \geq 0,5$ . Para os Efeito Allee também pode ocorrer sub-difusão.

Além disso, quando estudamos os efeitos que cada parâmetro de fato teve nestes resultados da dispersão da população, apresentamos a Fig.49, em que focamos na influência que os parâmetros possuem na redistribuição. Isto é, tudo o que verificamos sobre o comportamento do expoente característico em função dos parâmetros que variamos em nossas soluções numéricas e as conclusões obtidas em todos os casos trabalhados, comprovando que o aumento das taxas de memória, de crescimento e da capacidade de suporte aumentam o valor obtido de  $m$  assim como a diminuição de  $L$ .

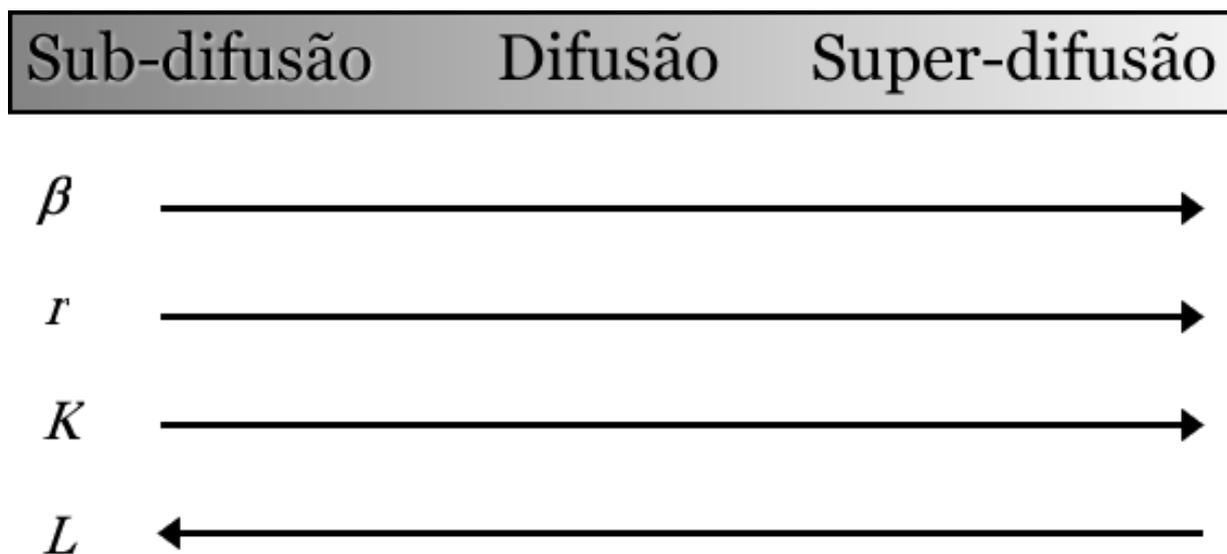


Fig. 49: Estudo considerando os parâmetros. Note que para  $\beta$ ,  $r$  e  $K$  o aumento destes parâmetros aumentam o valor de expoente característico, e assim da dispersão; porém o aumento de  $L$  diminui os valores obtidos de  $m$  e, por isso, apresentamos o sentido invertido.

# 4

## CONCLUSÕES

Utilizamos modelos matemáticos para descrever populações de animais. Modelos para movimentação animal considerando equações diferenciais parciais (EDP's) podem se basear na equação da difusão e representam a movimentação aleatória pelo espaço. No Capítulo 1, apresentamos estímulos que alteram *como* uma população se movimenta pelo espaço, sendo um destes fatores a memória espacial da população. Nesta dissertação, consideramos que a população se recorda dos locais em que previamente esteve e deseja evitar estes locais.

Assim, propomos um modelo de movimentação animal em que consideramos a existência de crescimento desta população e que a memória espacial é um fator importante para a redistribuição pelo espaço, apresentamos em nosso modelo um sistema de duas EDP's acopladas para representar esta redistribuição populacional onde consideramos distintos casos para o crescimento populacional: (1) não há crescimento,  $f(u, x, t) \equiv 0$ ; (2) Crescimento Exponencial, 1.1.1; (3) Crescimento Logístico, 1.1.2 e do tipo Efeito Allee, 1.1.3, em que separamos em: (4) Fraco e (5) Forte. As diferentes expressões para o crescimento populacional garantem uma gama de casos e possibilidades biológicas para aplicarmos nosso modelo.

Focamos nossos estudos do modelo proposto de duas formas: (i) analítica e (ii) numérica. Para cada estudo, propomos uma mudança nas variáveis que facilite a abordagem. Considerando as adimensionalizações propostas em 1.4.1 para a abordagem analítica e em 1.4.2 para a numérica; além disso, apresentamos em 1.4.3 uma relação entre as diferentes adimensionalizações. No Capítulo 2, apresentamos estes estudos analíticos em que estudamos a existência da velocidade de onda viajante e comportamento dos pontos críticos para todas as funções  $f(u, x, t)$  que consideramos nesta dissertação. Numericamente, calculamos soluções para uma dimensão e o alcance da população em que, para os valores dos parâmetros que consideramos em nossas soluções numéricas no Capítulo 3, verificamos o comportamento da dispersão desta população e, a partir

disso, caracterizamos como cada parâmetro influencia na redistribuição da população pelo espaço.

Estudando as velocidades de onda viajante para o modelo proposto, ressaltamos que nos casos em que não há memória espacial associada, nosso sistema de EDP's se torna a equação de reação-difusão, cuja velocidade de onda mínima dos modelos de Skellam (1951), com crescimento exponencial, e de Fisher-KPP (1937), crescimento logístico, possuem a mesma expressão. Quando consideramos o termo advectivo influenciado pela memória que trabalhamos nesta dissertação, obtemos a mesma expressão para os crescimentos exponencial e logístico, na qual considerando a adimensionalização proposta em 1.4.1, esta velocidade mínima é dependente da taxa de crescimento da população, do coeficiente de difusão,  $M_2$ , e da taxa de criação de memória,  $\alpha$ . Quando estudamos a ausência de crescimento populacional e a função do tipo Allee Fraco proposta, não foi possível encontrar uma expressão de velocidade mínima de onda viajante; contudo, verificamos que estas ondas viajantes de fato existem para os casos propostos. Quanto ao Efeito Allee Forte, não só foi possível encontrar uma expressão para sua velocidade mínima de onda quanto esta expressão propõe que em casos com grandes valores de capacidade de suporte e pequenos limiares, esta população apresenta velocidade mínima igual à apresentada nos casos para os crescimentos exponencial e logístico; ou seja, em ambientes mais propensos em desenvolver esta população em que a limitação natural é muito pequena a exploração do espaço ocorre de maneira mais veloz; além disso, é importante que ressaltamos que a velocidade mínima de onda para o Efeito Allee Forte considerado precisa da garantia  $0 \neq L \ll K$ , que era um fator biologicamente importante e cuja discussão sem encontra em 1.1.3.

Com relação às soluções numéricas, definimos que todas as soluções possuíssem a mesma condição inicial, descrita nas Eqs.(61) e (62). Isso faz com que quando estudamos o alcance populacional,  $x_p(t)$ , temos que o transiente inicial das curvas de alcance da população em função do tempo seja o mesmo para todos os conjuntos de parâmetros. As curvas de alcance populacional  $x_p(t)$  são também importantes para estudarmos como seu expoente característico, o chamado expoente característico, se comporta para os distintos parâmetros trabalhados numericamente.

Discutimos em nossos estudos numéricos como o expoente característico,  $m$ , descreve como é o comportamento da dispersão da população dependente de  $m$ , onde: (i) quando  $m < 0,5$  o comportamento é sub-difusivo e, assim, mais lento que o processo difusivo comum; (ii) quando  $m = 0,5$  a redistribuição é determinada somente pela difusão; e

(iii) quando  $m > 0,5$  possui comportamento super-difusivo, em que a população se espalha mais rapidamente pelo espaço. Nossos resultados numéricos comprovam que  $m$  sofre influência direta da memória,  $\beta$ , da taxa de crescimento,  $r$ , e capacidade de suporte,  $K$ , para todas as funções  $f(u, x, t)$ . Isto significa que o aumento dos valores admitidos destes parâmetros aumentam a redistribuição da população. Contudo, o limiar,  $L$ , possui influência inversa para o expoente característico; ou seja, o aumento de  $L$  reduz o valor de  $m$ . Isto ocorre pelo fato que maior o limiar mais uma população precisa crescer para não entrar em extinção; assim, o aumento de  $L$  pode representar a extinção desta população, de modo que não ocorre dispersão para se estudar.

Ressaltamos que, pela adimensionalização proposta em 1.4.2, todos os parâmetros são dependentes da taxa de decaimento da memória,  $\mu$ , e  $\beta$ ,  $K$ , e  $L$  também são dependentes do coeficiente de difusão,  $M_2$ . Além disso,  $\beta$  ainda é dependente da taxa de criação de memória,  $\alpha$ ; resultado importante pois quando relacionamos as duas adimensionalizações propostas verificamos que para a mudança de variáveis proposta em 1.4.1  $\beta$  pode ser escrito como um produto entre as taxas de criação e decaimento da memória.

Considerando o efeito da memória nas soluções obtidas, verificamos que em vez de um pico único de densidade populacional como visto para soluções das equações de difusão e reação-difusão, ocorrem múltiplos picos de densidade populacional em nosso modelo, o que mostra a necessidade da população em evitar os locais que já esteve; tal necessidade aumenta conforme aumentamos a taxa de variação de memória, como foi discutido no Capítulo 3.

