

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE MATEMÁTICA, ESTATÍSTICA E
COMPUTAÇÃO CIENTÍFICA
DEPARTAMENTO DE MATEMÁTICA APLICADA

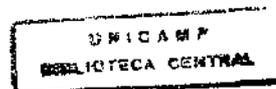
Modelos para Dispersão de Abelhas Africanizadas: Um Zoom Matemático

Autor: DIOMAR CRISTINA MISTRO

Orientador: PROF. DR. WILSON CASTRO FERREIRA JR.

Tese apresentada ao Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica da Universidade Estadual de Campinas, como parte dos pré-requisitos para obtenção do Título de Doutor em Matemática Aplicada.

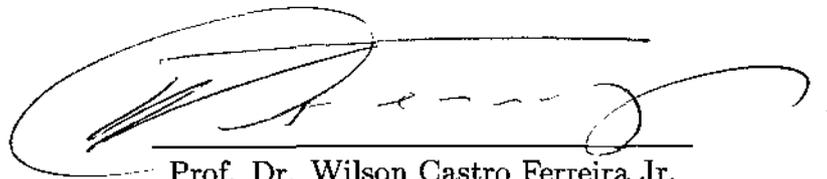
Setembro de 1998



MODELOS PARA DISPERSÃO DE ABELHAS AFRICANIZADAS: UM ZOOM MATEMÁTICO

Este exemplar corresponde à redação final da tese devidamente corrigida e defendida por Diomar Cristina Mistro e aprovada pela comissão julgadora.

Campinas, 21 de setembro de 1998.



Prof. Dr. Wilson Castro Ferreira Jr.

Orientador

Tese apresentada ao Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica, Unicamp, como requisito parcial para obtenção do Título de DOUTOR em Matemática Aplicada.

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

M691m

Mistro, Diomar Cristina

Modelos para dispersão de abelhas africanizadas : um zoom matemático / Diomar Cristina Mistro. -- Campinas, SP : [s.n.], 1998.

Orientador : Wilson Castro Ferreira Júnior.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas , Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica.

1 Biomatemática. 2. Modelos matemáticos. 3. Inseto - População. 4. Abelha-africanizada. I. Ferreira Júnior, Wilson Castro. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Matemática, Estatística e Computação Científica. III. Título.

Tese de Doutorado defendida e aprovada em 21 de setembro de 1998

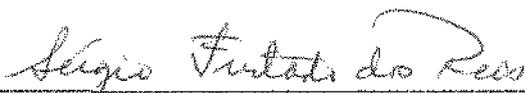
Pela Banca Examinadora composta pelos Profs. Drs.



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



Prof (a). Dr (a). CLAUDIA MARIA JACOBI



Prof (a). Dr (a). SÉRGIO FURTADO DOS REIS



Prof (a). Dr (a). HYUN MO YANG



Prof (a). Dr (a). LAÉCIO CARVALHO DE BARROS

*A minha filha Júlia, que me proporcionou novas perspectivas.
Ao Luiz, pelo que só nós sabemos.*

*Um nêgo véio com a malinha na cacunda
andava andava, meus irmãos
e não achava o fim do mundo, ai ai
quanto mais ele andava, meu sinhô
menos ele achava o fim do mundo, ai ai.*

Congadeiros de Oliveira - MG

Agradecimentos

Ao Luiz, meu cúmplice.

Ao Wilson, por me confiar este problema fascinante e pela oportunidade de trabalhar com um biomatemático "puro".

Aos membros da banca: Cláudia, Hyun, Sérgio e Laécio, pela atenção e pelas contribuições.

Ao Prof. Marat Rafikov e à Sílvia M. Raimundo, que como suplentes da banca participaram como titulares.

Ao Laécio, pelas discussões e sugestões.

À amiga Bia, sempre presente.

Ao Rodney, pelo incentivo.

Ao Ernesto, pelo importante apoio técnico.

Aos meus pais, que sempre acreditaram em mim.

À Helô, com quem sempre pude contar.

Ao Depto. de Matemática da Universidade Federal de Santa Maria, que possibilitou a realização deste trabalho.

Índice

Introdução	1
1 Aspectos da Biologia Populacional das Abelhas Africanizadas	7
1.1 Insetos Sociais	9
1.2 Colméias	10
1.3 Dinâmica Interna	11
1.4 Prospecção	13
1.5 O Processo de Africanização	15
1.6 Reprodução das Colônias: Formação de Enxames	16
1.7 Abandonos ("Abscondings")	18
1.8 A Escolha do Novo Sítio	20
1.9 Mortalidade e Sobrevivência das Colônias	20
1.10 Dispersão das Colônias	22
1.11 Densidade das Colônias	23
1.12 Distribuição das Abelhas Africanizadas em seus Limites ao Sul	24
1.13 Impacto e Manejo das Abelhas Africanizadas	25
2 Modelos para Dispersão Populacional	27
2.1 O Modelo Clássico de Difusão	27
2.1.1 Modelos de Reação-Difusão na Dispersão Populacional	31
2.2 Pré-Formulação do Modelo de Dispersão das Abelhas Africanizadas	35
2.2.1 Escalas	35
2.2.2 Espaço de Aspecto	36

2.2.3	Escalas e Aspectos Escolhidos para Descrever a Dispersão das Abelhas Africanizadas	39
	Espaço de Aspecto	39
	Escalas de Tempo	40
	Escalas Espaciais	41
2.3	Processos Não Locais	43
2.3.1	Considerações Gerais	43
2.3.2	Dispersão Não Local Discreta no Tempo	45
2.4	Soluções Tipo Ondas Viajantes	52
2.4.1	Soluções Tipo Ondas Viajantes em Equações a Diferenças com Operadores Integrais	57
	Velocidade	58
2.5	Comentários	63
3	Ondas Viajantes na Dispersão das Abelhas Africanizadas	65
3.1	Formulação do Modelo	66
	Dinâmica de Crescimento	68
	Núcleo de Redistribuição	71
3.1.1	Frentes de Ondas	74
3.1.2	Simulações	76
	Fronteiras Frias	77
	Efeito sazonal	81
	Taxa de Crescimento e Distância de Vôo	84
	Condição inicial aleatória	89
3.2	Modelo de Taxia com Relação ao Potencial de Recursos Existentes	89
3.2.1	Taxia Simples	92
3.2.2	Taxia com Efeito Weber-Fechner	95
3.2.3	Simulações	97
	Qualidade Crescente	98
	Qualidade Decrescente	101
	Qualidade Periódica	104

3.3	Modelos de Taxia com Relação aos Recursos Disponíveis	110
3.3.1	Simulações	112
	Qualidade Periódica	112
	Abandonos	114
	Comparação dos Modelos Propostos	115
3.4	Comentários	122
4	Modelos de Simulação por Autômatos Celulares	124
4.1	Autômatos Celulares	125
4.2	Formulação do Modelo	129
4.3	Regras Básicas de Transição	131
4.4	Recursos Distribuídos Homogeneamente	135
4.4.1	Simulações	137
	(I) Movimento de Longo Alcance	139
	(II) Instalação em posições concentradas × espalhada	141
4.5	Distribuição Heterogênea de Recursos - Taxia	145
4.5.1	Regras para Escolha da Direção de Movimentação	146
4.5.2	Taxia Simples	148
4.5.3	Taxia por Recursos Disponíveis	149
4.5.4	Simulações	150
	(I) Qualidade Periódica	151
	(II) Qualidade Periódica - "Faixas Estreitas"	155
	(III) Qualidade Padrão "Caixa de Ovo"	156
4.6	Comentários	161
	Conclusões	163
	Bibliografia	166

Introdução

A dispersão de uma população é um processo de grande importância em sua dinâmica. Pode ser uma resposta a condições temporariamente desfavoráveis em meios heterogêneos num processo onde a população busca condições adequadas para se desenvolver. Além da heterogeneidade espacial dos recursos, a dispersão também pode ocorrer em ambientes homogêneos como uma estratégia de sobrevivência, assim como pode ser uma maneira de evitar a competição intra e inter específica ou mesmo de escapar a um predador [Kot and Schaffer, 1986; Neubert et al., 1995; Kareiva, 1990; Levin 1992; Shigesada, 1997]. Assim, para se estudar e compreender a distribuição espacial de uma população devemos considerar o processo de dispersão.

A introdução de uma nova espécie (plantas ou animais) em um habitat é um importante processo ecológico que pode ter sérias conseqüências econômicas além de alterar o equilíbrio de todo o ecossistema [Hart and Gardner, 1997; Andow et al., 1993]. Quando a população se estabelece e persiste numa área que não ocupava anteriormente, diz-se ter ocorrido uma colonização. A introdução pode ocorrer propositada ou acidentalmente, pelo homem ou por fenômenos naturais como por exemplo, por variações climáticas ou catástrofes como vulcões, etc. De qualquer maneira, as espécies invasoras podem arrasar ou dizimar muitas espécies nativas, principalmente quando estas são competidoras inferiores, não apresentando vantagens competitivas sobre a invasora [Allen et al., 1996]. O mesmo pode ocorrer quando a espécie invasora não encontra, no novo ambiente, seus inimigos naturais que limitam seu crescimento e mantêm o equilíbrio da população, como no caso de invasão de pestes na agricultura onde são relatadas devastações de plantações inteiras [Shigesada, 1996]. Além disso, uma epidemia também pode ser vista como um processo de invasão onde considera-se a expansão da população infectada [Murray, 1989; Diekmann 1978; Mollison,

1986].

O aspecto negativo das invasões biológicas faz com que este processo desperte grande interesse na comunidade científica. Entender como este fenômeno se processa, isto é, quais as condições necessárias para que ocorra uma invasão; a que taxa uma população pode invadir um novo ambiente; após uma invasão, qual impacto o invasor teve sobre o ambiente; que tipo de ambiente é suscetível à invasão de uma espécie determinada; etc, é de extrema importância para que se possam adotar medidas de controle para conservação de espécies, proteção de plantações contra pragas ou adoção de estratégias contra o espalhamento de epidemias [van den Bosch et al., 1990; Andow et al., 1993]. Neste sentido, modelos matemáticos para dispersão têm sido utilizados há décadas para explicar e descrever os fenômenos de invasão biológica.

Skellam em seu trabalho pioneiro de 1951 [Skellam, 1951], utilizou um modelo de reação-difusão para descrever a invasão do rato almiscarado na Europa. A partir de então, ecólogos, biólogos, epidemiologistas e matemáticos se dedicam a analisar modelos matemáticos baseados em suas idéias para a descrição dos processos de invasão biológica. Nas últimas décadas, modelos mais gerais têm sido propostos para descrever processos invasivos de longo alcance nos quais a difusão não se aplica [Andersen, 1991; Okubo, 1980; Murray, 1989; Shigesada et al., 1995; Veit and Lewis, 1996; Kot and Schaffer, 1986; Kot, 1992; entre outros].

O estudo matemático da dinâmica populacional de insetos sociais (como formigas e abelhas) apresenta problemas peculiares que exigem uma abordagem conceitual nova quando comparado aos modelos matemáticos de difusão clássica e reação de massa. A diferença mais notável se refere à caracterização dos indivíduos, que nos modelos clássicos são considerados como entidades biológicas interativas mas independentes [Murray, 1989; Okubo, 1986]. Por outro lado, uma população de insetos sociais deve ser descrita por meio da densidade de colônias e não de indivíduos uma vez que estes insetos não sobrevivem isoladamente [Seeley, 1985; Wilson, 1971]. Cada colônia tem uma identidade singular que a distingue das outras não só pela constituição genética mas também pela capacidade de inter-reconhecimento através de canais próprios de comunicação (feromônios) [Brian, 1985]. A interação entre colônias se dá basicamente através da fecundação das rainhas em locais e épocas determinadas e por meio de competição por recursos de uma mesma região.

O modelo matemático a ser desenvolvido, embora tenha um significado amplo no estudo da dinâmica populacional de insetos sociais, será abordado com objetivo de aplicação ao conhecido fenômeno de dispersão de abelhas africanizadas através do Continente Americano que se iniciou a partir de algumas rainhas (*Apis mellifera scutellata*) liberadas acidentalmente em Rio Claro - SP em 1957 [Gonçalves, 1974]. Este extraordinário fenômeno populacional é uma das histórias mais bem sucedidas de introdução de uma espécie de insetos e tem sido detalhadamente observado e estudado do ponto de vista biológico [Otis, 1991; Winston, 1992] devido à sua irreprodutibilidade e à sua importância ecológica e econômica. Num processo populacional sem precedentes, estas abelhas se espalharam à espantosa velocidade de até 300-500 km por ano, atingindo altas densidades logo após a colonização de uma nova área.

Tiveram grande impacto na apicultura da América Latina pois as mesmas características que proporcionaram sua extraordinária adaptação foram altamente prejudiciais ao seu manejo, fazendo com que muitos apicultores abandonassem suas atividades.

O ciclo reprodutivo das abelhas africanizadas é dividido em etapas bem definidas. Uma etapa sedentária em que se dá o crescimento da colônia como indivíduo, na qual há um aumento da população interna e das reservas energéticas em mel e, uma etapa de reprodução na qual se dá a dispersão dos indivíduos.

A reprodução das colônias, e portanto o crescimento populacional, é devido essencialmente à formação de enxames a partir de uma "colônia mãe", que poderia ser encarado como fissões múltiplas. O processo de dispersão, por sua vez, está intimamente ligado à formação de enxames e ao fenômeno de abandonos de sítios, que acontece em decorrência de baixos níveis de recursos da região ou por pressão predatória. O movimento individual ou aleatório dos indivíduos não é a causa da dispersão e é neste aspecto que há uma diferença essencial com relação aos modelos existentes sobre dispersão biológica. Em contraste, o movimento das colônias tem um caráter marcadamente não-local [Winston, 1992] uma vez que os enxames evitam deliberadamente a vizinhança do sítio inicial e podem se transladar por enormes distâncias antes de fixarem o local da nova colônia [Seeley, 1985; Winston, 1987]. Além disto, ainda há um caráter de taxia também de longo alcance resultado da intensa e extensa prospecção efetuada pelas abelhas escoteiras na avaliação de sítios adequados [Roubik, 1989], o que diferencia totalmente este processo do processo

difusivo clássico de Fick.

A prospecção realizada pelas abelhas escoteiras varre uma região de um raio de aproximadamente 10 km [Roubik, 1989; Winston, 1987] e portanto não pode ser considerada, de forma alguma, como um processo microscópico. É importante observar ainda que o processo de prospecção individual realizado pelas abelhas escoteiras é obviamente de caráter aleatório tal como qualquer outro procedimento de levantamento de dados em uma etapa inicial desprovida de informação. Entretanto, este é um mecanismo individual e não envolve a movimentação das colônias ou dos enxames, que permanecem em suas posições até o momento em que há uma decisão sobre o novo sítio a ser ocupado.

O modelo Keller-Segel [Keller and Segel, 1970; Murray, 1989] de taxia por prospecção difusiva clássica não é aplicável diretamente neste caso e deve ser modificado para a inclusão destas características. As abelhas escoteiras representam uma forma de sensoriamento (de longo alcance) das colônias que são os "indivíduos" da população em questão. A propósito, no modelo Keller-Segel o sensoriamento tem um caráter local com respeito ao sinal bioquímico mas este representa apenas uma etapa intermediária de transmissão de sinais entre coespecíficos. Visto desta forma, o modelo matemático de Keller-Segel pode ser encarado como representando uma interação não local, (embora de relativo curto alcance), entre microorganismos. O presente trabalho tem alguns pontos de contato com o modelo discreto com operador integral de Kot [Kot, 1992] desenvolvido para o estudo de dispersão de organismos sazonais.

O objetivo principal deste trabalho é desenvolver, analisar qualitativamente e simular numericamente modelos para uma descrição do processo de dispersão das abelhas africanizadas. Neste sentido, o Capítulo 1 é dedicado a uma introdução às principais características do comportamento das abelhas africanizadas. Como insetos altamente sociais, exibem uma combinação de características individuais e cooperação social. Uma compreensão dos mecanismos básicos de reprodução e dispersão destes insetos é indispensável para a formulação de um modelo matemático que descreva razoavelmente bem o seu processo dispersivo.