Além disso, em todas as funções  $f(u, x, t)$  não-nulas consideradas nota-se que a taxa de crescimento  $r$  possui mais influência nos valores de alcance populacional  $x_p(t)$  que os outros parâmetros, muito semelhante às velocidade mínima de onda que apresentamos em nosso estudo analítico que dependem deste parâmetro. Entretanto, não podemos afirmar que somente este parâmetro aumenta a redistribuição da população, pois no Capítulo 3 mostramos e discutimos como cada parâmetro afeta de maneiras distintas o expoente característico e, assim, a dispersão populacional em todos os casos que estudamos em nosso modelo.

Logo, verificamos nesta dissertação que os fatores propostos em nosso modelo influenciam na dispersão de uma população sendo dependente dos valores de memória e das funções de crescimento consideradas.



# APÊNDICES

## A DERIVAÇÃO DA EQUAÇÃO DA DIFUSÃO

Existem pelo menos duas formas de obtermos a equação da difusão: (i) passeios aleatórios ou (ii) fluxos. Neste apêndice, apresentamos a derivação da equação da difusão por estes dois métodos. Ressaltamos que todos os estudos serão feitos em uma dimensão para simplificar as contas, mas que o resultado se mantém quando consideramos  $\mathbb{R}^n$ .

### A.1 Passeios Aleatórios

Podemos definir passeios aleatórios da seguinte forma

**Definição 6.** *Um passeio aleatório é um processo estocástico em que dada uma partícula em  $\mathbb{Z}^{n+1}$ , localizada no ponto  $m \in \mathbb{Z}^n$  no tempo  $t$ , ela pode se mover para os pontos  $m - 1, m + 1$  ou permanecer onde está em  $t + 1$ .*

Na Fig. 1, apresentamos uma implementação numérica do passeio aleatório em duas dimensões para diferentes tamanhos de passo e cujo ponto  $(0, 0)$  é condição inicial para esta implementação. Note que o aumento de passos aumenta a exploração pela área e que não há uma preferência nesta movimentação.

---

<sup>1</sup>  $\mathbb{Z}^n = \mathbb{Z} \times \dots \times \mathbb{Z}$  e é denominado como o corpo dos inteiros n-dimensional.

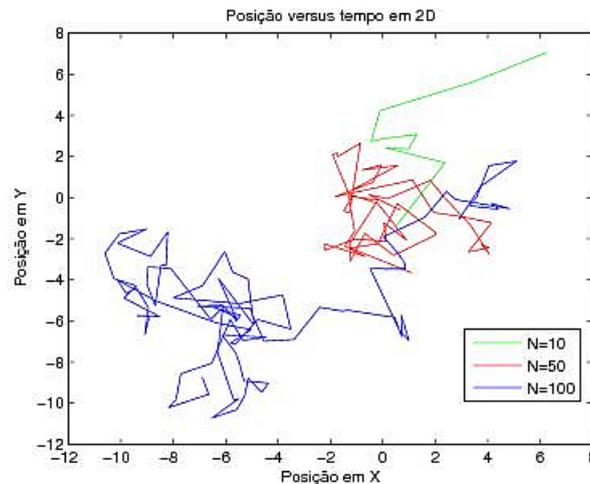


Fig. 1: Exemplos de passeio aleatório em duas dimensões com 10, 50 e 100 interações para a mesma condição inicial.

Considerando o exemplo apresentado em [63], seja uma abelha em um campo de flores organizado em uma linha e que, ao deixar a flor em que está durante o tempo  $\Delta t$ , esta abelha só pode se mover para esquerda ou direita a uma distância  $\Delta x$  ou ainda permanecer nesta flor. Estas condições de movimentação estão representadas na Fig.2.

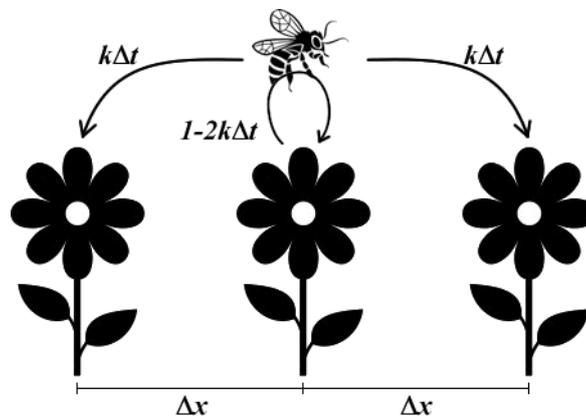


Fig. 2: Ilustração dos possíveis comportamentos da abelha em seu campo linear de flores. Notamos que este campo linear é uma forma de definirmos a exploração do espaço unidimensional.

Além disso, temos que  $k\Delta$  na Fig.2 é o parâmetro que representa a probabilidade de movimento; disso, podemos concluir que  $k\Delta t \in [0, 1/2]$ . Note que ao considerarmos  $k\Delta t = 1/2$ , nossa abelha não terá a opção de permanecer na flor que está no campo linear de flores; ou seja, o inseto tem que se movimentar pelo espaço. Este é um processo de passeio aleatório clássico. Em contrapartida, ao considerarmos  $k\Delta t < 1/2$ , esta abelha

pode permanecer parada na mesma flor por um tempo  $\Delta t$  e, assim, temos o chamado de passeio aleatório com *pausas bêbadas*.

Com isso, considerando que pode ser uma possibilidade a pausa em alguma flor, a probabilidade do inseto se encontrar na posição  $x$  e no tempo  $t$ ,  $p(x, t)$ , é escrita pela Equação Mestra [139] apresentada na Eq.(A.1).

$$p(x, t + \Delta t) = \underbrace{k\Delta t p(x - \Delta x, t)}_{\text{ir para a esquerda}} + \underbrace{(1 - 2k\Delta t)p(x, t)}_{\text{ficar parado}} + \underbrace{k\Delta t p(x + \Delta x, t)}_{\text{ir para a direita}} . \quad (\text{A.1})$$

Agrupamos os termos dependentes de  $k\Delta t$  da Eq.(A.1) em que obtemos

$$p(x, t + \Delta t) - p(x, t) = k\Delta t p(x - \Delta x, t) - 2k\Delta t p(x, t) + k\Delta t p(x + \Delta x, t) . \quad (\text{A.2})$$

Em seguida, dividimos os dois lados da Eq.(A.2) por  $\Delta t$  para obtermos uma expressão que se assemelha com a definição de derivada em função de  $t$  na Eq.(A.3)

$$\frac{p(x, t + \Delta t) - p(x, t)}{\Delta t} = \frac{k\Delta t p(x - \Delta x, t) - 2k\Delta t p(x, t) + k\Delta t p(x + \Delta x, t)}{\Delta t} ,$$

$$\frac{p(x, t + \Delta t) - p(x, t)}{\Delta t} = k (p(x - \Delta x, t) - 2p(x, t) + p(x + \Delta x, t)) . \quad (\text{A.3})$$

Além disso, dividimos os dois lados da Eq.(A.3) por  $\Delta x^2$ . Assim, na Eq.(A.4) obtemos uma expressão similar à obtida para a segunda derivada em função de  $x$ .

$$\frac{p(x, t + \Delta t) - p(x, t)}{\Delta t \Delta x^2} = \frac{k (p(x - \Delta x, t) - 2p(x, t) + p(x + \Delta x, t))}{\Delta x^2} ,$$

$$\frac{p(x, t + \Delta t) - p(x, t)}{\Delta t} = k\Delta x^2 \left( \frac{p(x - \Delta x, t) - 2p(x, t) + p(x + \Delta x, t)}{\Delta x^2} \right) . \quad (\text{A.4})$$

Assim, consideramos que o intervalos de tempo e espaço,  $\Delta t$  e  $\Delta x$  respectivamente, são muito pequenos. Isto é, queremos verificar como a Eq.A.4 fica quando tomamos limites em que consideraremos  $\Delta t \rightarrow 0$  e  $\Delta x \rightarrow 0$ . Ou seja,

$$\underbrace{\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{p(x, t + \Delta t) - p(x, t)}{\Delta t}}_{\approx \frac{\partial p}{\partial t}} = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} k\Delta x^2 \underbrace{\lim_{\Delta x \rightarrow 0} \left( \frac{p(x - \Delta x, t) - 2p(x, t) + p(x + \Delta x, t)}{\Delta x^2} \right)}_{\approx \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}} .$$

Assim, podemos concluir que quando consideramos os limites  $\Delta t \rightarrow 0$  e  $\Delta x \rightarrow 0$  na Eq.(A.4) obtemos a Equação da Difusão como d

$$\frac{\partial p}{\partial t} = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} k\Delta x^2 \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} ; \quad (\text{A.5})$$

em que, para uma apresentação mais clássica, consideramos  $D \equiv \lim_{\Delta x \rightarrow 0} k\Delta x^2$ . Além disso,  $D$  é conhecido como *taxa de difusão* ou *difusividade* em que, caso seja constante, também pode ser chamado de *coeficiente de difusão*. Apresentamos em (A.6) a Equação da Difusão,

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}. \quad (\text{A.6})$$

Ressaltamos que, inicialmente,  $t$  e  $x$  são variáveis *discretas* que são substituídas por variáveis  $t$  e  $x$  *contínuas*. Ou seja, é como se tivéssemos um número tão grande de flores em nosso campo linear que a distância entre tais plantas se torna praticamente zero e assim o tempo de uma planta a outra também se torna infinitesimal, acabando assim com a definição discreta, fato possível pela forma em que o problema foi tratado considerando os limites  $\Delta x \rightarrow 0$  e  $\Delta t \rightarrow 0$ .