A análise das escalas espaciais e temporais de movimentação e reprodução dos indivíduos, bem como a escala de observação do fenômeno são essenciais na modelagem matemática. O padrão de crescimento e espalhamento geográfico das abelhas africanizadas,

quando observados em uma escala espacial de algumas centenas de quilômetros e numa escala de tempo de alguns anos, tornam as equações de reação-difusão inapropriadas para uma descrição de seu processo de espalhamento. No Capítulo 2, discutimos as hipóteses implícitas nas equações de reação-difusão e sua impertinência no problema em questão. Também neste capítulo, apresentamos uma alternativa de representação de fenômenos não locais (como a dispersão das abelhas africanizadas) oferecida pelas equações a diferenças com operadores integrais inicialmente utilizadas em fenômenos de dispersão populacional por Kot e Schaffer (1986).

No Capítulo 3 construímos três modelos discretos no tempo e contínuos no espaço para a descrição da dispersão das abelhas africanizadas. Num primeiro modelo, consideramos uma distribuição homogênea dos recursos e portanto a probabilidade de instalação das novas colônias em uma posição depende apenas da distância deste sítio à colônia original. Num segundo modelo, para uma distribuição não homogênea dos recursos, acrescentamos ao modelo o fenômeno de taxia dos enxames com relação aos recursos existentes em cada posição. Finalmente no terceiro modelo, incluímos a taxia com relação aos recursos disponíveis em cada posição. Isto é, incluímos o fato de que ao avaliar um sítio para instalação, as abelhas conseguem detectar a densidade populacional já existente naquele sítio, evitando assim, regiões de alta densidade. A inclusão de um termo de taxia em modelos discretos com operadores integrais não são abordados na literatura citada. Além da formulação dos modelos, apresentamos simulações numéricas de várias situações interessantes e reveladoras do comportamento qualitativo dos modelos propostos.

Finalmente, apresentamos no Capítulo 4 um modelo discreto de simulação do tipo autômatos celulares para descrever a dispersão das abelhas africanizadas a partir de seu estoque energético em mel. Os autômatos celulares consistem de simulações discretas no tempo, espaço e no estado do sistema. A idéia básica de sua formulação consiste em considerar cada posição do espaço como uma célula e a cada uma delas atribuir um ou mais estados (em número finito) que são modificados a partir de regras de transição estabelecidas de acordo com o problema que se pretende descrever. Estes modelos são muito convenientes na descrição de processos espaciais oferecendo uma alternativa para a descrição da dispersão das abelhas africanizadas em um domínio bidimensional. Para o modelo discreto construímos regras de movimentação dos enxames para uma distribuição

homogênea de recursos e regras para descrever o fenômeno de taxia quando os recursos estão distribuídos heterogeneamente. Realizamos simulações para os modelos propostos e interpretamos os resultados obtidos, comparando-os com resultados do modelo contínuo no espaço apresentado anteriormente.

Capítulo 1

Aspectos da Biologia Populacional das Abelhas Africanizadas

Devido à sua reputação de boa produtora de mel em climas tropicais, 133 rainhas da abelha africana *Apis mellifera scutellata* foram trazidas, principalmente da África do Sul, para Piracicaba - SP por W. E. Kerr em 1956. Apenas 47 rainhas sobreviveram. Em março de 1957, 35 colônias da *scutellata* foram transferidas para o Horto Florestal de Camaquã em Rio Claro-SP onde estudos de seleção tentavam eliminar seu traço agressivo e desenvolver uma raça melhor adaptada às condições brasileiras que a abelha européia. Um apicultor visitante mal informado, numa tentativa de auxílio, removeu a proteção dupla contra a saída de rainhas. Conseqüentemente 26 colônias enxamearam e as rainhas se espalharam e cruzaram com as abelhas européias (*Apis mellifera mellifera* e *Apis mellifera ligusta*, a alemã preta e a italiana, respectivamente) existentes na região formando o que hoje se conhece por abelha africanizada [Gonçalves, 1974]. O resultado deste cruzamento produziu abelhas geneticamente variadas mas com características de comportamento predominantemente herdadas da *A. m. scutellata*, razão porque da denominação genérica de africanizada para todas elas [Winston, 1992; Otis, 1991]. Como a dinâmica populacional é essencialmente governada pelas características de comportamento, estamos considerando todas as suas descendentes como pertencentes a uma única população.

A partir de então, a abelha africanizada se espalhou por todo continente ocupando hoje desde o norte da Argentina, entre os paralelos 33°S e 34°S, até o norte do México,

aproximadamente 24°N [ver figura 1.1]. Podem suportar grande variedade de habitats, desde o nível do mar até 2.900m de altitude incluindo clima tropical seco, florestas, cerrados e florestas úmidas [Gonçalves, 1974].

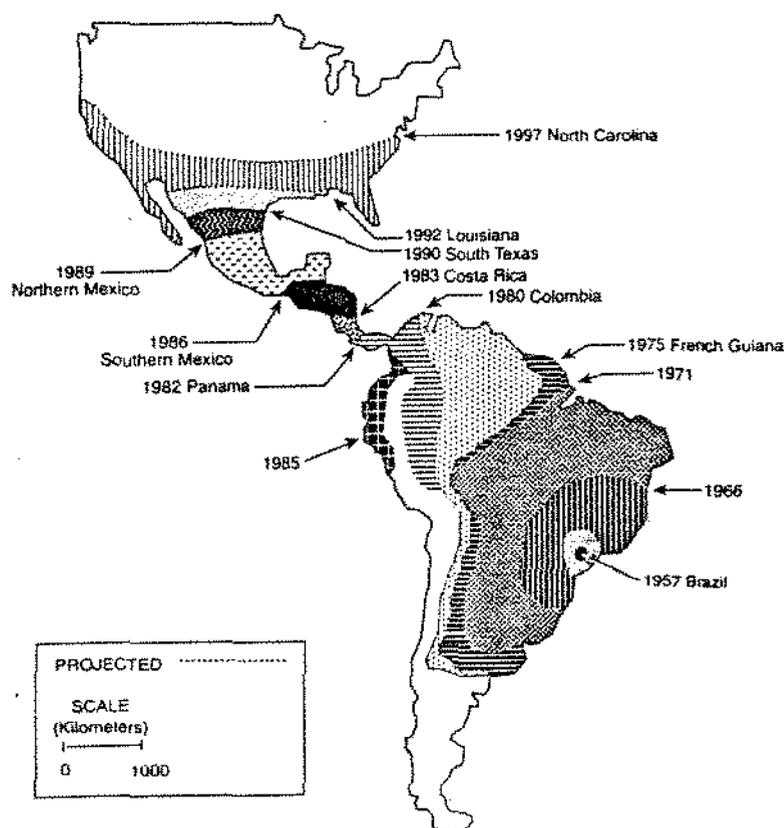


Figura 1.1: *Espalhamento das abelhas africanizadas pela América a partir de sua liberação em Rio Claro-SP em 1957. [Figura extraída de Winston, 1992]*

Infelizmente as mesmas características que proporcionaram sua extraordinária adaptação à América tropical foram altamente prejudiciais ao seu manejo, fazendo com que muitos apicultores abandonassem suas atividades, causando grande impacto na apicultura da América Latina.

O comportamento dos insetos sociais, em particular das abelhas melíferas, envolve me-

canismos complexos e coordenados de milhares de indivíduos. Abelhas melíferas têm sido intensivamente estudadas sob vários aspectos, devido à sua importância econômica e à sua natureza extremamente interessante [Winston, 1987]. Há uma vasta bibliografia especializada nestes insetos a partir de diferentes perspectivas como a de apicultores, biólogos moleculares, ecólogos comportamentais, etc. A compreensão dos mecanismos básicos de funcionamento e reprodução das colônias são indispensáveis para a formulação de um modelo matemático para a descrição da dispersão de insetos sociais e em particular das abelhas africanizadas. Neste capítulo vamos apresentar os principais aspectos da biologia populacional desta espécie de abelhas, isto é, nosso objetivo aqui é apresentar uma introdução aos fatores básicos e fundamentais do comportamento social das abelhas africanizadas que nos possibilitem uma descrição razoável de seu espalhamento.

1.1 Insetos Sociais

Rigorosamente, são considerados como insetos sociais os grupos de insetos nos quais seus membros possuem três atributos: indivíduos da mesma espécie cooperam no cuidado dos jovens; há uma divisão de trabalho de acordo com o sexo dos indivíduos, sendo que os indivíduos estéreis trabalham em favor dos indivíduos férteis; há uma defasagem nas gerações de maneira que indivíduos jovens, em algum momento de suas vidas, ajudem seus pais [Wilson, 1971; Brian, 1983]. De uma maneira mais geral e para evitar de se excluir fenômenos interessantes, pode-se considerar como uma sociedade os grupos de indivíduos da mesma espécie que são organizados de maneira cooperativa [Wilson, 1971].

De todos os insetos sociais, as abelhas melíferas são as mais intensivamente estudadas e são consideradas como base para estudos comparativos de muitos aspectos comportamentais e fisiológicos. Vivem em colônias constituídas de uma rainha, operárias e zangões (em número que depende da espécie). Os indivíduos de uma mesma colônia se reconhecem mutuamente e defendem a colônia contra a entrada de indivíduos da mesma espécie ou outros organismos. Cada casta da colônia desempenha atividades distintas e ocupa posições determinadas na sociedade [Winston, 1987; Brian, 1983].

A rainha possui enormes ovários que lhes possibilitam a oviposição de milhares de ovos diariamente, é atendida por operárias que a alimentam e higienizam e possui feromônios

que controlam grande parte do comportamento coletivo da colônia proporcionando-lhe a unidade social. O zangões, também sexuados, possuem a única e importante tarefa de fecundar a rainha, após o que, morrem. As operárias por sua vez, desempenham tarefas intermináveis na colméia. Raramente reproduzem e são responsáveis pela manutenção da colméia: limpam os favos, selam as células, produzem e estocam o mel, realizam a colheita de néctar e pólen, atendem as necessidades da rainha e das larvas e uma miríade de atividades [Winston, 1987].

O habitat natural das abelhas melíferas (*Apis mellifera*) se estende desde o sul da África, passando por savanas, florestas úmidas, desertos e climas amenos do Mediterrâneo, até alcançar o norte da Europa e sul da Escandinávia [Winston, 1987]. Esta grande variedade de condições climáticas e recursos florais proporciona a existência de numerosas subespécies (raças) de abelhas melíferas, respectivamente adaptadas às condições de cada região [Winston, 1987]. Neste sentido, é difícil compreender o fenômeno de dispersão das abelhas africanizadas com base apenas nos conhecimentos do comportamento das abelhas européias. Estas duas raças de abelhas são da mesma espécie mas têm características profundamente diferentes. A abelha africanizada vive em regiões de clima tropical e não sobrevive a baixas temperaturas enquanto que a abelha européia vive em regiões de clima temperado. As razões que explicam a discrepância no comportamento destas raças são as diferenças no clima, na distribuição de fontes florais e na abundância de predadores [Winston, 1992].

1.2 Colméias

Para todos animais que habitam regiões de clima temperado, sobreviver ao inverno é um grande desafio. A hibernação em estado dormente, a migração para regiões mais quentes ou a intensiva termorregulação são as estratégias usadas pelos animais destas regiões para sobreviver às baixas temperaturas e à escassez de recursos durante invernos prolongados [Seeley and Visscher, 1985].

A maioria dos insetos recorre à estratégia de permanecer em estado dormente. No entanto, as abelhas sociais de clima temperado utilizam o processo de termorregulação. Este processo exige que a colônia se prepare durante as outras estações, escolhendo um

local apropriado e bem protegido para a construção da colméia e provendo a colônia de um estoque de mel superior a 20 kg e uma população de mais de 20,000 operárias [Seeley and Visscher, 1985]. Portanto, abelhas de clima temperado se desenvolvem em colméias de grande porte.

Nas regiões de clima tropical, inverno tem outro significado, não há grande variação na temperatura durante o ano e são as precipitações que determinam as estações. Desse modo, as abelhas em climas tropicais não necessitam de grande estoque de mel e portanto constroem colméias de menor porte comparado às abelhas européias. As colméias produzidas pelas abelhas africanizadas ocupam cavidades de 20 litros em volume e área de favo entre 8.000 e 11.000 cm² enquanto as abelhas européias, adaptadas ao clima temperado, constroem colméias que ocupam cavidades de 45 litros em volume e área de favo de aproximadamente 23.400 cm² [Winston, 1992]. Abelhas africanizadas (não manejadas) em colméias de 22 l estocam aproximadamente um terço do mel que as abelhas européias (também não manejadas) estocam em colméias de 40 l.

Além da diferença no tamanho e no estoque de mel, as colméias das abelhas africanizadas e européias também diferem quanto à exposição. Mais uma vez, as diferenças no clima determinam um comportamento distinto entre estas duas raças. Para as africanizadas são comuns as colméias expostas, particularmente em ambientes secos. Tais colméias são encontradas em galhos de árvores, rochas, árvores caídas, fendas no chão e buracos sendo que as colméias construídas em árvores elevadas têm a vantagem de ficar mais protegidas da umidade e de predadores. As áreas urbanas também são adequadas para esta espécie de abelhas, desde que haja alimento disponível. Nestes locais, utilizam construções feitas pelo homem como calhas, telhados, torres de igrejas, prédios, etc para construir suas colméias.

1.3 Dinâmica Interna

Operárias de abelhas africanizadas e de abelhas européias possuem diferentes características individuais que acabam acarretando diferenças no comportamento das colônias, em como elas crescem e funcionam [Winston, 1992].

As operárias das abelhas africanizadas se desenvolvem mais rapidamente que as operárias das abelhas européias, seus estágios de desenvolvimento de larva e pupa são mais curtos.

Para operárias africanizadas, o tempo total desde a postura dos ovos até a eclosão das larvas é de, em média, 18.5 dias enquanto que para as operárias das europeias o tempo total médio é de 20 a 21 dias. Além disso, operárias africanizadas têm tempo de vida mais curto, vivem em média de 12 a 18 dias enquanto as operárias europeias vivem em média 15 a 38 dias durante a florada [Winston, 1992]. Em consequência do desenvolvimento rápido, as africanizadas criam mais prole que as europeias e conseqüentemente produzem enxames reprodutivos em intervalos de tempo mais curtos.

Após o estabelecimento das colônias de abelhas europeias, sua população aumenta mais rapidamente que a população das colônias de africanizadas recém fundadas. Isto se deve à maior sobrevivência da cria das europeias e também à maior longevidade de seus adultos. Porém, passada a etapa inicial, as africanizadas passam por uma etapa de crescimento populacional explosivo devido à sua alta taxa de procriação. Apesar de suas colméias serem menores (quase a metade das colônias europeias), as africanizadas criam até duas vezes mais que suas parentes europeias. A utilização do favo é a maior responsável por estas diferenças. Enquanto as africanizadas utilizam mais que 80% do favo durante quase todo seu ciclo, as europeias utilizam menos que 65% das células [Winston, 1991]. Como o tempo de desenvolvimento das africanizadas é mais curto, suas células podem ser recicladas mais rapidamente lhes permitindo procriar mais. Além disso, proporcionalmente há mais área de favo destinada à criação nas colônias de africanizadas que nas europeias.

A estrutura etária e a divisão temporal de trabalho também diferem entre as raças. A distribuição etária das operárias europeias é mais balanceada e a idade média é mais alta que das abelhas africanizadas. Abelhas mais jovens desenvolvem trabalhos dentro da colméia enquanto que as abelhas mais velhas saem para coletar néctar. Portanto, como seu tempo de vida é mais curto e sua idade média é mais baixa, as operárias africanizadas deixam a colméia mais cedo que as europeias para efetuar os serviços de coleta: 20 dias × 26 dias para as europeias [Winston, 1991].

O desenvolvimento da rainha africanizada também é mais rápido que da rainha europeia, a rainha africanizada é produzida em 15 dias enquanto a europeia é produzida em 16 dias [Winston 1992]. Além disso, as africanizadas produzem proporcionalmente mais zangões que as abelhas europeias. Estas características indicam que abelhas africanizadas investem mais na reprodução das colônias enquanto que as europeias investem mais na

produção de grande quantidade de mel e de um grande número de operárias em suas colônias. Isto se deve ao fato das abelhas africanizadas estarem mais sujeitas à predação e sofrerem alta taxa de mortalidade, além de não terem a forte restrição de enfrentar longos e frios invernos como acontece com as européias, que por esta razão necessitam de grande número de operárias para prover a colônia de grande estoque de mel. Como consequência desse padrão de desenvolvimento, as africanizadas têm maior taxa de crescimento das operárias, menor intervalo entre enxames reprodutivos e maior número de enxames, isto é, alto investimento na reprodução como estratégia para sobreviver à predação [Winston, 1992].

1.4 Prospecção

Todas as necessidades nutricionais dos membros de uma colônia são supridas através da coleta de néctar e pólen [Winston, 1987]. A coleta de alimentos é organizada hierarquicamente através de mecanismos que integram comportamentos individuais às necessidades da colônia no sentido de aumentar a eficiência da coleta apreciando-se a relação custo benefício da coleta. Os custos podem ser quantificados em termos da energia dispendida na prospecção, além dos riscos associados a esta tarefa. Os benefícios podem ser medidos pelo ganho líquido ou bruto de energia [Roubik, 1989].

Para se atingir um ganho energético máximo é necessário obter informações a respeito das necessidades da colônia e através delas estimular as operárias a coletar néctar e/ou pólen e, além disso, é preciso escolher adequadamente a região de prospecção, recrutar para estes recursos, transferir informações e decidir quando trocar a fonte [Winston, 1987; Roubik, 1989].

Num sistema muito eficiente, um grupo de operárias se especializa em encontrar as melhores fontes e informar à colônia sua localização e, outro grupo muito maior se responsabiliza pela coleta [Winston, 1987]. O padrão de prospecção das abelhas melíferas é caracterizado por variações diárias no número de operárias visitando fontes particulares, sendo que relativamente poucas fontes são visitadas em um mesmo dia. O monitoramento das escoteiras pode cobrir uma região com um raio de até 10 km e 300km² de área e através dele, é possível escolher diariamente os recursos mais próximos à colméia com

maior benefício [Winston, 1987; Seeley, 1985; Roubik, 1989]. Estudos no Panamá com abelhas africanizadas mostraram vôos de prospecção médios de aproximadamente 1.7 km com possíveis vôos de 10 km como mostra a figura 1.2 [Roubik, 1989].

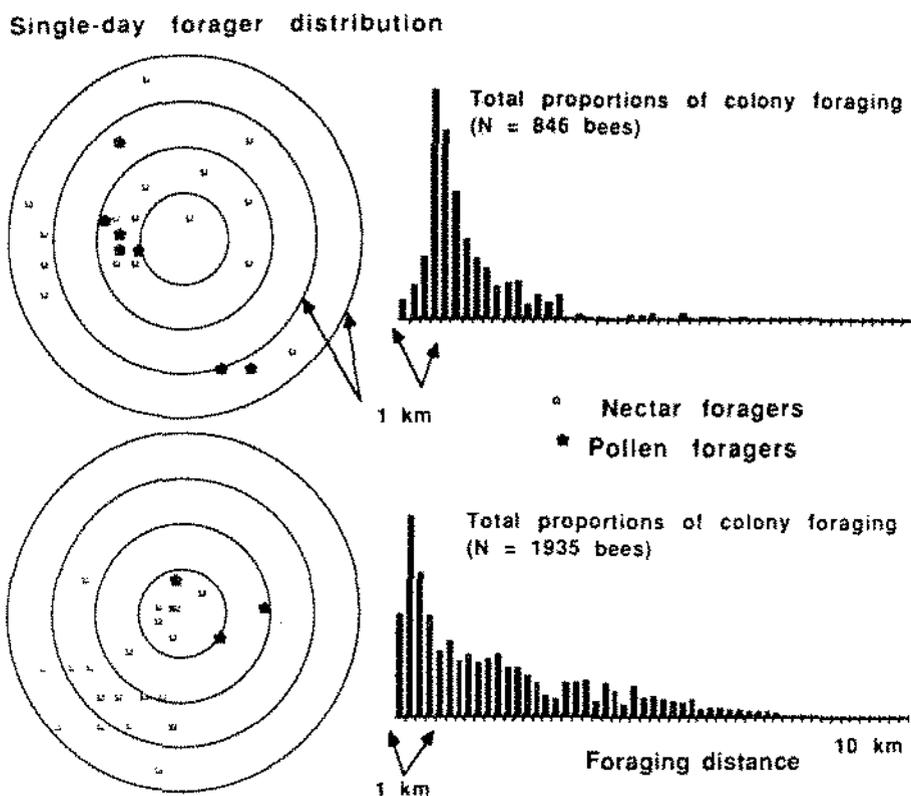


Figura 1.2: Distribuição de fontes de prospecção em um único dia, à esquerda. À direita, a proporção de fontes de prospecção em suas respectivas distâncias da colméia. Resultados obtidos a partir de estudos com abelhas africanizadas no Panamá. [Figura extraída de Roubik, 1989].

Abelhas africanizadas e abelhas européias têm o mesmo comportamento de prospecção com diferenças em intensidade e em grau. Abelhas africanizadas procuram individualmente enquanto que abelhas européias procuram em grupos [Winston, 1992].

As diferenças no comportamento de pesquisa destas abelhas se deve às diferenças

climáticas. Em regiões temperadas a produção de néctar é mais previsível pois as estações são bem definidas, envolve poucas espécies de flores que cobrem uma área vasta. O néctar, abundante nestas flores, tem grande concentração de açúcar. Neste caso, diz-se que as flores de clima temperado têm bom "honeyflow". As flores nas regiões tropicais apresentam "honeyflow" mais fraco, o néctar tem menor concentração de açúcar, as floradas são mais imprevisíveis envolvendo maior número de espécies de plantas as quais apresentam flores geograficamente espalhadas, dificultando o recolhimento pelas abelhas.

A reputação das abelhas africanizadas de serem boas produtoras de mel vem do fato de coletarem mais néctar que as abelhas européias em condições de "honeyflow" fraco. Em condições precárias, colônias africanizadas conseguem pelo menos manter seu peso, as operárias deixam as colméias mesmo sabendo que as chances são de voltar com pequena quantidade de néctar e não raro voltam vazias para a colméia. Em contraste, as abelhas européias são do tipo "tudo ou nada", não deixam a colméia sem a certeza de voltarem carregadas. Em consequência deste padrão de coleta, colônias européias podem perder peso em condições inadequadas [Winston, 1992].

As abelhas africanizadas coletam mais pólen que as européias, com o quê podem procriar mais e em condições escassas, o que lhes permite enxamear com maior frequência.

O comportamento de pesquisa das africanizadas não é o responsável por sua má performance na apicultura. As dificuldades de seu manejo vêm do fato de usarem seu trabalho para fazer enxames, da extrema sensibilidade às variações nas fontes alimentícias e de seu comportamento altamente defensivo. Características estas, que lhes asseguraram sua extraordinária adaptação na América Latina.

1.5 O Processo de Africanização

As abelhas africanizadas mantiveram as características africanas originais de uma maneira notável. O fluxo de genes parece ser no sentido de manter as características africanas. Poucas características européias são notadas entre abelhas selvagens e, abelhas européias rapidamente se tornam africanizadas [Winston, 1992].

Para se estudar a diferenciação das raças são usadas análise morfométrica e comparação do DNA do mitocôndrio e do núcleo. A técnica de análise morfométrica fornece bons

resultados, no entanto é cara, trabalhosa e depende de uma amostra de pelo menos dez abelhas. Os testes com DNA têm sido reveladores e têm mostrado que as africanizadas na América Latina têm alto nível de africanização. De fato, estas abelhas têm o mesmo comportamento defensivo, de enxameação e de abandonos que suas ancestrais africanas, indicando que as européias tiveram pouca contribuição na formação de seu comportamento [Winston, 1992].

As abelhas das regiões tropicais das Américas até o norte da Argentina são quase que exclusivamente africanizadas enquanto que do centro ao sul da Argentina são encontradas praticamente apenas abelhas européias [Kerr et al., 1982]. Não somente as abelhas selvagens são africanizadas mas também as abelhas manejadas rapidamente passam pelo processo de africanização.

As colônias se tornam africanizadas por cruzas ou por "takeover", um processo no qual os enxames ocupam colônias mais fracas ou temporariamente sem rainha. O processo de acasalamento, no entanto, é o principal fator de africanização. O número de zangões africanizados nas áreas de acasalamento é muito maior que o de europeus. Isso se deve ao fato de que a densidade populacional de africanizadas é maior além de produzirem proporcionalmente mais zangões que as européias. Com isto, muitas rainhas de colônias manejadas acasalam predominantemente com machos africanizados.

Finalmente, as africanizadas mantêm os traços africanos porque a seleção natural favorece suas características [Winston, 1992].

1.6 Reprodução das Colônias: Formação de Enxames

A reprodução das colônias se dá por formação de enxames a partir de uma "colônia mãe", que poderia ser encarado como fissões múltiplas.

O processo se inicia quando as operárias, em resposta a diversos fatores demográficos internos à colônia, começam a criar novas rainhas. Estes fatores incluem a redução na eficiência dos feromônios da rainha que inibe a reprodução de operárias, distribuição etária das operárias, tamanho da colônia, entre outros fatores. A abundância dos recursos indiretamente também desencadeia a produção de novas rainhas, uma vez que pode proporcionar o crescimento da colônia e colocá-la nas condições favoráveis ao início deste processo [Win-

ston, 1987; Otis, 1991; Winston, 1991].

A produção de novas rainhas se inicia quando são postos ovos nas cápsulas reais, muitos deles postos pela própria rainha mas eventualmente ovos fertilizados podem ser levados de células operárias para as cápsulas reais pelas operárias. Uma vez que os ovos transformam-se em larvas são alimentados com geléia real que as transformarão em rainhas. Seis a trinta dias depois de iniciado o processo de criação de rainhas, grande número de operárias sai junto com a rainha residente formando o que se chama de enxame primário, que irá se estabelecer em outro local, fundando uma nova colônia [Winston, 1987; Otis, 1991].

As operárias em enxames se engolfam de mel para garantir energia suficiente para o enxame durante os primeiros dias na nova colméia. A distribuição etária é fator determinante de quais operárias irão sair com os enxames e quais irão permanecer na antiga colônia. Operárias jovens têm maior probabilidade de deixar a colônia pois possuem maior potencial de longevidade para o enxame onde novos indivíduos emergirão somente depois de 21 dias que o enxame tenha se estabelecido em um novo sítio. Os enxames são guiados por abelhas escoteiras e uma vez instalados, as operárias iniciam a construção da nova colméia [Winston, 1987].

A esta altura, a colônia original ainda não concluiu seu ciclo reprodutivo pois ainda contém células reais seladas. Aproximadamente 8 dias após a saída do enxame primário, emerge a primeira rainha virgem que destrói as outras células, sai em vôo nupcial tornando-se a rainha residente e assim encerrando o processo reprodutivo. Porém, as operárias africanizadas freqüentemente protegem as outras células reais de serem destruídas. Conseqüentemente, a primeira rainha virgem a eclodir sai juntamente com um grupo menor de operárias, no que se chama de enxame secundário ("afterswarm"). Este fenômeno ocorre novamente com as outras rainhas virgens até que uma delas destrua as células restantes tornando-se a rainha residente [Winston, 1987; Winston, 1991].

Estudos com abelhas africanizadas na Guiana Francesa registraram de 0 a 5 enxames secundários por sequência de enxames, sendo que a média registrada foi de 2.85 enxames secundários por colônia por sequência de enxames [Otis, 1982].

A taxa de reprodução das colônias tem como componentes o número de enxames e o tamanho das gerações. Estima-se o tamanho das gerações pelo tempo entre o estabelecimento da colônia até a saída do primeiro enxame reprodutivo [Otis, 1991]. Na Guiana

Francesa, as abelhas africanizadas apresentaram gerações curtas e como consequência foram registradas quatro sequências de enxames por ano. Para as colônias no primeiro ciclo reprodutivo, o tamanho das gerações foi, em média, de 48.5 dias enquanto que para as colônias que já tinham passado por um processo de formação de enxames, o tamanho das gerações registrado foi, em média, de 72.4 dias [Otis, 1982; Otis, 1991].

O primeiro enxame a deixar a colônia é maior que o segundo e este, por sua vez, é maior que os subsequentes. O tamanho do enxame tem implicações diretas na taxa de crescimento inicial da nova colméia e na sua defesa contra predadores, tendo implicações portanto na chance de sobrevivência da colônia [Otis, 1991].

Foram constatadas variações temporais na reprodução das colônias como reflexo da sazonalidade da abundância de recursos. Em climas tropicais não há grandes variações de temperatura durante o ano e as estações são determinadas pela variação da pluviosidade. Na Guiana Francesa durante a estação seca, [Otis, 1982] foi registrada a ocorrência de uma média de 2.3 enxames secundários por sequência de enxames, gerações curtas e rápido crescimento da população de operárias. Durante a estação chuvosa, a média de enxames secundários caiu para 1.3 por sequência de enxames e o tamanho das gerações foi prolongado.

Em contraste com as abelhas africanizadas, as abelhas européias produzem uma a duas sequências de enxames por ano e raramente apresentam enxames secundários. Vários enxames por ano poderiam comprometer as reservas de mel e implicar em pequeno número de operárias para sobreviver o inverno.

1.7 Abandonos ("Abscondings")

Muito freqüentes em colônias de abelhas africanizadas, os abandonos ("abscondings") são enxames não reprodutivos nos quais toda a colônia deixa a colméia com a rainha acasalada sendo que poucas ou nenhuma operária são deixadas na colônia original bem como nenhum adulto viável ou rainhas imaturas viáveis, restando apenas o favo. Ao contrário dos enxames reprodutivos, não é produzida nenhuma nova rainha. Podem ser causados por distúrbios como fogo, chuva na colméia, ataque de predadores, inabilidade para regular a temperatura devido ao frio ou excesso de luz do sol, excesso de umidade,

manipulação ou por escassez de recursos como falta de néctar, pólen e/ou água [Winston, 1991; Otis, 1991].

Pode-se distingüir entre enxames migratórios que ocorrem em épocas de escassez de recursos dos abandonos que são causados por distúrbios. Nos enxames causados por distúrbios, a colônia deixa a colméia em horas ou no máximo em alguns dias. Por outro lado, abelhas africanizadas em enxames migratórios, num processo ordenado, reduzem a criação de operárias, deixam de criar novas larvas 10 a 15 dias antes e partem dentro de 20 a 25 dias [Otis, 1991]. Neste período de preparação para o abandono, a rainha continua pondo ovos que são consumidos pelas operárias. Grande parte do pólen e mel também são consumidos e não saem antes que a última larva tenha emergido, o que lhes confere uma população predominantemente jovem, com a qual irão iniciar a colonização de um novo domicílio.

Na América Latina foram registradas taxas de abandonos de 24% na Costa Rica, 30% na Guiana Francesa e 79% no Brasil na época de chuvas [Winston, 1992]. As taxas de abandono na África tropical são de 15-30% ao ano e podem chegar a 100% em algumas regiões onde as estações secas fornecem poucas flores e água [Winston, 1991].