#### *Acréscimo da advecção*

Inicialmente, desconsideramos a possibilidade de nosso passeio aleatório possuir pausas bêbadas e introduzimos um sentido preferencial de movimentação; ou seja, nossa abelha tem maior chance de escolher um dos lados no campo unidimensional de flores. Essa preferência de sentido é chamada de *termo advectivo*, ou convectivo, da equação de difusão-advecção.

Considerando as probabilidades do movimento ocorrer para esquerda como  $q$  e para direita como  $1 - q$ ; em que exigimos que  $q \neq 1/2$ , pois isso nos dá probabilidades diferentes para os sentidos de movimento e, assim, teremos garantias de que existe um sentido preferencial para a abelha se mover [65], um exemplo desta preferência de sentido na natureza pode ser insetos que se movem na direção de algum estímulo externo. Na Fig.3, representamos estas diferentes probabilidades de movimentação entre flores de nossa abelha.

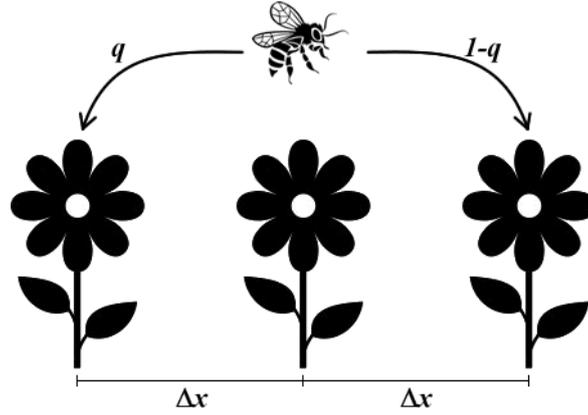


Fig. 3: Representação dos possíveis comportamentos do inseto em seu campo de flores unidimensionais.

Logo, podemos definir a movimentação de nossa abelha da seguinte forma

$$p(x, t + \Delta t) = \underbrace{qp(x - \Delta x, t)}_{\text{ir para a esquerda}} + \underbrace{(1 - q)p(x + \Delta x, t)}_{\text{ir para a direita}} . \quad (\text{A.7})$$

Assim, considerando  $\alpha = \frac{1}{2} - q$  e rearranjamos os termos da Eq.(A.7), temos:

$$p(x, t + \Delta t) - p(x, t) = \frac{1}{2}[p(x + \Delta x, t) - 2p(x, t) + p(x - \Delta x, t)] - 2\alpha[p(x + \Delta x, t) - p(x - \Delta x, t)] . \quad (\text{A.8})$$

Como desejamos obter expressões similares à definição de derivada, dividimos os dois lados por  $\Delta t$  e  $\Delta x^2$ , como mostramos na equação a seguir

$$\frac{p(x, t + \Delta t) - p(x, t)}{\Delta t} = \frac{\Delta x^2}{2\Delta t} \left( \frac{p(x + \Delta x, t) - 2p(x, t) + p(x - \Delta x, t)}{\Delta x^2} \right) - \frac{2\alpha\Delta x^2}{\Delta t\Delta x} \left( \frac{p(x + \Delta x, t) - p(x - \Delta x, t)}{\Delta x} \right) . \quad (\text{A.9})$$

Disso, calculamos o limite da Eq.(A.9) quando  $\Delta t \rightarrow 0$  e  $\Delta x \rightarrow 0$ , como apresentamos na Eq.(A.10).

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{p(x, t + \Delta t) - p(x, t)}{\Delta t} = \lim_{\substack{\Delta t \rightarrow 0 \\ \Delta x \rightarrow 0}} \frac{\Delta x^2}{2\Delta t} \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \left( \frac{p(x + \Delta x, t) - 2p(x, t) + p(x - \Delta x, t)}{\Delta x^2} \right) - \lim_{\substack{\Delta t \rightarrow 0 \\ \Delta x \rightarrow 0}} \frac{2\alpha\Delta x}{\Delta t} \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \left( \frac{p(x + \Delta x, t) - p(x - \Delta x, t)}{\Delta x} \right) . \quad (\text{A.10})$$

A partir da Eq.(A.10), definimos  $D = \lim_{\substack{\Delta t \rightarrow 0 \\ \Delta x \rightarrow 0}} \frac{\Delta x^2}{2\Delta t}$  e  $j = \lim_{\substack{\Delta t \rightarrow 0 \\ \Delta x \rightarrow 0}} \frac{-2\alpha\Delta x}{\Delta t}$ , reescrevendo a Eq.(A.10), obtemos a equação da difusão-advecção ou difusão-convecção:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} - j \frac{\partial p}{\partial x}, \quad (\text{A.11})$$

em que, mais uma vez,  $D$  é o coeficiente de difusão. Definimos  $j$  como o coeficiente de advecção e notamos que ao considerarmos  $q = 1/2$ , isto é, nossa abelha no campo de flores linear não possui preferência de sentido em sua movimentação, obtemos  $\alpha = 0$ ; por consequência, temos  $j = 0$  retornando à equação da difusão, Eq.(A.6).

## A.2 Fluxos

Outra forma de derivar a equação de difusão é a partir do conceito de fluxos. Primeiro, dado que a equação de conservação está relacionada com a mudança na concentração espacial de partículas para seu fluxo, desconsideramos a possível presença de *fontes* e *sumidouros*; segundo, uma lei conectando fluxo de partículas para seus gradientes de concentração.

Assim, escrevemos uma equação de equilíbrio em termos do número de partículas como a apresentada na Fig.4 e descrita na Eq.(A.12).

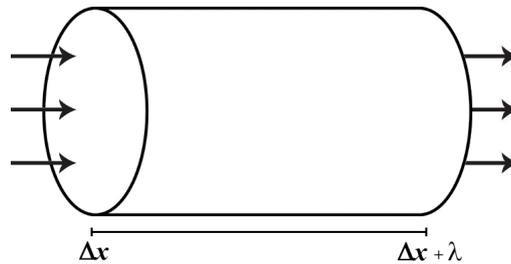


Fig. 4: Representação do fluxo de  $x$  em um comprimento  $\lambda$ .

$$\text{taxa de mudança em } (x, x + \lambda) \text{ por tempo} = \text{total em } x + \text{total em } (x + \lambda), \quad (\text{A.12})$$

em que o número total de partículas em  $(x, x + \lambda)$  é produto da concentração de partículas,  $u(x, t)$ , e o comprimento do intervalo,  $\lambda$ . Tais quantidades são chamadas de *fluxos*,  $J(x, t)$ , e são definidas como a taxa de partículas que atravessam  $x$  no sentido

positivo (da esquerda para a direita) menos a taxa de partículas que atravessam  $x$  no sentido negativa (da direita para a esquerda), reescrevemos a Eq.(A.12) e obtemos

$$\frac{\partial}{\partial t} (u(x + \lambda, t)\lambda) = J(x, t) - J(x + \lambda, t) . \quad (\text{A.13})$$

Note que não afeta o resultado considerarmos  $u(x, t)$  em vez de  $u(x + \lambda, t)$ . Além disso, tomamos o limite quando  $\lambda \rightarrow 0$ , resultado que apresentamos na Eq.(A.14).

$$\begin{aligned} \lim_{\lambda \rightarrow 0} \frac{\partial}{\partial t} (u(x, t)\lambda) &= \lim_{\lambda \rightarrow 0} J(x, t) - J(x + \lambda, t) , \\ \frac{\partial}{\partial t} (u(x, t)) &= \lim_{\lambda \rightarrow 0} -\frac{J(x + \lambda, t) - J(x, t)}{\lambda} . \end{aligned} \quad (\text{A.14})$$

Considerando a Eq.(A.14), obtemos a equação de equilíbrio unidimensional, Eq.(A.15), que desconsidera a presença de fontes ou sumidouros.

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial J(x, t)}{\partial x} \quad (\text{A.15})$$

Relacionando o fluxo com mudança espacial da concentração da partícula. Para tanto, apresentamos a **Primeira Lei de Fick** [140]:

**Definição 7.** *A Primeira Lei de Fick, também chamada de Difusão em Estados Estacionários, diz que se a diferença de concentração for suficientemente pequena, a densidade de fluxo  $j_s$  é linearmente proporcional negativa ao gradiente de concentração:*

$$j_s = -D \frac{\partial C}{\partial x} , \quad (\text{A.16})$$

em que  $D$  é a constante de difusão, em que  $D > 0$ .

Utilizando a Primeira Lei de Fick e a Eq.(A.15), obtemos a Eq.(A.17). Note que se  $D$  for constante, a Eq.(A.17) é a equação da difusão simples, Eq.(A.18)

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \left[ -D \frac{\partial u}{\partial x} \right] , \quad (\text{A.17})$$

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} . \quad (\text{A.18})$$

#### Acréscimo da advecção

Já foi dito que a principal diferença entre as equações de advecção-difusão e difusão é a preferência no sentido de movimentação que existe na equação de advecção-difusão

e não existente na difusão comum; afinal, consideramos que a partícula se moveria tanto para a esquerda quanto para a direita. Assim, uma partícula pode se mover numa direção preferencial; como por exemplo, a água de um rio que segue seu curso ou um animal que se move em direção de seu alimento. Assim, dado que o fluxo total é escrito como:

$$q = ju - D \frac{\partial u}{\partial x}.$$

Ao derivarmos os dois lados por  $x$ , temos

$$\frac{\partial q}{\partial x} = \frac{\partial}{\partial x} \left( ju - D \frac{\partial u}{\partial x} \right). \quad (\text{A.19})$$

Como sabemos que  $\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial q}{\partial x}$ , obtemos a Eq.(A.20).