Os abandonos não constituem um fator de mortalidade das colônias mas podem aumentar os riscos de mortalidade uma vez que as colônias têm que se estabelecer em épocas desfavoráveis. Além disso, ao se estabelecer, aumentam o risco de predação pois ao fazerem o reconhecimento de uma nova área, as escoteiras dificilmente percebem a presença de predadores.

As operárias de abelhas africanizadas, em abandonos, carregam o dobro de mel para poder viajar longas distâncias. Podem percorrer até 160 km instalando-se em lugares provisórios até encontrar regiões favoráveis.

Este tipo de comportamento não é observado em abelhas européias. Não seria viável para abelhas de regiões temperadas abandonar suas colméias e com isso correr o risco de não produzir mel suficiente para abastecer a colônia durante o inverno. Além disso, poderiam não alcançar uma densidade de operárias suficientemente alta.

1.8 A Escolha do Novo Sítio

Enxames reprodutivos e enxames em abandonos enfrentam o crítico problema de encontrar um novo sítio para se instalar antes que a energia armazenada pelas operárias seja totalmente consumida e a população do enxame comece a fenecer. O local escolhido será determinado por um consenso entre as operárias a partir de alguns possíveis sítios encontrados pelas abelhas escoteiras que marcam os sítios escolhidos com a liberação de feromônios para evitar a instalação de outro enxame [Winston, 1987].

Um fator importante na escolha de um novo sítio é sua distância com relação à colônia original, distância esta que irá depender da espécie de abelha. Independentemente da espécie é vantagoso para a nova colônia afastar-se da área de prospecção de sua antiga colônia, evitando assim, a competição por néctar e pólen [Winston, 1987]. Além disso, as conseqüências populacionais de freqüentes fertilizações intra-familiares são significantes para abelhas melíferas. Neste sentido, a separação espacial entre colônias diminui fortemente os riscos de acasalamento entre familiares [Roubik, 1989]. Por outro lado, vôos de longo alcance são energeticamente caros [Winston, 1987]. Estas considerações opostas e a distribuição de recursos irão determinar a região ótima de instalação da nova colônia.

Depois de escolhido o novo sítio, as operárias voam para lá juntamente com a rainha e iniciam a construção da nova colméia.

1.9 Mortalidade e Sobrevivência das Colônias

Em regiões de clima tropical é muito freqüente o ataque das colméias por predadores. Formigas e tatus são os principais inimigos das abelhas melíferas nos trópicos. Nestas regiões as colméias são construídas próximas ao chão o que as deixa mais vulneráveis aos predadores. A taxa anual de ataque na Guiana Francesa foi estimada em 30% [Otis, 1991]. Esta taxa é superestimada pois é impossível saber quando um enxame morre em uma fuga após o ataque da colméia.

Quando a colméia está se estabelecendo fica particularmente mais vulnerável ao ataque dos predadores. Quando as abelhas escoteiras procuram nova área para se estabelecer, pesquisam vários aspectos do potencial da região mas dificilmente conseguem detectar a

presença de predadores. Além disso, a população de operárias é baixa neste período. Na Guiana Francesa sete entre trinta colônias foram atacadas e mortas por formigas dentro das duas primeiras semanas do estabelecimento [Otis, 1991]. O tamanho do enxame também tem grande influência na sobrevivência das colônias, enxames pequenos são defendidos dos ataques com maior dificuldade. Nenhum enxame com mais de 1 kg foi morto por formigas na Guiana Francesa enquanto que 62.5% dos enxames com menos de 0.5 kg foram atacados [Otis, 1991].

Outro fator que influencia a mortalidade das colônias é a perda da rainha em vôos nupciais. As rainhas em enxames secundários ainda são virgens e precisam sair para acasalar, fazendo de um a três vôos nupciais, com isso ficando expostas à predação. 7.8% das rainhas foram perdidas em vôos nupciais na Guiana Francesa [Otis, 1991].

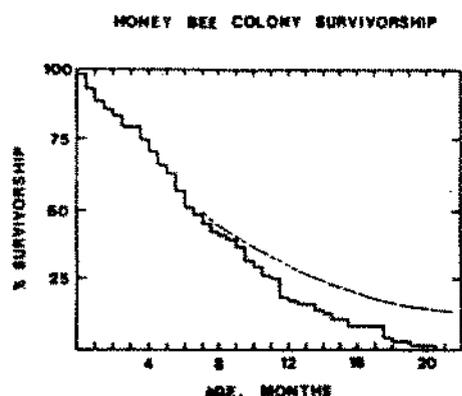


Figura 1.3: As colônias de abelhas africanizadas raramente sobrevivem na mesma colméia por um período de tempo prolongado devido ao ataque de predadores que provocam os abandonos. A figura ilustra a curva de sobrevivência para colônias estabelecidas. [Figura extraída de Otis, 1991]

Como as abelhas africanizadas produzem grande número de enxames por ano com vários enxames secundários, a perda da rainha e predação na fase de estabelecimento da nova colônia constituem grandes fatores de mortalidade para estas abelhas. No entanto não é possível quantificar com exatidão a taxa de mortalidade pois, como foi observado anteriormente, é impossível saber quando uma colônia é realmente levada à morte uma vez que enxames de abandonos não podem ser seguidos. Contudo, ataques por predadores pro-

vocam o desaparecimento da colônia de suas colméias. Otis (1991), a partir de observações na Guiana Francesa, construiu uma "curva de sobrevivência" ou, mais apropriadamente, uma curva de residência para colônias estabelecidas que sobreviveram às duas primeiras semanas de alto risco. Apenas 50 % das colônias estavam presentes em suas colméias depois de sete meses e, somente 10 - 20 % das colônias originais estavam em suas colméias depois dois anos de estudos [ver figura 1.3]. Isto mostra uma alta taxa de movimentação ("turnover") das abelhas africanizadas.

1.10 Dispersão das Colônias

Segundo Taylor (1977), estudos mostraram que nenhum enxame reprodutivo de abelhas européias se moveu mais que 1.6 km antes de se estabelecer em um novo sítio. A taxa de expansão das abelhas européias (*Apis mellifera* introduzida) na Nova Guiné foi de 14 km por ano [Taylor, 1977]. Além disso, abelhas européias produzem apenas uma seqüência de enxames por ano. Em contraste, colônias de abelhas africanizadas se dispersam extensivamente antes de colonizar novas regiões. Cada enxame pode percorrer 15 km num só vôo. Otis (1991) apresenta registros de enxames que atingiram várias ilhas como a ilha de Trinidad, a 14 km da Venezuela, l'Île du Gran Connetable e Les Iles du Salut a 12 - 20 km da Guiana Francesa. Todos estes exemplos resultaram necessariamente de um único vôo. Há registros de rainhas que acasalaram com zangões de um mesmo apiário a uma distância de 7 km [Taylor, 1977] o que significa que podem fazer um só vôo de aproximadamente 14 km. Além de fazer grandes vôos, os enxames de africanizadas instalam-se provisoriamente, permanecendo assim por alguns dias até que encontrem regiões com bom potencial.

A taxa média de expansão na América do Sul e Central foi de até 300-500 km por ano o que significa que cada enxame percorreu uma distância média de aproximadamente 50 - 80 km, supondo que ocorram seis episódios de enxame por ano [Otis, 1991]. A capacidade de vôo da rainha, especialmente rainhas velhas, pode limitar a distância percorrida pelos enxames. É necessário um refinado sistema de comunicação para manter a coerência do vôo em enxames sendo que há evidências de que a rainha se comunica com as operárias durante o vôo através de feromônios [Taylor, 1977].

Os enxames frequentemente partem em uma mesma direção, há relatos de apicultores

que observaram este fenômeno, porém a direção do enxame não está relacionada com a direção do vento ou com o que causou o abandono da colméia. Também há registros de movimento direcionado de enxames; a literatura especializada não indica que as abelhas européias efetuem enxames em direções preferenciais, no entanto, estas preferências são comuns na literatura das africanizadas. Na África do Sul, grande número de enxames migra sazonalmente para regiões de eucalipto (*Eucalyptus grandis*) na época da florada [Otis, 1991; Taylor, 1977]. Os enxames partem de regiões pobres em néctar, pólen e/ou água, para regiões mais ricas.

A dispersão das abelhas africanizadas é um resultado de seu movimento natural. O clima e/ou o habitat têm grande influência na sua movimentação. Taylor (1977) apresenta dados que sugerem que sua dispersão é mais rápida em ambientes tropicais secos. As africanizadas se espalharam a uma taxa de 300-400 km por ano através da região costeira sazonalmente seca das Guianas, enquanto que seu espalhamento através da região de florestas úmidas do delta do Rio Orinoco foi à taxa de 160 km por ano, um tanto mais lento [Otis, 1991]. A variação ambiental que alterna períodos secos, ricos em recursos com períodos úmidos mais pobres, pode facilitar a dispersão em longa distância das africanizadas.

1.11 Densidade das Colônias

A densidade populacional é função do tempo passado após a colonização, da taxa de crescimento da população, dos recursos e da competição [Otis, 1991]. As abelhas africanizadas invadem novas áreas da América do Sul em densidades muito baixas, a ponto de quase não serem notadas. No entanto, logo após a colonização, sua densidade populacional apresenta-se muito elevada, não somente pelo crescimento populacional mas pela extensiva migração. Otis (1991) determinou a elevada taxa de crescimento populacional de 16 colônias por colônia por ano para a abelha africanizada na Guiana Francesa três anos após sua chegada nesta região. No entanto esta elevada taxa de crescimento parece diminuir quando a africanizada começa a saturar uma área. A competição parece se intensificar e os enxames diminuem.

A capacidade suporte varia tanto sazonalmente como geograficamente devido à variação na abundância de recursos e à variação climática, como por exemplo na região norte da

Argentina onde a mudança de estações faz com que as condições alimentares e de sobrevivência se alterem durante o ano.

A população de africanizadas em Maturín (Venezuela) e Pucallpa (Peru) onde os recursos são considerados bons, é estimada em 10-20 colônias/km², dois ou três anos após a colonização. De modo geral na América tropical, sua densidade está estimada em 6 colônias/km² [Otis, 1991]. Na região de cerrado de Goiás e Mato Grosso, Kerr (1971) registrou a assombrosa densidade de 107.5 colônias/km². De modo geral, a densidade das africanizadas é baixa nas grandes altitudes da América do Sul, nas florestas e na região sul da América do Sul onde o inverno é mais rigoroso com temperaturas baixas durante períodos prolongados. No entanto, estas densidades flutuam com a mudança das estações, crescendo quando os recursos são abundantes e depois declinando quando as fontes se tornam mais escassas.

1.12 Distribuição das Abelhas Africanizadas em seus Limites ao Sul

Para compreender como determinadas abelhas melíferas se adaptam a climas frios é necessário observar seu comportamento ao longo do ciclo anual pois a sobrevivência do inverno depende fortemente de uma preparação durante o verão anterior. O método de sobrevivência destas abelhas inclui uma seleção cuidadosa de locais bem protegidos para instalar a colônia, um estoque de mais de vinte quilos de mel e, com a chegada do inverno, a aglomeração de aproximadamente 20,000 operárias em cada colônia [Seeley and Visscher, 1985]. A temperatura da superfície exterior do aglomerado é mantida à temperatura mínima vital para abelhas melíferas, de aproximadamente 9°C. O calor é gerado através de contrações dos músculos de vôo das abelhas, que utilizam o mel estocado como combustível [Seeley and Visscher, 1985].

Abelhas africanizadas são adaptadas para viver em regiões de clima tropical onde o grande desafio para sua sobrevivência é a alta densidade de predadores existentes nestas regiões. Dessa forma, vivem em colônias de pequeno porte, realizam vários enxames reprodutivos por ano sendo que em cada um deles há a produção de, em média, dois enxames

secundários e, abandonam a colônia facilmente ante qualquer adversidade. Todas estas características fazem com que as abelhas africanizadas não sobrevivam invernos prolongados com baixas temperaturas, pois seu comportamento não lhes possibilita estocar a quantidade de mel necessária para a termorregulação da colônia. Por estas razões, estas abelhas encontraram uma fronteira natural para sua expansão ao sul do Continente Americano onde os invernos são mais prolongados e mais rigorosos.

A abelha africanizada é encontrada ao sul do Continente Americano desde 1968. Na Argentina, dispersou-se por toda região norte do paralelo 30°S, em enxames silvestres e em apiários. Seu limite natural é entre o paralelo 33°S e 34°S pois ao sul destes paralelos as condições ecológicas modificam-se aparecendo a planície úmida e fria dos pampas. No entanto, podem ocorrer incursões ocasionais ao sul deste limite durante os meses quentes, de novembro a fevereiro. Com a chegada do inverno, os enxames voltam às regiões mais ao norte ou morrem [Kerr et al., 1981].

1.13 Impacto e Manejo das Abelhas Africanizadas

As mesmas características que promoveram a sua espantosa adaptação na América Latina fizeram terríveis estragos na apicultura. Sua grande produção de enxames, seu comportamento defensivo e sua extrema sensibilidade às variações ambientais que causam os abandonos, fizeram com que grande número de apicultores abandonasse suas atividades.

No Brasil o impacto inicial foi sério; a produção de mel caiu de 8.000 ton por ano para 5.000 ton anuais entre 1964 e 1971. Atualmente, a apicultura se recuperou e conta com quase dois milhões de colônias que produzem aproximadamente 35.000 ton de mel por ano [Winston, 1992]. Foram desenvolvidas técnicas de manejo e programas de seleção que colaboraram para a retomada desta atividade. Outros países da América Latina, como Panamá e Venezuela tiveram impacto mais sério. Na Venezuela a produção de mel caiu de 1.300 ton por ano para 78 ton por ano entre 1976 e 1981 forçando muitos apicultores a abandonar seus apiários e, até 1985 a produção era de apenas 480 ton por ano [Winston, 1992]. O Panamá sofreu ainda mais com a chegada das africanizadas, a atividade apícola foi reduzida à metade, apenas 40% das colônias continuaram em atividade e a produção de mel caiu a 19% de seu nível anterior. Atualmente, os apicultores destes países têm tido

ajuda de cursos universitários e governamentais para tentar retomar a produção anterior à chegada das abelhas africanizadas.

A distribuição final da abelha africanizada nas Américas irá depender de sua habilidade em adaptar-se às baixas temperaturas do inverno temperado. Estas abelhas irão alcançar pelo menos o sul dos Estados Unidos, o primeiro enxame selvagem foi encontrado perto de Hidalgo, Texas em 1990 [Winston, 1992]. Suas características limitarão seu avanço ao norte, grande número de enxames por ano com vários enxames secundários acarretam em pequeno estoque de mel, tornando impossível sua sobrevivência em regiões com inverno rigoroso. Provavelmente haverá uma zona ao sul com abelhas totalmente africanizadas, uma zona de transição e uma zona mais ao norte de colonização temporária. Estes limites irão flutuar com as estações do ano e as variações nas condições ambientais e alimentícias, como no sul do Continente. Provavelmente as abelhas africanizadas não alcançarão o Canadá, pelo menos como abelhas africanizadas tais como se conhece agora. Mas, a seleção natural e as sucessivas mesclas com as européias "do outro lado do frio", resultarão em uma nova raça africanizada que progressivamente expandirá suas fronteiras. Quem viver verá!

Capítulo 2

Modelos para Dispersão Populacional

Com o objetivo de construir um modelo para a dispersão das abelhas africanizadas, vamos apresentar neste capítulo, os modelos clássicos de reação-difusão e modelos mais recentes aplicados à dispersão de organismos biológicos. Não direcionaremos nossa atenção a aspectos formais e teóricos como teoremas de existência e unicidade de solução, mas vamos orientar nossa discussão a aspectos que julgamos extremamente importantes na formulação de modelos matemáticos. Discutiremos as hipóteses implícitas dos modelos e a importância em se avaliar as escalas envolvidas em cada situação como premissa na escolha do tipo de descrição das interações entre os indivíduos da população e/ou suas interações com o meio.

Com base na discussão dos modelos existentes, analisaremos o comportamento das abelhas africanizadas de maneira a obtermos os elementos básicos para a formulação de um modelo para a descrição de sua dinâmica. Finalmente, vamos discorrer sobre um padrão das invasões biológicas comum a modelos de reação-difusão e modelos de dispersão não local, as chamadas soluções ondas viajantes que são soluções especiais caracterizadas por frentes de ondas de invasão.

2.1 O Modelo Clássico de Difusão

Processos dinâmicos que levam a mudanças na distribuição espacial dos indivíduos são descritos principalmente por meio de equações de conservação. Equações diferenciais parciais que descrevem a movimentação e redistribuição espacial de animais, células ou

moléculas são obtidas, fundamentalmente, por meio de princípios de conservação.

A lei de balanceamento estabelece que mudanças em uma determinada concentração (ou densidade) em um domínio fixo, ocorrem como consequência de dois efeitos possíveis: (1) o fluxo de partículas (ou indivíduos) entrando ou saindo pelas fronteiras do domínio e (2) processos que produzem ou eliminam indivíduos (partículas) localmente. Assim, para estabelecer a lei de balanceamento são necessários três ingredientes básicos:

- (i) $u(x, t) \equiv$ densidade de indivíduos da população considerada;
- (ii) $\mathbf{J}(x, t) \equiv$ fluxo de indivíduos em (x, t) ou número de indivíduos atravessando uma unidade de área por unidade de tempo e
- (iii) $\sigma(x, t) \equiv$ número de indivíduos criados ou eliminados por unidade de volume em (x, t) .

Em sua forma unidimensional, a equação de conservação ou balanceamento é escrita como

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial \mathbf{J}(x, t)}{\partial x} \pm \sigma(x, t). \quad (2.1)$$

Esta é a equação de conservação básica que pode ser aplicada a inúmeros problemas específicos. Para descrever um fenômeno particular, devemos estabelecer os termos \mathbf{J} e σ de maneira que as principais características dos mecanismos de movimentação e de criação dos indivíduos sejam contemplados na equação. As expressões que determinam o fluxo e a taxa de produção são conhecidas como relações constitutivas. A substituição destas expressões na equação de conservação (2.1) freqüentemente produz uma equação diferencial parcial para a densidade $u(x, t)$. A natureza desta EDP irá depender das escolhas para os termos de fluxo e reação [Edelstein-Keshet, 1988; Odell, 1980].

Há três formas clássicas principais para a função densidade de fluxo que freqüentemente são empregadas na formulação de modelos de dispersão de organismos biológicos.

(i) Convecção

Quando os indivíduos da população são carregados por um campo de velocidades do meio, como por exemplo um fluido, assumem a velocidade deste fluido e participam de um

movimento coletivo chamado fluxo por convecção. Se a velocidade do fluido é c (que pode variar no espaço e no tempo), o fluxo dos indivíduos é dado por

$$\mathbf{J} = cu.$$

A substituição desta relação constitutiva em (2.1) produz a equação de convecção

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x}[c(x, t)u(x, t)] \quad (2.2)$$

(supondo que não há produção nem degradação dos indivíduos, isto é, $\sigma(x, t) = 0$).

(ii) Taxia

Muitos organismos biológicos movimentam-se em resposta às suas fontes nutrientes, quer sejam microorganismos ou mesmo macroorganismos como insetos que procuram as melhores plantas ou animais que perseguem suas presas, etc. Outras populações são frequentemente atraídas (ou repelidas) por substâncias químicas liberadas por seus coespecíficos (por exemplo, feromônios) ou mesmo por uma outra espécie. Em todas estas situações os indivíduos dispõem de mecanismos próprios de percepção de gradientes da concentração do agente atrator (ou repelente) o que os leva a se movimentarem na direção do gradiente. Isto provoca um fluxo convectivo causado pelo campo gradiente da distribuição do atrator. Este movimento dirigido é denominado taxia (taxis = transporte) [Ferreira, 1996; Edelstein-Keshet, 1988; Keller and Segel, 1970].

Se os indivíduos da população apresentam um comportamento de taxia com relação a um sinal distribuído de acordo com a função $\psi(x, t)$, o tensor de fluxo proposto por Keller-Segel (1970) para o movimento de amebas e posteriormente utilizado em muitas outras situações, em sua forma unidimensional é dado por

$$\mathbf{J} = \chi u \frac{\partial \psi}{\partial x} \quad (2.3)$$

para α positivo quando houver uma atração e negativo no caso de uma repulsão. Considerando-se o termo de reação nulo, o princípio de conservação nos fornece, então, a seguinte equação para descrever a distribuição de uma população que se movimenta por taxia

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = -\frac{\partial}{\partial x} \left[u(x, t) \chi \frac{\partial \psi(x, t)}{\partial x} \right]. \quad (2.4)$$

(iii) Difusão

A difusão é um dos mais importantes mecanismos de transporte utilizados por organismos biológicos. A equação de difusão é uma descrição macroscópica relativamente simples de uma movimentação microscópica completamente aleatória e independente dos indivíduos.

Para fixar idéias podemos pensar em indivíduos distribuídos unidimensionalmente que se movimentam para a direita ou para a esquerda com mesma probabilidade. Se fixamos uma seção, observamos que o movimento se dá nas duas direções mas o fluxo líquido através dela, é no sentido da menor densidade. Numa situação em que há uma densidade localmente alta, pelo movimento aleatório, em média mais indivíduos deixam esta região do que retornam a ela. Assim, é natural que o movimento líquido se dê no sentido de menor densidade.

A lei de Fick estabelece um fluxo difusivo proporcional ao gradiente de concentração e na direção contrária das maiores concentrações, isto é

$$\mathbf{J} = -D \frac{\partial u}{\partial x},$$

onde $D > 0$ é o coeficiente de difusão que mede a motilidade dos indivíduos. Este coeficiente pode depender da posição espacial ou mesmo da própria densidade populacional.

Com este fluxo, o princípio de conservação produz a seguinte equação de difusão clássica

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left[D \frac{\partial u(x, t)}{\partial x} \right], \quad (2.5)$$

ou, considerando-se D constante

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}. \quad (2.6)$$

Há vários métodos para se obter a solução da equação de difusão. No entanto, mesmo sem resolvê-la podemos obter informações importantes sobre este processo a partir de argumentos dimensionais. Ao analisarmos as unidades envolvidas na equação (2.6), vemos que o coeficiente de difusão possui a seguinte dimensão

$$[D] = \frac{(\text{distância})^2}{\text{tempo}} \quad (2.7)$$

Esta observação, tem as seguintes implicações reveladoras

- (1) A distância média percorrida por meio de um processo difusivo em um dado tempo é função de \sqrt{Dt} e
- (2) O tempo médio para se percorrer uma distância l é proporcional a $\frac{l^2}{D}$.

Isto significa que o tempo para se percorrer uma determinada distância por meio de um processo difusivo, aumenta rapidamente com a escala espacial. Para as escalas de estruturas intracelulares, a difusão é um mecanismo eficiente de transporte. No entanto, sua capacidade em propagar os indivíduos ou substâncias decai rapidamente com a distância.

Um valor típico para o coeficiente de difusão de pequenas moléculas como o oxigênio é da ordem de 10^{-5} cm²/seg. As dimensões de uma célula são de aproximadamente 10^{-4} cm, o que representa tempos da ordem de 10^{-3} seg para transportar substância por difusão. No entanto, para distâncias maiores, da ordem de 1 mm, o transporte do oxigênio através do processo de difusão toma tempos da ordem de 10^3 seg \simeq 15 min. Para uma distância da ordem de 1 m (correspondente ao tamanho de alguns axônios existentes no corpo humano) este tempo é de aproximadamente 27 anos! [Edelstein-Keshet, 1988]. Isto significa que para esta escala espacial algum outro mecanismo, além da difusão, deve estar envolvido no transporte de substâncias ou sinais.

A seguir, vamos discorrer sobre alguns modelos de dispersão populacional descritos por meio de equações de reação-difusão.

2.1.1 Modelos de Reação-Difusão na Dispersão Populacional

A primeira tentativa de modelagem matemática de invasões biológicas foi apresentada por Brownlee (1911) na descrição de dispersão de epidemias. No entanto, somente em 1937 Fisher formulou um modelo para o espalhamento de um gene dominante, posteriormente analisado por Kolmogoroff et al. (1937), o qual deu início uma vasta aplicação de modelos matemáticos aos processos de invasões biológicas.

A equação de Fisher, quando utilizada para descrever o espalhamento de uma população considera um fluxo difusivo para a movimentação dos indivíduos e um crescimento local logístico, isto é,

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + rn(1 - n) \quad (2.8)$$

onde $n(x, t)$ é a função que descreve a densidade da população em (x, t) , D é o coeficiente de dispersão e r é a taxa de crescimento da população.

O modelo de Fisher foi adotado por Skellam em 1951 pela primeira vez num contexto ecológico. Em seu trabalho pioneiro Skellam descreveu a invasão do rato almiscarado (muskrat) na Europa a partir de alguns exemplares liberados em Praga em 1905, por um nobre tcheco que os levou de uma caçada no Alaska para suas terras, próximas de Praga [Edelstein-Keshet, 1988; van den Bosch et al., 1990]. A equação por ele utilizada, considerava crescimento malthusiano para a população. Seu principal interesse residia na taxa de expansão da área colonizada, tendo concluído que a raiz quadrada da área colonizada cresce linearmente com o tempo. Este resultado mostrou-se uma boa aproximação para os dados existentes sobre a dispersão do rato almiscarado na Europa e corroborou o uso da equação de difusão para a modelagem de invasões biológicas. Estes resultados foram também aplicados por ele no problema de dispersão do carvalho pela Inglaterra.

A partir daí, o modelo de Fisher para dispersão tem sido amplamente utilizado na descrição de invasões biológicas [Andow et al., 1993; Okubo, 1980; Murray, 1989; Kareiva et al., 1982; Shigesada, 1997; entre outros] sendo usado para descrever desde problemas relacionados a vírus e indivíduos moleculares, até plantas, insetos e vertebrados.

A equação de difusão, como já dissemos, descreve um movimento regular coletivo observado numa escala macroscópica supondo que o movimento dos indivíduos é realizado de maneira completamente aleatória e independente numa escala muito mais fina. Isto significa que o processo difusivo observado na escala macroscópica provem de mecanismos que operam em escalas muito menores [Lin and Segel, 1988; Levin, 1992].

A hipótese de movimentação independente, isto é, sem interação entre os indivíduos, claramente não é satisfeita quando trabalhamos com processos biológicos de invasão ou com dispersão para muitos organismos. Esta é uma grande restrição da aplicação da equação de difusão a fenômenos biológicos. No entanto, sua aplicabilidade aos processos dispersivos está no fato do fenômeno resultante na escala de observação comportar-se como se na escala microscópica, os indivíduos se movimentassem aleatoriamente. Apesar das relação entre os indivíduos e do fato de não se movimentarem aleatoriamente na escala microscópica, o

padrão de espalhamento da população na escala macroscópica é indistingüível do padrão difusivo. O movimento na escala fina passa a ser considerado como um detalhe que pode ser desprezado sem nenhum comprometimento do padrão resultante na escala macroscópica de observação do fenômeno. A questão então, é determinar se realmente os detalhes do fenômeno na escala de movimentação podem ser desprezados.

Quando a interação dos indivíduos com o meio e/ou com seus co-específicos não pode ser desprezada, é necessário incluir novos termos de movimentação ou adaptar a equação para estas situações. O conhecido modelo do telégrafo é uma importante alternativa ao modelo de difusão, o qual considera a movimentação dos indivíduos não completamente independente, mas correlacionada. Este modelo considera uma tendência dos indivíduos em permanecer na mesma direção tomada no passo anterior [Holmes et al., 1994]. A equação que descreve este processo é dada na forma

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \frac{s^2}{\lambda} \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} - \frac{1}{2\lambda} \frac{\partial^2 n}{\partial t^2} \quad (2.9)$$

onde $\frac{1}{2\lambda}$ é uma medida da correlação entre os passos dos indivíduos e s é a velocidade dos organismos.

A dispersão de várias espécies de insetos freqüentemente é descrita pelo fluxo difusivo. Uma extensão deste modelo que considera um aumento da dispersão como resposta à pressão populacional, pode ser dada tomando-se o coeficiente de difusão D dependente da densidade populacional n . Neste caso, pode-se considerar a difusibilidade crescente com a densidade populacional. Por exemplo $D = D(n) = D_0 n^m$ com D_0 e m constantes positivas [Murray, 1989]. A equação de conservação com fluxo de difusão dependente da densidade, fica dada por

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \left(D(n) \frac{\partial n}{\partial x} \right) + f(n) \quad (2.10)$$

onde $f(n)$ é a função que descreve a dinâmica vital da população.

Em muitas situações, a movimentação dos indivíduos é decorrente de uma superposição dos fluxos de difusão, convecção e/ou taxia apresentados. Isto significa que mais de um fator pode contribuir para o movimento final observável da população. Nestas situações, a relação constitutiva do meio é expressa pela soma de termos correspondentes a cada componente do movimento.

Por exemplo, a dinâmica de uma população de amebas apresenta, além de um movimento difusivo, um comportamento de taxia com relação à uma substância sinalizadora secretada em situações de escassez. Portanto o tensor de fluxo apresenta uma componente difusiva e uma componente de taxia. O princípio de conservação aplicado a este fluxo fornece [Keller and Segel, 1970]

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} - k \frac{\partial}{\partial x} \left(n \frac{\partial \phi}{\partial x} \right) \quad (2.11)$$

sendo $n(x, t)$ a densidade da população de amebas e $\phi(x, t)$ é a função que representa a densidade da substância atratora.

Além de modificações no fluxo, características próprias da interação dos indivíduos podem ser adicionadas através do termo de reação. O exemplo clássico de dispersão do "spruce budworm" [Ludwig et al., 1979] é descrito por uma equação de reação-difusão em que o termo de reação, além de considerar o crescimento dependente da densidade, considera um termo extra correspondente à predação destes insetos por pássaros [Murray, 1989]. A equação de dispersão do "spruce budworm" na forma adimensional é

$$\frac{\partial n}{\partial t} = \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + rn(1 - n) - \frac{n^2}{1 + n^2}. \quad (2.12)$$

São possíveis muitas outras generalizações e modificações na equação de reação-difusão para se descrever situações específicas. Mais detalhes sobre estes modelos podem ser encontrados em uma vasta bibliografia. Os livros de Okubo (1980), Murray (1989) e Shigesada (1996) trazem vários modelos e aplicações das equações de reação-difusão na dispersão de organismos biológicos.

Para que a equação de difusão possa ser aplicada deve haver uma disparidade entre a escala de observação do fenômeno e a escala de movimentação dos indivíduos da população, de maneira que a movimentação dos indivíduos possa ser considerada microscópica comparada à escala de observação. Porém, há situações em que nem mesmo a inclusão de outros termos para o fluxo e para a função de reação são suficientes para uma descrição razoável do fenômeno através das equações de reação-difusão.

Quando os organismos executam movimentos de longo alcance, isto é, quando a escala de movimentação dos indivíduos se aproxima da escala de observação do fenômeno ou

quando há o estabelecimento de focos secundários com posterior espalhamento a partir destes focos, o processo de difusão fica descaracterizado e outros tipos de descrição do fenômeno de dispersão se fazem necessários [Levin, 1992; Shigesada et al., 1995; Kot, 1992; Hart et al., 1997]. Por exemplo, a dispersão de insetos sociais como as abelhas africanizadas e as formigas lava-pés (*Solenopsis spp.*) em que o espalhamento se dá através das colônias e não dos indivíduos.

Surge então, uma questão importante. Podemos descrever o fenômeno de dispersão das abelhas africanizadas pela América Tropical através do modelo de reação-difusão? Podemos considerar que sua invasão foi resultante de um processo difusivo? Devemos responder estas questões para proceder à formulação do modelo de dispersão destas abelhas. Vamos analisar quais características devem ser incluídas na formulação de um modelo para esta espécie e quais são as escalas naturais (temporal e espacial) em que o fenômeno se processa para assim escolhermos modelos adequados para sua descrição.