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \left[ ju - D \frac{\partial u}{\partial x} \right] = -\frac{\partial ju}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial x} \left( D \frac{\partial u}{\partial x} \right). \quad (\text{A.20})$$

Considerando  $j$  e  $D$  constantes, temos  $\frac{\partial u}{\partial t}$  como um termo de acumulação;  $j \frac{\partial u}{\partial x}$ , advecção e, por fim,  $D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$  termo de difusão.

$$\frac{\partial u}{\partial t} + j \frac{\partial u}{\partial x} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad (\text{A.21})$$

### A.3 Solução das Equações

As soluções fundamentais para as equações da difusão simples e difusão-advecção podem ser encontradas facilmente em livros de Equações Diferenciais Parciais [84], de forma que aqui apresentamos somente estes resultados. Assim, a partir das Eqs.(A.6) e (A.18) para  $D$  constante, apresentamos na Eq.(A.22), a chamada *Solução Fundamental da Equação da Difusão*.

$$u(x, t) = \begin{cases} \frac{b}{(4\pi Dt)^{\frac{n}{2}}} \exp\left(-\frac{x^2}{4Dt}\right) & , \text{ se } t > 0 \\ 0 & , \text{ se } t < 0 \end{cases} \quad (\text{A.22})$$

Apresentamos na Fig.5 o comportamento da Eq.(A.22) conforme há o aumento nos valores de  $t$  para valores fixados de  $b, n$  e  $D$ ; é perceptível que os maiores valores de  $t$

fazem com que  $u(x, t)$  fique mais espalhado por  $x$ ; ou seja, o aumento de  $t$  aumenta a dispersão de  $u(x, t)$ .

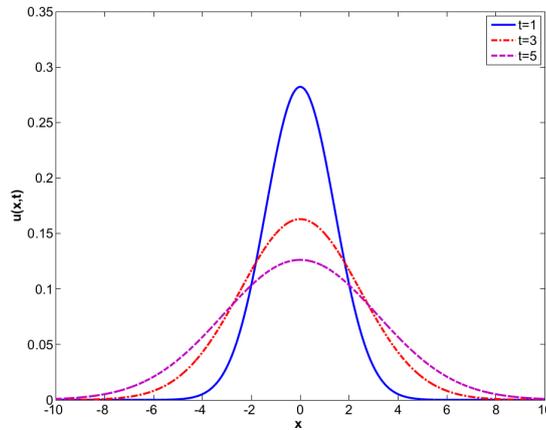


Fig. 5: Considerando  $D = b = n = 1$  e variando  $t$ , temos em uma dimensão o seguinte comportamento para a solução fundamental (A.22).

Considerando agora a equação da difusão-advecção, como apresentadas nas Eqs.(A.11) e (A.21), possui a seguinte *Solução Fundamental*, Eq.(A.23).

$$u(x, t) = \begin{cases} \frac{b}{(4D\pi t)^{\frac{n}{2}}} \exp\left(-\frac{(x - jt)^2}{4tD}\right) & , \text{ se } t > 0 \\ 0 & , \text{ se } t < 0 \end{cases} \quad (\text{A.23})$$

Dada a solução apresentada na Eq.(A.23), fixamos os valores de  $j, b$  e  $D$  para estudarmos como  $t$  e  $n$  alteram as curvas obtidas. Note que na Fig.6, há um deslocamento das curvas para a esquerda conforme aumentamos os valores de  $t$ .

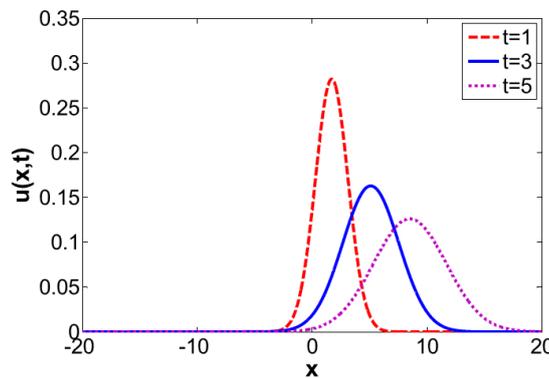


Fig. 6: Em que  $D = b = 1$  e  $j = 1,7$  variando  $t$  temos em uma dimensão o seguinte comportamento para a solução apresentada em (A.23).

Existem grandes diferenças entre duas soluções principalmente quando verificamos seus resultados numéricos. Enquanto a equação da difusão simples se dispersa pelo espaço sem preferência, a equação da advecção-difusão não se difunde tanto e possui sentido de movimentação.

## B ONDA VIAJANTE PARA EQUAÇÃO DE REAÇÃO-DIFUSÃO

Se desconsiderarmos a componente da memória espacial do nosso modelo proposto em (10); isto é, considerando que  $w(x, t) = \alpha = 0$ . Nosso modelo se torna uma equação de reação-difusão que pode ser escrito como sendo:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = M_2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u, x, t), \tag{B.1}$$

onde  $M_2$  é seu coeficiente de difusão e  $f(u, x, t)$ , seu termo reativo, uma função de crescimento populacional; ou seja, teremos modelos propostos por Skellam (1951) [19] e Fisher-Kolmogorov-Petrovskii-Piskunov (1937) [22, 23]. Lembramos que as funções que apresentamos em 1.1 são os termos reativos que estudaremos neste apêndice. Assim, analisamos a equação, estudando a existência de onda viajante para as funções de crescimento populacional previamente apresentadas. Considerando  $u(x, t) = v(x - ct)$  e, para relacionarmos mais facilmente com os resultados propostos no Capítulo 2,  $M_2 = 1$ , reescrevemos o modelo como da forma:

$$-cv' = v'' + f(v) \Rightarrow v'' = -(cv' + f(v)). \tag{B.2}$$

Logo, fazemos a seguinte substituição de variáveis, onde  $z = v'$  e  $z' = -(cz + f(v))$ , reescrevemos o modelo como um sistema

$$\begin{cases} v' = z, \\ z' = -(cz + f(v)); \end{cases} \tag{B.3}$$

além disso, podemos definir o conjunto das raízes de  $f(v)$  como  $S$ , que pode ser expresso matematicamente como:

$$S = \{v_i \in \mathbb{R}_+ : f(v_i) = 0\},$$

em que os pontos críticos de (B.3) são definidos como  $(S, 0)$ ; afinal, qualquer ponto  $s \in S$  é solução de equilíbrio para este sistema. Apresentamos a matriz Jacobiana com relação às variáveis  $v$  e  $z$  da Eq.(B.3):

$$J(v, z) = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -f'(v) & -c \end{bmatrix}.$$

Calculando o polinômio característico desta matriz jacobiana para os pontos de equilíbrio, obtemos a Eq.(B.4) em que consideramos  $v_i \in S$ .

$$\lambda^2 + c\lambda + f'(v_i), \quad (\text{B.4})$$

cujas raízes que são definidas como  $\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left( -c \pm \sqrt{c^2 - 4f'(v_i)} \right)$ . Em que para estudarmos suas raízes, focamos em  $\sqrt{c^2 - 4f'(v_i)}$ , de onde obtemos nossas conclusões relativas aos pontos de equilíbrio. Assim, estudamos a velocidade de onda viajante,  $c$ , para qualquer função  $f(v)$  de tal forma que sendo  $v_i \in S$  e  $(v_i, 0)$  um ponto de equilíbrio qualquer para o sistema da Eq.(B.3):

- Se  $0 < c < 2\sqrt{f'(v_i)}$ , então o ponto de equilíbrio considerado é um **foco estável**; pelo fato que  $\lambda_{1,2}$  serão autovalores complexos com parte real negativa;
- Se  $c \geq 2\sqrt{f'(v_i)}$ , então o ponto de equilíbrio será um **nó estável**, pois os dois autovalores serão reais negativos;
- Se  $2\sqrt{f'(v_i)} < 0$ , então teremos dois autovalores reais de sinais opostos e, portanto, teremos um **ponto de sela**, que é **instável** em  $(v_i, 0)$ .

Resta agora apresentarmos uma expressão de velocidade mínima para a onda viajante do sistema apresentado, que representamos na Eq.(B.5) considerando que  $v_i \in S$ :

$$c_{min} = 2\sqrt{f'(v_i)}. \quad (\text{B.5})$$

Verificamos o resultado apresentado na Eq.(B.5), através dos cálculos para ondas viajantes das dinâmicas populacionais consideradas em nosso modelo, pois alguns resultados bem-estabelecidos para tais funções de crescimento como equações de reação-difusão podem ser encontrados em literatura [110, 111, 115], por exemplo; porém, por uma questão de coesão no texto, apresentamos estes resultados.

### B.1 Crescimento Exponencial

Considerando o crescimento exponencial que, como apresentada aqui é o modelo de Skellam [19], escrevemos sua expressão de crescimento como sendo  $f(v) = rv$ . Por ser um polinômio de grau 1, sabemos que só possui uma raiz que é encontrada quando  $v = 0$ ; assim, apresentamos a derivada em função de  $v$  do crescimento exponencial é

$f'(v) = r$ . Disso, fazemos a análise de estabilidade para  $v = 0$  considerando o polinômio característico apresentado na Eq.(B.4), cujas raízes são da forma:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left( -c \pm \sqrt{c^2 - 4r} \right),$$

note que quando  $c < 2\sqrt{r}$ , o ponto de equilíbrio é um **foco estável** e quando  $c \geq 2\sqrt{r}$ , é um **nó estável**. Além disso, concluímos que  $v = 0$  é um ponto de equilíbrio estável.

Além disso, podemos concluir que a expressão apresentada na Eq.(B.5) é da forma:

$$c_{min} = 2\sqrt{r}, \quad (\text{B.6})$$

como desejado.