2.2 Pré-Formulação do Modelo de Dispersão das Abelhas Africanizadas

2.2.1 Escalas

Antes de questionarmos se detalhes microscópicos podem ou não ser desprezados, devemos esclarecer e estabelecer quais são as escalas em que o sistema será descrito. Isto é, quais escalas estamos considerando como sendo micro e macroscópica e em que escala de tempo o fenômeno está sendo observado. Por exemplo, podemos considerar o oceano como sendo extremamente profundo se estamos considerando uma escala de observação de metros ou, como uma fina camada sobre uma esfera, numa escala de observação planetária [Ferreira, 1993].

Esta é uma questão chave na adequação da equação de difusão para a descrição de fenômenos de dispersão assim como em toda modelagem matemática! A escolha das escalas envolvidas no problema são de fundamental importância na descrição de fenômenos biológicos. A descrição do fenômeno pode variar de acordo com as escalas escolhidas para descrevê-lo. Se observamos, por exemplo, a reprodução anual de pássaros num período de

décadas, podemos descrever este processo através de equações a diferenças. No entanto, se vamos observar sua dinâmica por um século, este mesmo processo talvez possa ser considerado contínuo.

Não há uma escala correta e absoluta para descrição de um sistema. A escolha das escalas é feita de acordo com os interesses do observador e de acordo com a dinâmica do fenômeno observado. No entanto, isto não significa que um problema possa ser satisfatoriamente descrito em qualquer escala, mas que devemos avaliar as conseqüências de suprimir ou incluir detalhes em decorrência da escala escolhida [Levin, 1992]. Uma vez estabelecida uma escala de observação, deve-se estar atento a outras escalas que a estrutura dinâmica do sistema pode acrescentar à escala de observação e que portanto também devem ser consideradas na descrição do sistema, bem como deve-se estar atento às interações destas escalas secundárias com a escala escolhida.

O fato de eventualmente excluirmos detalhes não deve ser encarado como um enfraquecimento do modelo. Modelos excessivamente detalhados podem dificultar uma análise dos processos realmente relevantes na dinâmica do fenômeno e freqüentemente requerem maior número de parâmetros o que, conseqüentemente, aumenta as dificuldades de estimativa e de predição. A idéia é construir um modelo que descreva as principais características do fenômeno observáveis em escalas macroscópicas a partir de hipóteses simples (ou simplificadoras) dos mecanismos microscópicos que o produzem, de maneira a não incluir detalhes, que na maioria das vezes, não interessam para o que se deseja observar. Este é o denominado "princípio minimalista" onde a validade da descrição é exigida somente na escala macroscópica [Ferreira, 1993].

2.2.2 Espaço de Aspecto

A formulação de um modelo matemático pressupõe uma determinação das características dos indivíduos através das quais o fenômeno será descrito. Em particular, na descrição de fenômenos biológicos podemos considerar características como idade, peso, volume, quantidade de uma determinada substância, forma, aparência, localização geográfica, etc como sendo relevantes para a dinâmica do sistema. Designaremos as medidas destas características (supostamente continuamente mensuráveis) ordenadamente por (x_1, x_2, \dots, x_m)

como um ponto do \mathbb{R}^m que será denominado espaço de aspecto (espaço de fase em física). Um ponto neste espaço caracteriza o estado de um indivíduo de acordo com a descrição adotada. Deve ser uma descrição necessária (que o observador deseja) e suficiente (que são exigidas para a formulação da dinâmica) [Bassanezi e Ferreira, 1988].

Os primeiros modelos utilizados na descrição de dinâmica de populações (Malthus, Verhulst, etc [Bassanezi e Ferreira, 1988; Edelstein-Keshet, 1988]) utilizavam um espaço de fase constituído apenas do número de indivíduos de uma população para descrever a sua dinâmica, com a restritiva (mas no entanto, adequada em determinadas escalas de tempo e/ou espaço) hipótese de homogeneidade espacial. Em seguida, para incluir características importantes da população foram adotados modelos compartimentais que possibilitaram a descrição de interações entre subpopulações distintas em comportimentos fixos, como nos modelos de epidemiologia de Kermack-McKendrick ou Lotka-Volterra para a interação presa-predador.

A grande restrição a estes modelos é o fato de considerarem a população homogeneamente distribuída. Esta hipótese, apesar de válida em determinadas situações onde se considera o fenômeno apenas localmente, não permite o estudo de situações em que a heterogeneidade do meio e/ou dos indivíduos desempenha um papel importante na dinâmica da população, como em invasões populacionais e formação de padrões espaciais. Assim, tornou-se necessário a consideração de um espaço de fase que incluísse a posição geográfica da população e, desse modo, a população passou a ser descrita através da sua densidade espacial representada pela função positiva $\rho(x, t)$, onde $x \in \mathbb{R}^m$ representa as coordenadas espaciais. A densidade de uma população em uma região é definida como a razão entre o número de indivíduos e a área (no caso bidimensional) da região. Não faz sentido (físico ou experimental) pensarmos $\rho(x, t)$ como a densidade no ponto x , mas sim como a densidade em uma pequena região centrada em x , no instante t . A definição de densidade é válida para regiões macroscópicas Ω onde

$$\int_{\Omega} \rho(x, t) dx$$

é interpretada como o número de indivíduos nesta região, no instante t . Com esta definição e a partir de leis de conservação foram construídos modelos de reação-difusão para dispersão populacional já citados e amplamente difundidos [Okubo, 1980; Murray, 1989; etc].

Como foi comentado na seção anterior, o modelo de difusão clássico supõe implicitamente, que não existe interação entre os indivíduos. No entanto, a comunicação entre os indivíduos é uma característica marcante das populações biológicas. Ainda que os modelos de reação-difusão tenham sido modificados no sentido de sanar esta dificuldade (pela inclusão de processos como convecção, taxia, difusibilidade dependente da densidade, etc), em muitas situações é necessário que as características biológicas que determinam o mecanismo de intercomunicação apareçam explicitamente no modelo.

Para construir modelos que incluíssem elementos dos mecanismos de intercomunicação e assim descrever a interação entre os indivíduos da população, foi necessário considerar um espaço de aspecto muito mais abrangente que o espaço físico. A distribuição espacial é importante na descrição de invasões biológicas mas é insuficiente quando a intercomunicação entre os indivíduos é decisiva na sua dinâmica.

Por exemplo, o desenvolvimento de muitas epidemias depende fortemente da distribuição da população ao longo do intervalo etário, o que pode ser feito considerando-se o espaço de aspecto formado pela característica idade, isto é, a população é descrita por meio de uma função $\rho(a, t)$, onde

$$\int_{a_1}^{a_2} \rho(a, t) da$$

representa o número de indivíduos na faixa etária $[a_1, a_2]$, no instante t [Kermack-McKendrick, 1926]. Von Foerster (1959) considerou uma população de bactérias distribuídas por idade e através de um princípio de conservação, obteve uma equação para descrever a população de acordo com esta característica [Edelstein-Keshet, 1988; Murray, 1989].

Um exemplo interessante em ecologia é a interação presa-predador onde o predador é atraído pela coloração ou outra característica específica da presa. Neste caso, o *aspecto* da presa é descrito por uma variável z que representa a concentração da sua cor dominante, ou o tamanho médio das manchas no padrão das presas. Assim, as presas podem ser descritas pela função $v(z, t)$ que representa a densidade de presas com relação à característica z no instante t e, $e(z, t)$ descreve a densidade de predadores que estão concentrando suas atenções nestas presas [Levin and Segel, 1982; Levin and Segel, 1985]. Podemos citar também a preferência de insetos herbívoros por determinadas características das plantas, como textura, concentração de substâncias atrativas ou tóxicas que determinam uma característica importante na interação planta-herbívoro que, portanto, deve ser considerada

no modelo [Edelstein-Keshet, 1986; Rodrigues, 1998].

As características que devem constituir o espaço de aspecto devem estar essencialmente relacionadas à dinâmica do sistema, de maneira que sejam incorporadas apenas as características necessárias e suficientes para que a sua descrição seja estabelecida. De uma maneira geral, o espaço de aspecto é representado por \mathbb{R}^m , onde cada coordenada do ponto $x = (x_1, \dots, x_m)$ representa a medida da característica correspondente. A distribuição da população neste espaço de aspecto será dada por uma função densidade $\rho(x, t)$ de modo que a integral

$$\int_{\Omega} \rho(x, t) dx$$

representa o número de indivíduos cujas característica pertencem à região $\Omega \subset \mathbb{R}^m$, no instante t .

2.2.3 Escalas e Aspectos Escolhidos para Descrever a Dispersão das Abelhas Africanizadas

Espaço de Aspecto

Como um primeiro passo na formulação de um modelo para a dispersão das abelhas africanizadas devemos analisar sua dinâmica e determinar as características que irão formar um espaço de aspecto adequado para a sua descrição.

Há uma peculiaridade desta população que não podemos deixar de considerar. Abelhas melíferas são insetos sociais. Vivem em colônias que funcionam como um organismo único com uma complexa organização. Uma colônia de abelhas funciona como uma unidade perfeitamente integrada composta de organismos mutuamente dependentes, de maneira que um indivíduo não sobrevive isoladamente. Sua organização em colônias se deve ao fato de que a seleção natural atua no sentido de favorecer unidades maiores de vida. Segundo Richard Dawkins (1982), toda unidade funcional acima do nível dos genes podem ser vistas como "veículos" construídos pelos genes para favorecer sua sobrevivência e reprodução. Assim, um grupo organizado que interage cooperativamente possui maior capacidade de defesa, de coleta de alimento, termorregulação e de adaptação [Seeley, 1989; Seeley, 1995], sendo portanto favorecido pela seleção natural.

Isto nos conduz a considerar os indivíduos da população como sendo as colônias. Cada colônia funciona como um organismo único que cresce e se reproduz através de uma fissão dada pela formação de enxames (ver Capítulo 1). O movimento coletivo das colônias em enxames reprodutivos e abandonos é o responsável pela dispersão e invasão de novas áreas e não o movimento individual de cada abelha em prospecção ou coleta de néctar e/ou pólen. Portanto, não faz sentido considerar uma população onde os indivíduos são as abelhas, mesmo porque isoladamente são incapazes de sobreviver.

Como uma primeira abordagem do problema, podemos considerar a densidade espacial de colônias em cada instante de tempo. Um aspecto importante e que poderia ser de interesse na formulação de um modelo para este problema é o estoque de mel (isto é, de energia) de cada colônia pois está relacionado à formação dos enxames e portanto à reprodução dos indivíduos. Inicialmente vamos analisar a dispersão espacial da população considerando apenas sua densidade no espaço geográfico em cada instante de tempo. No Capítulo 4 apresentaremos um modelo discreto de simulação em que consideraremos o estoque de mel como aspecto e, nesta oportunidade argumentaremos com mais detalhes a pertinência de sua escolha como característica determinante da dinâmica da população.

Uma vez determinada a densidade através da qual a população será descrita, devemos analisar os mecanismos pelos quais se dá a dispersão e a reprodução das colônias e assim identificar as escalas espacial e temporal intrínsecas do problema. Através da determinação das escalas em que o fenômeno ocorre poderemos optar pelo tipo de abordagem que a situação requer.

Escalas de Tempo

A reprodução das colônias se dá em períodos bem determinados. Uma vez estabelecida, a colônia inicia imediatamente a construção da colméia para a produção de novos indivíduos e armazenagem de mel que caracteriza uma fase de crescimento da colônia como indivíduo. O intervalo de tempo entre o estabelecimento da colônia e a formação do primeiro enxame reprodutivo é uma estimativa do comprimento da geração (ver Capítulo 1).

Abelhas de clima temperado começam a se preparar para formar enxames no final do inverno, sendo que a maioria dos enxames ocorrem no meio da primavera [Winston, 1987], ou seja, apenas um evento reprodutivo ao ano. Em contraste, Taylor (1977) relata que

abelhas africanizadas podem produzir enxames aproximadamente uma vez por mês!

Dados coletados na Guiana Francesa, estimam naquela área um comprimento de geração de aproximadamente 48 dias para colônias em seu primeiro ciclo reprodutivo e, 72.4 dias para colônias estabelecidas que já enxamearam pelo menos uma vez. No Brasil e em toda América tropical, a alta taxa de crescimento indica um curto intervalo entre os eventos reprodutivos, possibilitando entre dois a quatro eventos reprodutivos por ano. O número exato de eventos reprodutivos depende, entre outros fatores, dos recursos disponíveis [Taylor, 1977; Otis, 1991].

Identificamos a existência de duas etapas distintas na dinâmica da população. Uma etapa de dispersão dada pela formação de enxames reprodutivos e/ou abandonos. É neste momento que ocorre o aumento da densidade populacional. Em seguida há uma etapa sedentária na qual os indivíduos permanecem em seus sítios desenvolvendo-se e preparando-se para o próximo evento reprodutivo. Vamos considerar que em média ocorrem quatro eventos reprodutivos por ano, um a cada três meses. Isto significa que estamos supondo que a reprodução ocorre em tempos discretos, sem sobreposição das gerações.

Notamos aqui a existência de duas escalas de tempo distintas na dinâmica da população. Uma escala rápida (da ordem de um ou dois dias) em que ocorrem os enxames e a instalação da nova colônia e uma escala lenta correspondente ao período sedentário em que a colônia permanece imóvel aumentando sua população interna e seu estoque de mel. Estas duas etapas juntas, que correspondem aproximadamente a três meses, podem ser consideradas como um ciclo reprodutivo das colônias. Assim, para uma escala de tempo de observação não muito longa, como por exemplo da ordem de alguns anos, modificações notáveis na densidade populacional ocorrem em tempos discretos. Isto nos conduz a descrever este processo por meio de equações a diferenças, neste caso mais convenientes que equações contínuas.

Escalas Espaciais

Enxames reprodutivos de abelhas européias instalam-se, em média, a 1.6 km de distância de sua colônia original. Em contraste, sabe-se que enxames de abelhas africanizadas percorrem grandes distâncias antes de estabelecer a nova colônia. No entanto, dados precisos sobre a distância dos vôos são de difícil obtenção devido à dificuldade de acompanha-

mento dos enxames até sua instalação. Relatos de ilhas distantes entre 12-20 km da costa da Guiana Francesa que foram naturalmente colonizadas pelas africanizadas, indicam que esta espécie de abelhas é capaz de desenvolver grandes distâncias em um só voo. Durante a fase de colonização, a taxa de expansão de 300-500 km ao ano só seria possível se cada enxame, assumindo seis eventos reprodutivos ao ano, percorresse uma distância média de 50-80 km. Na África, há registros de enxames que percorreram 160 km até sua instalação [Taylor, 1977; Otis, 1991].

Estes vôos de grandes distâncias são executados em dias subseqüentes. Em enxames reprodutivos e abandonos, abelhas escoteiras são enviadas para reconhecer a região, procurando áreas com boa florescência antes de decidir a direção a ser tomada. Os enxames freqüentemente instalam-se provisoriamente em determinados locais e ali permanecem por alguns dias, durante os quais pesquisam os recursos da região antes de "decidir" entre estabelecer-se ou partir novamente [Otis, 1991]. Este padrão de voo permite que as africanizadas viagem as grandes distâncias relatadas.

Uma outra escala espacial não que não está diretamente relacionada ao fenômeno de dispersão mas também está envolvida na dinâmica da população das abelhas africanizadas, é a escala de prospecção e coleta de néctar e/ou pólen. Como comentamos no Capítulo 1, a prospecção e coleta de alimentos pode varrer uma região de até 300 km² de área e 10 km de raio [Roubik, 1989].

Vamos considerar uma escala de observação de aproximadamente 1000 km (aproximadamente a medida linear do estado de São Paulo) e, uma escala de movimentação dos enxames de aproximadamente 50 km, em média. Desta forma, a movimentação dos enxames não pode ser considerada como ocorrendo em uma escala microscópica pois não há uma disparidade entre a escala de movimentação e a escala de observação do fenômeno. Ao contrário, a escala de movimentação dos indivíduos caracteriza uma dispersão não local. Além disso, o movimento dos enxames **não** é realizado de maneira aleatória, que é a hipótese básica dos processos difusivos.

Devemos portanto, considerar uma formulação diferente dos modelos de reação-difusão para a descrição deste fenômeno. Uma possibilidade é oferecida pelos modelos com interações não locais representados, em geral, por operadores integrais.

2.3 Processos Não Locais

2.3.1 Considerações Gerais

Processos não locais ocorrem em muitos sistemas biológicos e não apenas no contexto de dispersão populacional. Interações não locais são muito comuns quando a população está distribuída em um espaço de aspecto não estritamente geográfico. Quando o espaço de aspecto inclui outras variáveis que não a espacial, indivíduos próximos no espaço geográfico mas eventualmente distantes nas demais coordenadas do espaço de aspecto podem interagir entre si, caracterizando um processo não local [Ferreira, 1995; Ferreira, 1996].

Um exemplo clássico de interação não local em um espaço de aspecto não geográfico é dado pelo modelo de Von Foerster (1959) para a dinâmica de uma população com estrutura etária. Este modelo constitui o exemplo mais antigo desta situação. Neste modelo, a população é descrita com relação à sua distribuição por idade, em cada instante de tempo. Isto é, pela função $u(a, t)$ que representa a densidade populacional com idade a no instante t . Uma equação de conservação para a função $u(a, t)$ é formulada para descrever a evolução da densidade populacional com relação à idade,

$$\frac{\partial u}{\partial t} = -\frac{\partial u}{\partial a} - \mu(a)u. \quad (2.13)$$

A passagem de uma idade à outra isto é, o fluxo neste espaço de aspecto, é considerado como uma convecção com velocidade constante 1 e depende apenas da densidade em cada idade, ou seja, $\mathbf{J} = 1 \cdot u$. A mortalidade da população $\mu(a)u$ em cada idade, considerada na equação como fonte, é proporcional à densidade em cada idade. No entanto, a taxa de nascimento de indivíduos por unidade de tempo, isto é, o fluxo de entrada na idade zero, depende da densidade da população em fase reprodutiva, obviamente distante da idade zero no espaço de aspecto. Esta dependência da taxa de nascimento (idade zero!) da densidade em idades "distantes" caracteriza um fenômeno de interação não local e é descrita pelo operador integral

$$u(0, t) = \int_0^{\infty} b(a)u(a, t)da, \quad (2.14)$$

onde $b(a)$, que descreve a taxa de reprodução em cada idade a , é uma função não nula apenas para determinados valores de a , dependendo da espécie. Para valores de a muito

pequenos ou muito grandes, a taxa de reprodução é nula. [Hoppensteadt, 1975; Murray, 1989].

Exemplos de interações não locais ocorrem em várias áreas da Biologia como em epidemiologia, em imunologia, sociobiologia, neurobiologia, redes filamentosas, etc. Em todos estes casos foram desenvolvidos modelos adequados para diversas situações específicas [Ferreira, 1996]. Para os propósitos deste trabalho, são de especial interesse os modelos desenvolvidos para interações não locais na área de dispersão populacional, objetos de intensa pesquisa na atualidade, e aos quais daremos maior atenção.

Uma alternativa para a descrição de fenômenos de dispersão não local foi apresentada por Mollison (1972) para a expansão de uma epidemia. Seu modelo, contínuo no tempo, considerava uma distribuição de probabilidade para a distância que um indivíduo se move (chamada distribuição de contato) [Kot, 1992]. Através desta distribuição de contato, pôde-se adicionar à equação que descreve a taxa de variação de indivíduos infectados, a influência exercida por indivíduos distantes no espaço geográfico. Se $u(x, t)$ representa a densidade de indivíduos infectados na posição x , no instante t , a equação de Mollison

$$\frac{\partial u}{\partial t} = r\bar{u}(1 - u) \quad (2.15)$$

descreve a taxa de variação dos indivíduos infectados, onde

$$\bar{u}(x, t) = \int_{\Omega} k(x - y)u(y, t)dy \quad (2.16)$$

é uma média espacial ponderada dos indivíduos infectados no domínio Ω . A função $k(x - y)$ é a distribuição de contato que carrega as informações espaciais.

Estamos interessados em modelos de dispersão não local cuja variação no tempo seja discreta, pois como observamos seção 2.3.3 os eventos reprodutivos, e portanto a dispersão das africanizadas, ocorrem em períodos bem definidos que devem ser descritos por um modelo discreto no tempo. Esta situação não é exclusiva do problema que estamos propondo. Muitos outros organismos apresentam crescimento sazonal e dispersão não local em diferentes etapas.

Modelos para dispersão não local discretos no tempo tiveram sua origem no problema de vãos randômicos (Markoff, 1912 e Chandrasekhar, 1943) onde uma partícula executa uma seqüência de deslocamentos independentes de acordo com uma distribuição dada [Neubert

et al., 1995]. A partir da década de oitenta, estes modelos surgiram na área de ecologia [Kot and Schafer, 1986] tendo sido aplicados a problemas de dispersão de populações cujo crescimento e dispersão ocorrem em épocas diferentes, como por exemplo o caso da dispersão de sementes [Andersen, 1991; Allen et al., 1996], dispersão de pássaros [Veit and Lewis, 1996] entre outros [Hardin et al., 1988; Kot, 1992; Neubert et al., 1995]. Todos estes problemas têm muitos pontos de contato com o processo de dispersão das abelhas africanizadas e por esta razão, serão apresentados com um pouco mais de detalhes.

2.3.2 Dispersão Não Local Discreta no Tempo

Consideremos uma população que cresce e se dispersa em diferentes etapas, como por exemplo, o caso de dispersão do "house finch" que se reproduz na primavera e se dispersa no fim do verão. Estes pássaros percorrem grandes distâncias ao se dispersarem caracterizando um processo não local. Seu crescimento e dispersão ocorrem apenas uma vez ao ano, sem sobreposição de gerações. Desse modo, a descrição de sua dinâmica espacial e temporal se faz por meio de uma equação contínua no espaço e discreta no tempo que considera efeitos não locais de dispersão [Veit and Lewis, 1996].

Outro exemplo interessante é a dispersão de sementes de uma população de plantas. Neste caso, as sementes são consideradas como indivíduos da população e é através delas que se dá a reprodução e a dispersão da população. Após serem produzidas, as sementes são dispersas através de diferentes mecanismos como por exemplo, pelo vento, por arremesso, por meio de animais, etc. A fixação das sementes pode ocorrer a distâncias variadas da planta que as produziu de acordo com uma determinada distribuição que depende de cada espécie de planta. Este padrão de dispersão claramente difere do padrão difusivo, que supõe uma movimentação aleatória microscópica. Neste caso a dispersão se dá, não por movimentação dos indivíduos, mas pelo espalhamento de seus descendentes [Andersen, 1991; Allen et al., 1996].

De maneira geral, populações que crescem e se dispersam em épocas bem definidas, sem que ocorra sobreposição das gerações podem ser descritas por meio do modelo desenvolvido por Kot e Schafer (1986). No próximo capítulo, construiremos um modelo para a dispersão das abelhas africanizadas a partir de uma equação funcional discreta com operador integral

baseada nas idéias de Kot e Schaffer (1986). A idéia básica destes modelos consiste em primeiramente determinar a dinâmica temporal da população, isto é, a dinâmica de crescimento da população e, em seguida acoplar a dispersão da população através de operadores integrais contínuos no espaço.

Devemos estabelecer uma função $f(N_t)$ que descreva o comportamento reprodutivo da população, ou seja, o crescimento local dos indivíduos deverá ser descrito por uma equação do tipo

$$N_{t+1} = f(N_t) = N_t \varphi(N_t) \quad (2.17)$$

onde $f(N_t)$ em geral, é uma função não linear de N_t que reflete as principais características de crescimento da população e, $\varphi(N_t)$ representa a produção média de indivíduos por indivíduo, também chamada taxa de crescimento da população.

Dependendo da situação específica, pode-se considerar crescimento exponencial ou dependente da densidade para descrever a dinâmica de crescimento da população. Por exemplo, no crescimento exponencial de Malthus, empregável em determinadas situações, a taxa de crescimento é dada por

$$\varphi(N_t) = r. \quad (2.18)$$

Para um crescimento dependente da densidade, a taxa de crescimento para a função de Ricker (1954)

$$\varphi(N_t) = \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \right], \quad (2.19)$$

ou para a função de crescimento logístico

$$\varphi(N_t) = r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) \quad (2.20)$$

(onde K representa a capacidade suporte do meio e e^r e r são as taxas de crescimento intrínseca de (2.19) e (2.20), respectivamente) são amplamente utilizadas na literatura. No entanto, o uso do crescimento logístico em equações a diferenças é limitado ao período de tempo em que $N_t \ll K$ pois, para valores suficientemente grandes da população a função $f(N_t)$ assume valores negativos.

Por outro lado, na função de Ricker, $f(N_t)$ assume valores não negativos para todo valor de N_t e, portanto, seu uso é mais apropriado no contexto de crescimento discreto. A figura 2.1 ilustra a função de Ricker.

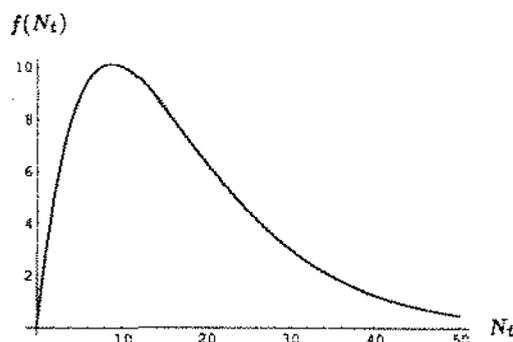


Figura 2.1: Ilustração da função $f(N_t)$ de Ricker que exibe um efeito de saturação dependente da densidade.

A segunda etapa da formulação do modelo consiste em incluir a variável espacial considerando $N_t(x)$ como sendo a densidade populacional na posição x no início da t -ésima geração. As mudanças na densidade ocorrem em duas etapas: (1) Durante o estágio sedentário $N_t(x)$ é mapeado em $f(x, N_t(x))$, onde a dependência explícita de x significa que podemos adicionar à dinâmica populacional uma dependência da posição espacial. Por exemplo, em um meio heterogêneo a taxa de reprodução ou de mortalidade, ou até mesmo a capacidade suporte podem variar com a posição geográfica. (2) Após a reprodução ocorre uma realocação dos indivíduos (ou de parte deles).

Estes dois processos juntos podem ser descritos pelo operador

$$Q[N_t](x) = \int_{\Omega} k(x, y) f(N_t(y)) dy. \quad (2.21)$$

Uma vez determinado o núcleo de redistribuição, a densidade da população no início da geração $t + 1$ pode ser dada por

$$N_{t+1}(x) = Q[N_t](x). \quad (2.22)$$

O operador Q pode ser pensado como a "soma" de todos os indivíduos do domínio que, após a fase de crescimento, migraram para a posição x com probabilidade $k(x, y)$, isto é, o número médio de indivíduos que migraram para x no tempo t . Podemos obter

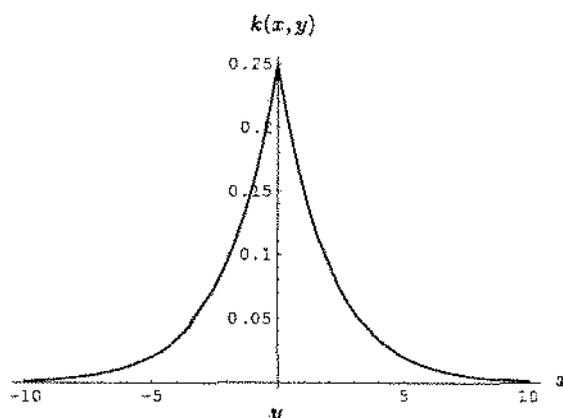


Figura 2.2: Núcleo de redistribuição $k(x, y)$ para uma determinada espécie de planta. Representa a probabilidade das sementes produzidas em y alcançarem a posição x do domínio.

este operador a partir de um modelo para um meio composto por manchas discretas com coordenadas x_i , $i = 1, \dots, n$ [Kot and Schaffer, 1986]. Seja $N_t(x_i)$ a densidade da população na mancha i no início da t -ésima geração. Durante o estágio sedentário a população em cada mancha é mapeada em $f(x_i, N_t(x_i))$ e durante o estágio de dispersão os indivíduos se movimentam de uma mancha à outra. Estas duas etapas podem ser descritas pela equação

$$N_{t+1}(x_i) = \sum_{j=1}^n k(x_i, x_j) f(N_t(x_j)) \quad (2.23)$$

onde $k(x_i, x_j)$ é a probabilidade de um indivíduo se movimentar da mancha j para a mancha i . Quando a população está continuamente distribuída, a soma (2.23) transforma-se no operador (2.21).

O núcleo de redistribuição $k(x, y)$ é o principal ingrediente dos modelos do tipo (2.22) que descrevem interações não locais. $k(x, y)dy$ é a probabilidade de um indivíduo no intervalo $(y, y + dy]$ migrar para a posição x durante o estágio de dispersão [Kot, 1992]. Até mesmo o modelo de difusão clássica pode ser aproximado por este tipo de formulação, bastando para isto tomar o núcleo de redistribuição como sendo a distribuição normal com massa progressivamente concentrada no ponto y , isto é, $k(x, y) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} \exp\left(-\frac{|x-y|^2}{2\sigma}\right)$ onde $\sigma \sim 0$ [Ferreira, 1996; Kot, 1992].

$k(x, y)$ é a função densidade de probabilidade para a dispersão dos organismos a partir de uma posição y [Kot et al. 1996] e assim, deve assumir valores não negativos e satisfazer a condição

$$\int_{\Omega} k(x, y) dx = 1 \quad (2.24)$$

ou seja, fixada uma posição y , os indivíduos que saem desta posição irão se instalar em alguma outra posição do domínio.

Há circunstâncias em que esta condição não necessariamente deve ser cumprida. Em alguns casos pode ser necessário acrescentar um fator de mortalidade devido à dispersão [Neubert et al., 1995]. Por exemplo, modificando o núcleo de redistribuição através de uma taxa de mortalidade que aumenta com a distância percorrida pelos indivíduos, poderíamos considerar $\bar{k}(x, y) = \mu(|x - y|)k(x, y)$ onde a função $\mu(r)$ é uma taxa de mortalidade que cresce com a distância r , sendo $\mu(0) = 0$. Portanto teríamos

$$\int_{\Omega} \bar{k}(x, y) dx < 1.$$

Modelos para dispersão não local do tipo (2.22), em geral consideram o meio homogêneo. Neste caso, ou mesmo em outras situações, a probabilidade de instalação dos indivíduos em uma determinada posição x , é considerada como dependente apenas da distância desta posição à posição original dos indivíduos y . Com esta hipótese, o núcleo de redistribuição passa a depender de uma única variável dada pela diferença $x - y$, isto é, o modelo pode ser formulado através do núcleo $k(x - y)$. Isto é, o operador (2.21) fica na forma

$$Q[N_t](x) = \int_{\Omega} k(x - y) f(N_t(y)) dy. \quad (2.25)$$

Em contraste, quando o meio é heterogêneo por exemplo, a probabilidade de instalação dos indivíduos em uma posição pode depender não da distância de x a y , mas da própria posição x de instalação e/ou da posição y de partida como um reflexo de uma atratividade (ou repulsão) de cada posição. Modelos de dispersão não local do tipo (2.21) a (2.22) que considerem um movimento orientado dos indivíduos, isto é, que admitam uma taxa como resposta à heterogeneidade do meio não são tratados na bibliografia citada. No próximo capítulo, construiremos um modelo para a dispersão das abelhas onde apresentamos uma alternativa para descrição de fenômenos de taxa de longo alcance através de uma modificação no núcleo de redistribuição.