## B.2 Crescimento Logístico

Outro modelo famoso de equação de reação-difusão considerando uma dinâmica populacional é o modelo conhecido como de Fisher-Kolmogorov [22, 23] que se utiliza do crescimento logístico:

$$f(v) = rv \left( 1 - \frac{v}{K} \right),$$

que é um polinômio de grau 2 e, portanto, sabemos possuir no máximo duas raízes reais; no caso,  $v = 0$  e  $v = K$ ; ou seja, nosso conjunto  $S = \{0, K\}$ . Além disso, sua derivada é  $f'(v) = r \left( 1 - 2\frac{v}{K} \right)$ .

Resta agora fazermos uma análise de estabilidade dos pontos de equilíbrio em  $S$  considerando a Eq.(B.4):

- Quando  $v = 0$ , temos que  $f'(v) = r$ ; na qual obtemos  $\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left( -c \pm \sqrt{c^2 - 4r} \right)$ , exatamente como temos para o crescimento exponencial; portanto, podemos concluir que  $u = 0$  é um ponto de equilíbrio **estável**.
- Quando  $v = K$ , as raízes da Eq.(B.4) podem ser escritas da seguinte forma:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left( -c \pm \sqrt{c^2 + 4r} \right),$$

logo, pelo fato que  $c < \sqrt{c^2 + 4r}$ , então  $v = K$ , é um ponto de equilíbrio em que  $\lambda_1 < 0 < \lambda_2$ , ou seja, um ponto de sela e, portanto, **instável**.

Calculamos para o ponto de equilíbrio estável de  $S$ ,  $v = 0$ , a velocidade de onda mínima. Note que desconsideramos a velocidade para o ponto  $(K, 0)$ , pois este ponto de equilíbrio é **instável** por ser ponto de sela.

$$c_{min} = 2\sqrt{f'(0)} = 2\sqrt{r}. \quad (\text{B.7})$$

Igual à obtida para o crescimento exponencial; que são valores que sabemos ser verdade pois foram verificados extensivamente na literatura.

### B.3 Efeito Allee Fraco

Considerando a função de crescimento referente ao Efeito Allee Fraco, escrevemos a função  $f(v)$  a seguir:

$$f(v) = \frac{r}{K}v^2 \left(1 - \frac{v}{K}\right),$$

sendo um polinômio de grau 3, sabemos que  $f(v)$  tem no máximo 3 raízes que apresentamos no conjunto  $S = \{0, K\}$ ; cuja derivada  $f'(v) = \frac{rv}{K} \left(2 - \frac{3v}{K}\right)$ .

Considerando as raízes do polinômio característico apresentado na Eq.(B.4), calculamos a estabilidade dos dois pontos do conjunto  $S$ . Sendo assim, separamos em casos:

- $v = 0$  :

$$\lambda^2 + c\lambda \Rightarrow \begin{cases} \lambda_1 = 0 ; \\ \lambda_2 = -c . \end{cases}$$

Que não podemos afirmar nada sobre sua estabilidade.

- $v = K$  :

$$\lambda^2 + c\lambda + f'(K) \Rightarrow \lambda^2 + c\lambda - r \Rightarrow \begin{cases} \lambda_1 = \frac{1}{2} \left(-c + \sqrt{c^2 + 4r}\right) ; \\ \lambda_2 = \frac{1}{2} \left(-c - \sqrt{c^2 + 4r}\right) . \end{cases}$$

Assim, este ponto é de sela; ou seja, é **instável**.

B.4 Efeito Allee Forte

Por fim, apresentamos o Efeito Allee Forte como uma função possível para o nosso modelo sem memória - equação de reação-difusão,

$$f(v) = rv \left(1 - \frac{v}{K}\right) \left(\frac{v}{L} - 1\right).$$

O conjunto de raízes para esta função é  $S = \{0, K, L\}$ . A derivada de  $f(v)$  é  $f'(v) = r \left(2v \left(\frac{1}{L} + \frac{1}{K}\right) - 3\frac{v^2}{KL} - 1\right)$ . Estudando a estabilidade e calculando a velocidade de onda viajante para esta  $f(v)$  para o ponto de equilíbrio que seja estável, utilizando.

- Quando  $v = 0$ , temos as seguintes raízes para Eq.(B.4):

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left(-c \pm \sqrt{c^2 + 4r}\right) \Rightarrow \begin{cases} \lambda_1 = \frac{1}{2} \left(-c + \sqrt{c^2 + 4r}\right) ; \\ \lambda_2 = -c - \sqrt{c^2 + 4r} \end{cases}$$

Pelo fato que  $r > 0$ , então  $c^2 + 4r > c^2$ , para qualquer valor de  $c$ . Com isso, concluímos que o ponto de equilíbrio  $u = 0$  é um ponto de sela, **instável**.

- Quando  $v = K$ , temos:

$$\lambda^2 + c\lambda + r \left(1 - \frac{K}{L}\right) \Rightarrow \lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left(-c \pm \sqrt{c^2 - 4r \left(1 - \frac{K}{L}\right)}\right)$$

Podemos estabelecer que a estabilidade, dependente de  $c^2 - 4r \left(1 - \frac{K}{L}\right)$ , mais precisamente queremos que  $1 - \frac{K}{L} > 0$ ; ou seja, teremos:

- **Nó Estável** se  $L > K$ ;
- **Ponto de Sela** se  $L < K$ .

Como previamente definimos que  $L \ll K$ , então o ponto  $v = K$  é **ponto de sela** e, portanto, **instável**.

- $v = L$  :

$$\lambda^2 + c\lambda + r \left(1 - \frac{L}{K}\right) \Rightarrow \lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left(-c \pm \sqrt{c^2 - 4r \left(1 - \frac{L}{K}\right)}\right)$$

Com isso, estudamos a estabilidade deste ponto de equilíbrio; ou seja, estudamos como garantir que  $-4r \left(1 - \frac{L}{K}\right) < 0$ , o que significa que desejamos  $1 - \frac{L}{K} > 0$ ; portanto  $v = L$  será:

- **Nó Estável** se  $K > L$ ;
- **Ponto de Sela** se  $K < L$ .

Sabemos que, por definição,  $K > L$ , assim, o ponto  $v = L$  é **estável**.

Dada a Eq.(B.5), temos que a velocidade dado o ponto de equilíbrio  $v = L$  é da forma

$$c_{min} = 2\sqrt{r \left(1 - \frac{L}{K}\right)}, \quad (\text{B.8})$$

quando consideramos  $L \ll K$ , podemos dizer que a velocidade de onda,  $c_{min}$ , é igual à proposta para o crescimento exponencial e o logístico:

$$c_{min} = 2\sqrt{r}.$$

## C APROXIMAÇÃO ADIABÁTICA

Começaremos este apêndice com um exemplo: considere uma bexiga <sup>2</sup> colocada dentro de uma garrafa vazia, de tal forma que o gargalo da garrafa esteja protegido com o bocal da bexiga. Ao soprarmos para inflar esta bexiga, ela não poderá ser inflada e, tentarmos enchê-la com água não conseguiremos.

Não importa quanto ar ou água seja introduzido, ela não mudará até fazermos um furo nesta garrafa para igualarmos as pressões do sistema. Apresentamos uma representação deste experimento com pressão atmosférica na Fig.1.

Note que não importa o esforço feito, a bexiga não infla dentro da garrafa. Logo, a forma de manipulação de um sistema importa para que ele seja mantido em condições similares às anteriores à manipulação. Assim, um **processo adiabático** é um processo analítico que considera que a alteração nas condições de um sistema não ocorre de maneira gradual. Ressaltamos que há dois tempos importantes a serem considerados neste processo: o *tempo interno* ( $t_I$ ), o do sistema em seu estado inicial, e o *tempo externo* ( $t_E$ ), em que as alterações externas já foram realizadas no sistema [141–144].



(a) Bexiga dentro de uma garrafa.



(b) Tentativa de inflar a bexiga.

Fig. 1: Representação do experimento apresentado.

<sup>2</sup> Também chamado de balão.

Assim, concluímos que em um processo adiabático temos que  $t_E > t_I$ , pelo representado na Fig.1.

Um bom método para resolvermos aproximações adiabáticas é inicialmente fixarmos os parâmetros externos; ou seja, definirmos condições iniciais de nosso sistema, para depois permitirmos o cálculo das variações provenientes dessas alterações que o sistema sofre.

Existem inúmeros exemplos de aproximações adiabáticas sobretudo em Mecânica Quântica, afinal a aproximação de Born-Oppenheimer [145–147] é uma aproximação adiabática e este método é utilizado na resolução da equação de Schrödinger; porém, temos exemplos de aproximações adiabáticas em modelagem de sistemas biológicos [148–150].

## BIBLIOGRAFIA

- [1] L. Edelstein-Keshet, *Mathematical Models in Biology*. Cambridge University Pr., 2005.
- [2] J. D. Murray, *Mathematical Biology*. Springer New York, 2007.
- [3] W. C. Allee, *Animal aggregations, a study in general sociology*. Smithsonian Institution, 1931.
- [4] R. M. May, "Limit cycles in predator-prey communities," *Science*, vol. 177, no. 4052, pp. 900–902, 1972.
- [5] M. Delgado, J. López-Gómez, and A. Suárez, "On the symbiotic lotka–volterra model with diffusion and transport effects," *Journal of Differential Equations*, vol. 160, no. 1, pp. 175–262, 2000.
- [6] N. C. Stenseth, W. Falck, O. N. Bjørnstad, and C. J. Krebs, "Population regulation in snowshoe hare and canadian lynx: asymmetric food web configurations between hare and lynx," *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 94, no. 10, pp. 5147–5152, 1997.
- [7] M. Mahajan, "Designing epidemics: models, policy-making, and global foreknowledge in india's aids epidemic," *Science and Public Policy*, vol. 35, no. 8, pp. 585–596, 2008.
- [8] M. Bartlett, "Deterministic and stochastic models for recurrent epidemics," in *Proceedings of the third Berkeley symposium on mathematical statistics and probability*, vol. 4, p. 109, 1956.
- [9] D. C. Buckwald, N. Katzir, D. Wine, and M. Lavi, "Control strategies for tuberculosis epidemics: new models for old problems," *Science*, vol. 273, p. 497, 1996.
- [10] O. Ovaskainen, H. J. de Knecht, and M. del Mar Delgado, *Quantitative Ecology and Evolutionary Biology: Integrating Models with Data*. Oxford University Press, 2016.

- [11] M. A. Lewis, S. V. Petrovskii, and J. R. Potts, *The mathematics behind biological invasions*, vol. 44. Springer, 2016.
- [12] M. Kot, *Elements of Mathematical Ecology*. CAMBRIDGE UNIV PR, 2014.
- [13] N. Britton, *Essential mathematical biology*. Springer Science & Business Media, 2012.
- [14] N. Shigesada and K. Kawasaki, *Biological invasions: theory and practice*. Oxford University Press, UK, 1997.
- [15] A. R. Kanarek and C. T. Webb, "Allee effects, adaptive evolution, and invasion success," *Evolutionary Applications*, vol. 3, no. 2, pp. 122–135, 2010.
- [16] M.-H. Wang and M. Kot, "Speeds of invasion in a model with strong or weak allee effects," *Mathematical biosciences*, vol. 171, no. 1, pp. 83–97, 2001.
- [17] O. Spiegel, S. T. Leu, C. M. Bull, and A. Sih, "What's your move? movement as a link between personality and spatial dynamics in animal populations," *Ecology letters*, vol. 20, no. 1, pp. 3–18, 2017.
- [18] P. Fauchald and T. Tveraa, "Hierarchical patch dynamics and animal movement pattern," *Oecologia*, vol. 149, no. 3, pp. 383–395, 2006.
- [19] J. G. Skellam, "Random dispersal in theoretical populations," *Biometrika*, vol. 38, no. 1/2, pp. 196–218, 1951.
- [20] J. R. Potts and M. A. Lewis, "How do animal territories form and change? lessons from 20 years of mechanistic modelling," *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 281, pp. 20140231–20140231, apr 2014.
- [21] A. Stevens and H. G. Othmer, "Aggregation, blowup, and collapse: The ABC's of taxis in reinforced random walks," *SIAM J. Appl. Math.*, vol. 57, pp. 1044–1081, aug 1997.
- [22] R. A. Fisher, "The wave of advance of advantageous genes," *Annals of eugenics*, vol. 7, no. 4, pp. 355–369, 1937.
- [23] A. Kolmogorov, I. Petrovskii, and N. Piskunov, "A study of the equation of diffusion with increase in the quantity of matter, and its application to a biological problem," *Bjul. Moskovskogo Gos. Univ*, vol. 1, no. 7, pp. 1–26, 1937.

- [24] K. R. Janmaat, R. W. Byrne, and K. Zuberbühler, "Primates take weather into account when searching for fruits," *Current Biology*, vol. 16, no. 12, pp. 1232–1237, 2006.
- [25] *Foraging: Behavior and Ecology*. University Of Chicago Press, 2007.
- [26] S. Bestley, B. Raymond, N. Gales, R. Harcourt, M. A. Hindell, I. Jonsen, S. Nicol, C. Péron, M. Sumner, H. Weimerskirch, *et al.*, "Predicting krill swarm characteristics important for marine predators foraging off east antarctica," *Ecography*, 2017.
- [27] S. Dodge, G. Bohrer, K. Bildstein, S. C. Davidson, R. Weinzierl, M. J. Bechard, D. Barber, R. Kays, D. Brandes, J. Han, *et al.*, "Environmental drivers of variability in the movement ecology of turkey vultures (*cathartes aura*) in north and south america," *Phil. Trans. R. Soc. B*, vol. 369, no. 1643, p. 20130195, 2014.
- [28] R. A. Goodwin, M. Politano, J. W. Garvin, J. M. Nestler, D. Hay, J. J. Anderson, L. J. Weber, E. Dimperio, D. L. Smith, and M. Timko, "Fish navigation of large dams emerges from their modulation of flow field experience," *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 111, no. 14, pp. 5277–5282, 2014.
- [29] D. Rodríguez and R. Ojeda, "Patterns of diversity of the monte desert small mammals across multiple spatial scales," *Journal of Arid Environments*, vol. 75, no. 5, pp. 424–431, 2011.
- [30] S. D. Ban, C. Boesch, A. N'Guessan, E. K. N'Goran, A. Tako, and K. R. Janmaat, "Taï chimpanzees change their travel direction for rare feeding trees providing fatty fruits," *Animal Behaviour*, vol. 118, pp. 135–147, 2016.
- [31] J. M. Morales, D. Fortin, J. L. Frair, and E. H. Merrill, "Adaptive models for large herbivore movements in heterogeneous landscapes," *Landscape Ecology*, vol. 20, no. 3, pp. 301–316, 2005.
- [32] D. Fortin, H. L. Beyer, M. S. Boyce, D. W. Smith, T. Duchesne, and J. S. Mao, "Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in yellowstone national park," *Ecology*, vol. 86, no. 5, pp. 1320–1330, 2005.
- [33] M. Hebblewhite and E. H. Merrill, "Multiscale wolf predation risk for elk: does migration reduce risk?," *Oecologia*, vol. 152, no. 2, pp. 377–387, 2007.

- [34] B. G. Robinson, M. Hebblewhite, and E. H. Merrill, "Are migrant and resident elk (*cervus elaphus*) exposed to similar forage and predation risk on their sympatric winter range?," *Oecologia*, vol. 164, no. 1, pp. 265–275, 2010.
- [35] T. Amano and N. Katayama, "Hierarchical movement decisions in predators: effects of foraging experience at more than one spatial and temporal scale," *Ecology*, vol. 90, no. 12, pp. 3536–3545, 2009.
- [36] N. Owen-Smith, J. Fryxell, and E. Merrill, "Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement," *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, vol. 365, no. 1550, pp. 2267–2278, 2010.
- [37] S. Bar-David, I. Bar-David, P. C. Cross, S. J. Ryan, C. U. Knechtel, and W. M. Getz, "Methods for assessing movement path recursion with application to african buffalo in south africa," *Ecology*, vol. 90, no. 9, pp. 2467–2479, 2009.
- [38] J. G. C. Hopcraft, H. Olf, and A. Sinclair, "Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas," *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 25, no. 2, pp. 119–128, 2010.
- [39] M. J. Corriale, E. Muschetto, and E. A. Herrera, "Influence of group sizes and food resources in home-range sizes of capybaras from argentina," *Journal of Mammalogy*, vol. 94, no. 1, pp. 19–28, 2013.
- [40] J. P. Grover, "Sink or swim? vertical movement and nutrient storage in phytoplankton," *Journal of theoretical biology*, vol. 432, pp. 38–48, 2017.
- [41] K. A. Olson, T. K. Fuller, T. Mueller, M. G. Murray, C. Nicolson, D. Odonkhuu, S. Bolortsetseg, and G. B. Schaller, "Annual movements of mongolian gazelles: nomads in the eastern steppe," *Journal of Arid Environments*, vol. 74, no. 11, pp. 1435–1442, 2010.
- [42] C. M. Rolandsen, E. J. Solberg, B.-E. Sæther, B. V. Moorter, I. Herfindal, and K. Bjørneraas, "On fitness and partial migration in a large herbivore–migratory moose have higher reproductive performance than residents," *Oikos*, vol. 126, no. 4, pp. 547–555, 2017.
- [43] F. Cagnacci, S. Focardi, A. Ghisla, B. Moorter, E. H. Merrill, E. Gurarie, M. Heurich, A. Mysterud, J. Linnell, M. Panzacchi, *et al.*, "How many routes lead to migration?"

- comparison of methods to assess and characterize migratory movements," *Journal of Animal Ecology*, vol. 85, no. 1, pp. 54–68, 2016.
- [44] T. Avgar, J. A. Baker, G. S. Brown, J. S. Hagens, A. M. Kittle, E. E. Mallon, M. T. McGreer, A. Mosser, S. G. Newmaster, B. R. Patterson, *et al.*, "Space-use behaviour of woodland caribou based on a cognitive movement model," *Journal of Animal Ecology*, vol. 84, no. 4, pp. 1059–1070, 2015.
- [45] L. Polansky, W. Kilian, and G. Wittemyer, "Elucidating the significance of spatial memory on movement decisions by african savannah elephants using state–space models," *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, vol. 282, no. 1805, p. 20143042, 2015.
- [46] C. Bracis, E. Gurarie, B. Van Moorter, and R. A. Goodwin, "Memory effects on movement behavior in animal foraging," *PloS one*, vol. 10, no. 8, p. e0136057, 2015.
- [47] I. D. Couzin, J. Krause, R. James, G. D. Ruxton, and N. R. Franks, "Collective memory and spatial sorting in animal groups," *Journal of theoretical biology*, vol. 218, no. 1, pp. 1–11, 2002.
- [48] U. E. Schlägel and M. A. Lewis, "Detecting effects of spatial memory and dynamic information on animal movement decisions," *Methods in Ecology and Evolution*, vol. 5, no. 11, pp. 1236–1246, 2014.
- [49] G. Martin-Ordas, D. Berntsen, and J. Call, "Memory for distant past events in chimpanzees and orangutans," *Current Biology*, vol. 23, no. 15, pp. 1438–1441, 2013.
- [50] K. R. Janmaat, S. D. Ban, and C. Boesch, "Chimpanzees use long-term spatial memory to monitor large fruit trees and remember feeding experiences across seasons," *Animal Behaviour*, vol. 86, no. 6, pp. 1183–1205, 2013.
- [51] J. M. Berbert, *Mecanismos de movimentação animal baseados na memória espacial*. PhD thesis, Instituto de Física Teórica - IFT/Unesp, 2013.
- [52] J. M. Berbert and M. A. Lewis, "Supperdiffusivity due to resource depletion in random searches," *Ecological Complexity*. in press.
- [53] J. Drake and A. Kramer, "Allee effects," *Nature Education Knowledge*, vol. 3, no. 2, 2011.

- [54] P. A. Stephens, W. J. Sutherland, and R. P. Freckleton, "What is the allee effect?," *Oikos*, pp. 185–190, 1999.
- [55] D. Goodsman, D. Koch, C. Whitehouse, M. Evenden, B. Cooke, and M. Lewis, "Aggregation and a strong allee effect in a cooperative outbreak insect," *Ecological Applications*, vol. 26, no. 8, pp. 2621–2634, 2016.
- [56] F. Courchamp, L. Berec, and J. Gascoigne, *Allee effects in ecology and conservation*. Oxford University Press, 2008.
- [57] M. Alfaro, "Slowing allee effect versus accelerating heavy tails in monostable reaction diffusion equations," *Nonlinearity*, vol. 30, no. 2, p. 687, 2017.
- [58] D. S. B. Viola Pavlová, L. Ludék Berec, "Caught between two allee effects: Trade-off between reproduction and predation risk," *Journal of Theoretical Biology*, vol. 264(3), p. pp.787., 2010.
- [59] W. G. Meike J. Wittmann and D. Metzler, "Genetic diversity in introduced populations with an allee effect," *Genetics*, vol. 198(1), p. 299–310, 2014.
- [60] S. L. Carmen Bessa-Gomes and J. Clobert, "Allee effects, mating systems and the extinction risk in populations with two sexes," *Ecology Letters*, p. 802–812, 2004.
- [61] N. Bunnefeld, L. Börger, B. van Moorter, C. M. Rolandsen, H. Dettki, E. J. Solberg, and G. Ericsson, "A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences," *Journal of Animal Ecology*, vol. 80, no. 2, pp. 466–476, 2011.
- [62] R. Nathan, W. M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz, and P. E. Smouse, "A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research," *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 105, no. 49, pp. 19052–19059, 2008.
- [63] P. Turchin, *Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants*. Sinauer Associates Inc, 1998.
- [64] H. C. Berg, *Random walks in biology*. Princeton University Press, 1993.
- [65] C. C. Robert Stephen Cantrell, *Spatial Ecology Via Reaction-Diffusion Equations*. JOHN WILEY & SONS INC, 2003.

- [66] M. A. Lewis and J. D. Murray, "Modelling territoriality and wolf-deer interactions," *Nature*, vol. 366, pp. 738–740, dec 1993.
- [67] B. Briscoe, "Home range formation in wolves due to scent marking," *Bulletin of Mathematical Biology*, vol. 64, pp. 261–284, mar 2002.
- [68] D. Lanser and J. Verwer, "Analysis of operator splitting for advection-diffusion-reaction problems from air pollution modelling," *Journal of Computational and Applied Mathematics*, vol. 111, pp. 201–216, nov 1999.
- [69] G. MacDonald, J. Mackenzie, M. Nolan, and R. Insall, "A computational method for the coupled solution of reaction-diffusion equations on evolving domains and manifolds: Application to a model of cell migration and chemotaxis," *Journal of Computational Physics*, vol. 309, pp. 207–226, mar 2016.
- [70] K. Dopfer, ed., *The Evolutionary Foundations of Economics*. CAMBRIDGE UNIV PR, 2006.
- [71] H. P. Young, "Innovation diffusion in heterogeneous populations: Contagion, social influence, and social learning," *American Economic Review*, vol. 99, pp. 1899–1924, dec 2009.
- [72] C. Cosner, "Reaction–diffusion equations and ecological modeling," in *Tutorials in Mathematical Biosciences IV*, pp. 77–115, Springer, 2008.
- [73] J. Shi and R. Shivaji, "Persistence in reaction diffusion models with weak allee effect," *J. Math. Biol.*, vol. 52, pp. 807–829, mar 2006.
- [74] G.-Q. Sun, "Mathematical modeling of population dynamics with allee effect," *Nonlinear Dynamics*, vol. 85, no. 1, pp. 1–12, 2016.
- [75] G. Livadiotis and S. Elaydi, "General allee effect in two-species population biology," *Journal of biological dynamics*, vol. 6, no. 2, pp. 959–973, 2012.
- [76] J. M. Berbert and W. F. Fagan, "How the interplay between individual spatial memory and landscape persistence can generate population distribution patterns," *Ecological Complexity*, vol. 12, pp. 1–12, 2012.

- [77] C. E. Vincenot, S. Mazzoleni, K. Moriya, F. Cartenì, and F. Giannino, "How spatial resource distribution and memory impact foraging success: a hybrid model and mechanistic index," *Ecological Complexity*, vol. 22, pp. 139–151, 2015.
- [78] T. Avgar, R. Deardon, and J. M. Fryxell, "An empirically parameterized individual based model of animal movement, perception, and memory," *Ecological Modelling*, vol. 251, pp. 158–172, 2013.
- [79] C. Geremia, P. White, R. L. Wallen, F. G. Watson, J. J. Treanor, J. Borkowski, C. S. Potter, and R. L. Crabtree, "Predicting bison migration out of yellowstone national park using bayesian models," *PLoS one*, vol. 6, no. 2, p. e16848, 2011.
- [80] T. Mueller and W. F. Fagan, "Search and navigation in dynamic environments - from individual behaviors to population distributions," *Oikos*, vol. 117, pp. 654–664, 2008.
- [81] L. A. Segel, "Simplification and scaling," *SIAM review*, vol. 14, no. 4, pp. 547–571, 1972.
- [82] D. A. Sanchez, *Ordinary Differential Equations and Stability Theory: An Introduction*. DOVER PUBN INC, 2012.
- [83] W. E. Boyce and R. C. DiPrima, *Elementary differential equations and boundary value problems, eighth edition*, vol. 9. Wiley New York, 2005.
- [84] L. C. Evans, *Partial differential equations*. American Mathematical Society, 2010.
- [85] C. R. Laing and W. C. Troy, "Pde methods for nonlocal models," *SIAM Journal on Applied Dynamical Systems*, vol. 2, no. 3, pp. 487–516, 2003.
- [86] L. O. Chua, M. Hasler, G. S. Moschytz, and J. Neiryneck, "Autonomous cellular neural networks: A unified paradigm for pattern formation and active wave propagation," *IEEE Transactions on Circuits and Systems I: Fundamental theory and applications*, vol. 42, no. 10, pp. 559–577, 1995.
- [87] X.-S. Yang and Y. Young, "Cellular automata, pdes, and pattern formation," *arXiv preprint arXiv:1003.1983*, 2010.
- [88] R. Kapral and K. Showalter, *Chemical waves and patterns*, vol. 10. Springer Science & Business Media, 2012.

- [89] P. Maini, "Pattern formation in reaction-diffusion models with nonuniform growth," 2002.
- [90] B. Tsang, "Patterns in reaction diffusion system," 2011.
- [91] Y. T. Kimura, P. Trinh, and H. Stone, "The mathematics of patterns: The modeling and analysis of reaction-diffusion equations," *Princeton University, Princeton (NJ)*, 2014.
- [92] J. Armitage, "Travelling waves in a nonlinear degenerate diffusion model for bacterial pattern formation," 2001.
- [93] O. A. Igoshin, A. Mogilner, R. D. Welch, D. Kaiser, and G. Oster, "Pattern formation and traveling waves in myxobacteria: theory and modeling," *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 98, no. 26, pp. 14913–14918, 2001.
- [94] F. Davidson, B. Sleeman, A. Rayner, J. Crawford, and K. Ritz, "Travelling waves and pattern formation in a model for fungal development," *Journal of Mathematical Biology*, vol. 35, no. 5, pp. 589–608, 1997.
- [95] P. M. T. Djomegni and K. J. Duffy, "Multi-dynamics of travelling bands and pattern formation in a predator-prey model with cubic growth," *Advances in Difference Equations*, vol. 2016, no. 1, p. 265, 2016.
- [96] M. G. Neubert, M. Kot, and M. A. Lewis, "Dispersal and pattern formation in a discrete-time predator-prey model," *Theoretical Population Biology*, vol. 48, no. 1, pp. 7–43, 1995.
- [97] P. Grindrod, *The theory and applications of reaction-diffusion equations: patterns and waves*. Clarendon Press, 1996.
- [98] J. P. Guerrero, L. C. G. Pimentel, T. Skaggs, and M. T. van Genuchten, "Analytical solution of the advection–diffusion transport equation using a change-of-variable and integral transform technique," *International Journal of Heat and Mass Transfer*, vol. 52, no. 13, pp. 3297–3304, 2009.
- [99] J. D. Murray, *Mathematical Biology II*. Springer-Verlag GmbH, 2004.

- [100] J. Murray, E. Stanley, and D. Brown, "On the spatial spread of rabies among foxes," *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, vol. 229, no. 1255, pp. 111–150, 1986.
- [101] M. Bengfort, H. Malchow, and F. M. Hilker, "The fokker–planck law of diffusion and pattern formation in heterogeneous environments," *Journal of mathematical biology*, vol. 73, no. 3, pp. 683–704, 2016.
- [102] T. Leppänen, M. Karttunen, R. Barrio, and K. Kaski, "Turing systems as models of complex pattern formation," *Brazilian journal of physics*, vol. 34, no. 2A, pp. 368–372, 2004.
- [103] P. K. Maini, T. E. Woolley, R. E. Baker, E. A. Gaffney, and S. S. Lee, "Turing's model for biological pattern formation and the robustness problem," *Interface focus*, p. rsfs20110113, 2012.
- [104] L. A. D. Rodrigues, D. C. Mistro, and S. Petrovskii, "Pattern formation, long-term transients, and the turing–hopf bifurcation in a space-and time-discrete predator–prey system," *Bulletin of mathematical biology*, vol. 73, no. 8, pp. 1812–1840, 2011.
- [105] P. K. Maini and K. Garikipati, "The spatial patterning potential of nonlinear diffusion comment on "phase separation driven by density-dependent movement: A novel mechanism for ecological patterns" by quan-xing liu et al.," *Physics of life reviews*, vol. 19, pp. 128–130, 2016.
- [106] P. K. Maini, T. E. Woolley, E. A. Gaffney, and R. E. Baker, "Turing's theory of developmental pattern formation.," 2016.
- [107] M. Mansour, "Traveling wave solutions of a nonlinear reaction–diffusion–chemotaxis model for bacterial pattern formation," *Applied Mathematical Modelling*, vol. 32, no. 2, pp. 240–247, 2008.
- [108] M. Otwinowski, R. Paul, and W. Laidlaw, "Exact travelling wave solutions of a class of nonlinear diffusion equations by reduction to a quadrature," *Physics letters A*, vol. 128, no. 9, pp. 483–487, 1988.
- [109] J. Garnier, F. Hamel, and L. Roques, "Transition fronts and stretching phenomena for a general class of reaction-dispersion equations," *arXiv preprint arXiv:1506.03315*, 2015.

- [110] M. A. Lewis and B. Li, "Spreading speed, traveling waves, and minimal domain size in impulsive reaction–diffusion models," *Bulletin of mathematical biology*, vol. 74, no. 10, pp. 2383–2402, 2012.
- [111] F. Sánchez-Garduño and P. K. Maini, "Travelling wave phenomena in non-linear diffusion degenerate nagumo equations," *Journal of mathematical biology*, vol. 35, no. 6, pp. 713–728, 1997.
- [112] M. Shakeel, "Travelling wave solution of the fisher-kolmogorov equation with non-linear diffusion," 2013.
- [113] M. Kot, "Do invading organisms do the wave," *Canadian Applied Mathematics Quarterly*, vol. 10, pp. 139–170, 2002.
- [114] M. Bramson, *Convergence of solutions of the Kolmogorov equation to travelling waves*, vol. 285. American Mathematical Soc., 1983.
- [115] S. V. Petrovskii and B.-L. Li, *Exactly solvable models of biological invasion*. CRC Press, 2005.
- [116] J. A. Sherratt, "A comparison of two numerical methods for oscillatory reaction-diffusion systems," *Applied Mathematics Letters*, vol. 10, no. 2, pp. 1–5, 1997.
- [117] J. A. Sherratt, "Numerical continuation of boundaries in parameter space between stable and unstable periodic travelling wave (wavetrain) solutions of partial differential equations," *Advances in Computational Mathematics*, pp. 1–18, 2013.
- [118] J. P. Taylor-King, E. E. van Loon, G. Rosser, and S. J. Chapman, "From birds to bacteria: generalised velocity jump processes with resting states," *Bulletin of mathematical biology*, vol. 77, no. 7, pp. 1213–1236, 2015.
- [119] O. Ovaskainen, "Analytical and numerical tools for diffusion-based movement models," *Theoretical Population Biology*, vol. 73, no. 2, pp. 198–211, 2008.
- [120] E. M. Hanks, D. S. Johnson, and M. B. Hooten, "Reflected stochastic differential equation models for constrained animal movement," *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, vol. 22, no. 3, pp. 353–372, 2017.
- [121] M. B. Carver and H. Hinds, "The method of lines and the advective equation," *Simulation*, vol. 31, no. 2, pp. 59–69, 1978.

- [122] S. Hamdi, W. E. Schiesser, and G. W. Griffiths, "Method of lines," *Scholarpedia*, vol. 2, no. 7, p. 2859, 2007.
- [123] M. Sadiku and C. Obiozor, "A simple introduction to the method of lines," *International Journal of Electrical Engineering Education*, vol. 37, no. 3, pp. 282–296, 2000.
- [124] S. M. Ross, *Introductory Statistics*. Prentice Hall, 2010.
- [125] G. Viswanathan, V. Afanasyev, S. Buldryrev, S. Havlin, and R. da Luz, "M. h. stanley. the physics of foraging," 2011.
- [126] D. ben Avraham, "Diffusion in disordered media," *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, vol. 10, no. 1-2, pp. 117–122, 1991.
- [127] N. E. Humphries, N. Queiroz, J. R. Dyer, N. G. Pade, M. K. Musyl, K. M. Schaefer, D. W. Fuller, J. M. Brunnschweiler, T. K. Doyle, J. D. Houghton, *et al.*, "Environmental context explains lévy and brownian movement patterns of marine predators," *Nature*, vol. 465, no. 7301, pp. 1066–1069, 2010.
- [128] A. M. Reynolds and M. A. Frye, "Free-flight odor tracking in drosophila is consistent with an optimal intermittent scale-free search," *PloS one*, vol. 2, no. 4, p. e354, 2007.
- [129] G. Zumofen, J. Klafter, and M. Shlesinger, "Lévy flights and lévy walks revisited," in *Anomalous Diffusion From Basics to Applications*, pp. 15–34, Springer, 1999.
- [130] P. Hänggi and P. Talkner, "Non-markov processes: The problem of the mean first passage time," *Zeitschrift für Physik B Condensed Matter*, vol. 45, no. 1, pp. 79–83, 1981.
- [131] N. Van Kampen, "Remarks on non-markov processes," *Brazilian Journal of Physics*, vol. 28, no. 2, pp. 90–96, 1998.
- [132] T. Guérin, N. Levernier, O. Bénichou, and R. Voituriez, "Mean first-passage times of non-markovian random walkers in confinement," *Nature*, vol. 534, no. 7607, pp. 356–359, 2016.

- [133] C. L. Jerde, C. J. Bampfylde, and M. A. Lewis, "Chance establishment for sexual, semelparous species: overcoming the allee effect," *The American Naturalist*, vol. 173, no. 6, pp. 734–746, 2009.
- [134] D. S. Boukal and L. Berec, "Single-species models of the allee effect: extinction boundaries, sex ratios and mate encounters," *Journal of Theoretical Biology*, vol. 218, no. 3, pp. 375–394, 2002.
- [135] I. Bose, M. Pal, and C. Karmakar, "Allee dynamics: growth, extinction and range expansion," *arXiv preprint arXiv:1701.00330*, 2017.
- [136] J. Ali, R. Shivaji, and K. Wampler, "Population models with diffusion, strong allee effect and constant yield harvesting," *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, vol. 352, no. 2, pp. 907–913, 2009.
- [137] J. Wang, J. Shi, and J. Wei, "Dynamics and pattern formation in a diffusive predator–prey system with strong allee effect in prey," *Journal of Differential Equations*, vol. 251, no. 4-5, pp. 1276–1304, 2011.
- [138] G. Buffoni, M. Groppi, and C. Soresina, "Dynamics of predator–prey models with a strong allee effect on the prey and predator-dependent trophic functions," *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, vol. 30, pp. 143–169, 2016.
- [139] C. W. Gardiner, *Handbook of Stochastic Methods*. Springer-Verlag GmbH, 2011.
- [140] M. H. Holmes, *Introduction to the Foundations of Applied Mathematics*. Springer-Verlag GmbH, 2009.
- [141] D. J. Griffiths, *Introduction to quantum mechanics*. Pearson Education India, 2005.
- [142] G. Nenciu, "Linear adiabatic theory. exponential estimates," *Communications in mathematical physics*, vol. 152, no. 3, pp. 479–496, 1993.
- [143] M. Chertkov and A. Korotkevich, "Adiabatic approach for natural gas pipeline computations," *arXiv preprint arXiv:1706.00523*, 2017.
- [144] N. Bobrovska and M. Matuszewski, "Adiabatic approximation and fluctuations in exciton-polariton condensates," *Physical Review B*, vol. 92, no. 3, p. 035311, 2015.
- [145] T. Jecko, "On the mathematical treatment of the born-oppenheimer approximation," *Journal of Mathematical Physics*, vol. 55, no. 5, p. 053504, 2014.

- [146] B. T. Sutcliffe and R. G. Woolley, "On the quantum theory of molecules," *The Journal of chemical physics*, vol. 137, no. 22, p. 22A544, 2012.
- [147] G. Panati, H. Spohn, and S. Teufel, "The time-dependent born-oppenheimer approximation," *ESAIM: Mathematical Modelling and Numerical Analysis*, vol. 41, no. 2, pp. 297–314, 2007.
- [148] K. Bartha and H. Rieger, "Morphology of tumor vasculature a theoretical model," *Mathematical Modeling of Biological Systems, Volume I*, Jan. 2007.
- [149] M. Reiher, *Atomistic Approaches in Modern Biology: From Quantum Chemistry to Molecular Simulations*, vol. 268. Springer, 2006.
- [150] S. A. Malinovskaya and V. S. Malinovsky, "Chirped-pulse adiabatic control in coherent anti-stokes raman scattering for imaging of biological structure and dynamics," *Optics letters*, vol. 32, no. 6, pp. 707–709, 2007.