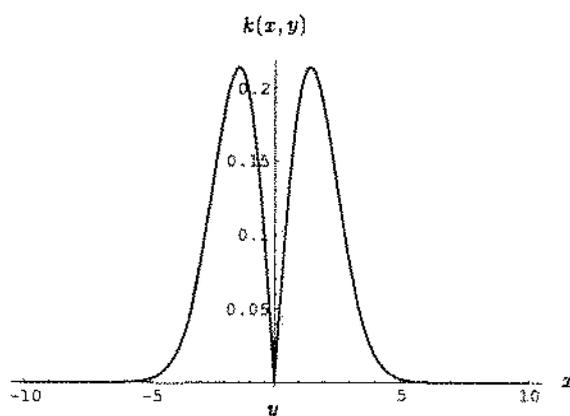


Figura 2.3: Núcleo de redistribuição $k(x, y)$ no qual as plantas evitam o lançamento na posição em que se encontram. A figura ilustra a probabilidade das sementes produzidas pelas plantas da posição y caírem na posição x .

A forma do núcleo pode variar para diferentes tipos de organismos. Há muitos métodos para se estimar o núcleo de redistribuição e de fato, muitos dados foram coletados experimentalmente para grande número de espécies de plantas e animais [Neubert et al., 1995]. A figura 2.2, ilustra uma possibilidade para o núcleo de redistribuição para uma espécie de planta que apresenta uma maior probabilidade das sementes se fixarem ao redor da planta que as produziu e probabilidade nula de se fixarem a distâncias muito grandes desta planta. Se por exemplo, para aumentar as chances de sobrevivência da espécie, uma planta evita (por algum mecanismo de lançamento) que as sementes caiam muito próxima, o núcleo de redistribuição deve assumir máximo deslocado do centro, como ilustrado na figura 2.3.

Em determinadas situações, indivíduos jovens e adultos se movimentam e contribuem para a dispersão da população de maneira distinta. Na dispersão de alguns pássaros como o "house finch" apenas parte da população adulta e parte da população de jovens se dispersam.

Em seu modelo para a dispersão do "house finch" pela América do Norte, Veit e Lewis (1996) consideram os indivíduos jovens e adultos da população separadamente, numa equação de recursão funcional com operador integral. Estes pássaros se reproduzem anu-

almente na primavera e se dispersam no final do verão.

Considerando N_t como sendo a densidade total de indivíduos antes da primavera do ano t , a dinâmica de crescimento da população pode ser dada por

$$N_{t+1} = sN_t + f(N_t), \quad (2.26)$$

onde s é a fração de sobreviventes do ano t ao ano $t + 1$. $f(N_t)$, agora com outro sentido, descreve apenas os indivíduos produzidos na primavera do ano t que sobreviveram.

Para descrever a variação espacial da densidade populacional, Veit e Lewis (1996) consideram $N_t(x)$ como sendo a densidade da população antes da primavera do ano t na posição x . No fim do verão do ano t uma porção de jovens e adultos se dispersam. Dessa forma, a densidade populacional total antes da primavera do ano $t + 1$ é fornecida pela equação

$$\begin{aligned} N_{t+1}(x) = & s(1 - p_a)N_t(x) + (1 - p_j)f(N_t(x)) + \\ & + \int_{\Omega} k(x - y)sp_a N_t(y)dy + \int_{\Omega} k(x - y)p_j f(N_t(y)) dy \end{aligned} \quad (2.27)$$

onde p_a é a probabilidade dos adultos se dispersarem e p_j é a probabilidade dos jovens se dispersarem. Pela equação (2.27) os autores fazem uma distinção entre as densidades de adultos e jovens que irão dispersar. Esta equação prevê a densidade total de indivíduos antes do evento reprodutivo do ano $t + 1$ com base na densidade total de indivíduos antes do evento reprodutivo do ano t .

Andersen (1991) propôs modelos de dispersão de sementes que consideram plantas cujas sementes não sobrevivem mais que um ano, isto é, não há bancos de sementes. Um modelo para dispersão de plantas em que há bancos de sementes que podem germinar até dois anos subsequentes é apresentado por Allen et al. (1996). Este modelo também é formulado a partir de equações recursivas com operadores integrais pois considera reprodução anual e dispersão de longo alcance. Também apresentam um modelo para dispersão de espécies competidoras.

Equações a diferenças com operadores integrais do tipo (2.22) também têm sido aplicadas a modelos envolvendo mais de uma espécie, como modelos para dispersão de duas espécies de plantas em que ocorre competição entre elas [Allen et al., 1996], dispersão simultânea de presa e predador, onde as duas espécies crescem, interagem e se dispersam em

sincronia [Neubert et al., 1995]. Os modelos do tipo (2.22) têm sido estudados com relação à sua solução de equilíbrio, bifurcações, instabilidade difusiva (em modelos com mais de uma espécie) e, com relação às soluções tipo ondas viajantes [Schaffer and Kot, 1986; Kot, 1992; Neubert et al., 1995; Andersen, 1992; Allen et al., 1996]. Estamos particularmente interessados em estudar a evolução da solução do modelo que iremos propor para solução tipo ondas viajantes pois tratando-se de um fenômeno de invasão esperamos a existência destas soluções.

2.4 Soluções Tipo Ondas Viajantes

As chamadas soluções ondas viajantes representam fenômenos importantes e freqüentes em biologia, comumente descritos por equações de reação-difusão. Padrões em forma de ondas que se movem no espaço são comuns em fenômenos como transmissão de impulsos nervosos, ondas químicas e mecânicas que se propagam em ovos de muitos vertebrados, ondas excitatórias no cérebro e na musculatura cardíaca, propagação de incêndios florestais, propagação de uma epidemia e invasões populacionais [Murray, 1989; Ferreira, 1996].

Para escalas espaciais relativamente grandes, a difusão é um processo muito lento de propagação quer seja para substâncias ou indivíduos. Como já comentamos, o tempo médio para percorrer uma distância l é da ordem de $O(l^2/D)$, se a difusão for o único mecanismo de transporte envolvido. Se considerarmos, por exemplo, o processo de invasão da epidemia de raiva em raposas na Europa, cujo coeficiente de difusão dos indivíduos infectados foi estimado em $200km^2/ano$, se a difusão fosse o único processo de movimentação, teriam sido necessários 50 anos para a epidemia percorrer uma distância de $100km$. No entanto, a velocidade de espalhamento desta epidemia está estimada em $50km/ano$! [Murray, 1989]. Isto significa que o espalhamento da epidemia de raiva em raposas deve envolver outros mecanismos além da difusão.

As invasões não envolvem apenas processos de movimentação mas também envolvem processos de rápido crescimento populacional. Assim, quando um processo de reação é acoplado à equação de difusão clássica, isto é, para equações de reação-difusão na forma

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u) \quad (2.28)$$

pode ocorrer a formação de ondas de propagação, dependendo da forma da função de reação $f(u)$. Em contraste com o fenômeno de difusão simples, ondas viajantes podem realizar a propagação de substâncias e/ou indivíduos muito mais rapidamente.

Uma solução onda viajante $u(x, t)$ é uma solução que se propaga no espaço com velocidade constante, sem mudar sua forma. Matematicamente, $u(x, t)$ é uma solução onda viajante quando

$$u(x, t) = \varphi(x - ct) = \varphi(z), \quad z = x - ct, \quad (2.29)$$

onde $c > 0$ é a velocidade da onda que, neste caso, se propaga no sentido de x positivo. Uma onda que se move no sentido de x negativo, é da forma $\varphi(x + ct)$. A velocidade da onda c , geralmente deve ser determinada. Uma solução onda viajante para a equação (2.28) que se propaga no sentido de x positivo deve satisfazer

$$\varphi'' + c\varphi' + f(\varphi) = 0 \quad (2.30)$$

sendo que as linhas correspondem à diferenciação com relação a z . Em uma onda viajante típica $\varphi(z)$ satisfaz

$$\lim_{z \rightarrow -\infty} \varphi(z) = K \text{ e } \lim_{z \rightarrow \infty} \varphi(z) = 0 \quad (2.31)$$

onde $f(K) = f(0) = 0$. Uma solução satisfazendo $\varphi(z) \rightarrow K$ quando $z \rightarrow +\infty$ e $\varphi(z) \rightarrow 0$ quando $z \rightarrow -\infty$ pode ser obtida mudando-se o sinal de c . (No caso de uma onda pulso, $K = 0$.) A figura 2.4 ilustra uma solução onda viajante típica para dois instantes de tempo distintos. A frente de uma onda viajante é a forma assintótica da solução de um problema de valor inicial com condição inicial $u(x, 0) = u_0(x)$ [Britton, 1986].

A procura destas soluções oferece a grande vantagem de transformar equações diferenciais parciais nas variáveis x e t , em equações diferenciais ordinárias na variável z . Deste modo, transforma-se o problema de procurar uma função de duas variáveis, no problema (obviamente mais simples) de procurar uma função de uma variável e um número real c . Para ser biologicamente significativo, a solução da equação ordinária deve ser limitada para todo z e não negativa, pois descreve concentrações de substâncias e/ou densidades populacionais.

A equação de difusão clássica

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad (2.32)$$

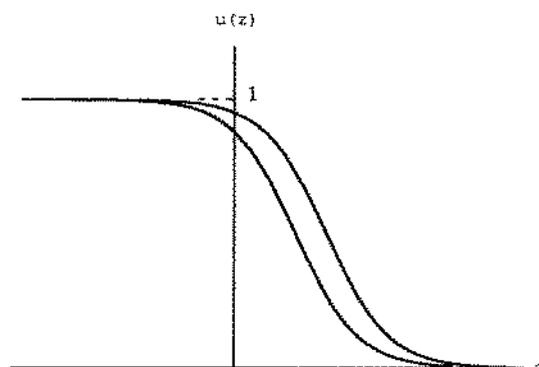


Figura 2.4: Forma qualitativa típica de uma solução onda viajante para dois instantes de tempo distintos. $u(z) \rightarrow 1$ (para $z \rightarrow -\infty$) e $u(z) \rightarrow 0$ (para $z \rightarrow \infty$). A onda se propaga no sentido de x positivo.

não admite solução ondas viajantes, pois a solução $\varphi(z) = A + B \exp(-cz/D)$ da equação diferencial ordinária obtida ao se introduzir a mudança de variável (2.29) é ilimitada para $z \rightarrow -\infty$, a menos que façamos $B = 0$. Neste caso, $\varphi(z) = A$ constante, que obviamente não é uma onda viajante. Este fato é de ser esperado, uma vez que não há crescimento da população e o movimento aleatório não é direcionado.

Em contraste, a equação (2.8) do modelo de Fisher, como comentamos anteriormente, admite soluções ondas viajantes e consiste no protótipo das equações que admitem este tipo de solução. Em seu artigo clássico, Kolmogorov, Petrovsky e Piscounoff (1937) provaram a existência de tais soluções para a equação (2.8) para toda velocidade $c \geq 2\sqrt{rD}$. A velocidade da onda, logo após a liberação, é dada aproximadamente por $c(t) \approx 2\sqrt{rD} - b(\frac{1}{4} \ln t)$ para alguma constante b . Rapidamente $c(t)$ aproxima-se da velocidade assintótica $c(t) = 2\sqrt{rD}$ [Holmes et al., 1994].

Uma questão importante se refere à estabilidade destas soluções, isto é, para que tipo de condição inicial $u(x, 0)$ a equação de Fisher irá evoluir para ondas viajantes. A resposta a esta questão também foi obtida por Kolmogorov et al. (1937). Eles provaram que para

uma condição inicial de Heaviside, isto é

$$u(x, 0) = u_0(x), \quad u_0(x) = \begin{cases} 1 & \text{se } x \leq x_1 \\ 0 & \text{se } x \geq x_2 \end{cases} \quad (2.33)$$

onde $x_1 < x_2$ e $u_0(x)$ é contínua em $x_1 < x < x_2$, a solução $u(x, t)$ da equação de Fisher irá evoluir para uma onda viajante com a velocidade mínima $c^* = 2\sqrt{rD}$ [Britton, 1986]. Isto significa que não basta existir a solução tipo ondas viajantes, ela deve ser estável para que tenha o "status" de observável. Este resultado clássico para a equação de Fisher estabelece que uma onda viajante de menor velocidade é a única estável [Murray, 1989].

Considerando modelos de reação-difusão um pouco mais gerais, dados pela equação (2.28) onde a função $f(u)$ possui apenas dois zeros, digamos em u_1 e u_2 , a solução onda viajante evolui com u indo de u_1 até u_2 monotonicamente com velocidade dada por

$$c \geq c_{\text{mín}} = 2\sqrt{f'(u_1)D} \quad (2.34)$$

se $u_1 < u_2$ e, $f'(u_1) > 0$ e $f'(u_2) < 0$ [Murray, 1989]. De maneira geral, a velocidade de propagação da frente de onda depende sensivelmente do comportamento da condição inicial $u(x, 0)$ para $|x| \rightarrow \infty$. Se a condição inicial for do tipo (2.33), a onda final não depende da forma específica de $u(x, 0)$. Para outros tipos de função de reação $f(u)$, as condições de convergência sobre as condições iniciais variam de acordo com a função considerada [Britton, 1986].

As equações de reação-difusão, suas soluções, velocidade de onda e estabilidade têm sido amplamente estudados. Há uma vasta bibliografia sobre o assunto, sendo que podemos citar principalmente Fife (1979) e Britton (1986) com uma abordagem mais teórica. Segel (1980) e Murray (1989) são mais direcionados às aplicações em biologia e fornecem uma discussão completa sobre as soluções ondas viajantes em problemas clássicos como a dispersão do "spruce budworm", a dispersão de raiva entre raposas na Europa, entre outros problemas importantes de ecologia populacional.

É importante observar que mesmo quando a análise não nos fornece uma solução ondas viajantes exatamente no sentido acima descrito, ainda assim podemos obter soluções de propagação biologicamente interessantes. Por exemplo, quando a forma e/ou a velocidade de propagação da onda apresentam pequenas variações com o tempo, isto é,

$$u(x, t) = \varphi(x - c(\varepsilon t)t) \text{ com } 0 < \varepsilon \ll 1 \text{ } (\varepsilon t = \tau = \text{tempo de variação lenta})$$

onde a velocidade $c(zt)$ deixa de ser constante e apresenta uma variação lenta com o tempo. Neste caso, a solução não é considerada como uma onda viajante no sentido de um gráfico que se movimenta sem distorção. Mesmo assim, esta solução pode nos fornecer informações sobre o processo biológico que são relevantes para a sua compreensão.

Quando se trata de dispersão populacional, na maioria das vezes os organismos se espalham por ambientes heterogêneos deparando-se com trechos mais favoráveis ou mesmo com obstáculos como rios, penhascos ou regiões com recursos escassos. Esta heterogeneidade pode causar uma variação na taxa de expansão dependendo do tipo da região e/ou uma variação na forma da frente de onda [Shigesada and Kawasaki, 1996]. Além disto, certas condições para a existência de uma solução ondas viajantes são biologicamente restritivas. Ao se enfraquecer estas condições, o que biologicamente significa torná-las mais realísticas, as soluções podem mudar a forma e/ou admitir velocidade variável [Segel, 1984], o que não significa que não sejam biologicamente importantes e reveladoras.

Shigesada and Kawasaki (1997) consideraram o ambiente consistindo de dois tipos de manchas, uma favorável e outra desfavorável de tamanho constante, arranjadas alternadamente em um domínio unidimensional infinito. Consideraram uma equação de reação-difusão sendo que, neste caso, a difusibilidade e a taxa de crescimento dependem da posição x do espaço. A solução, para uma população liberada a partir de uma distribuição inicial localizada, evolui para uma onda viajante periódica. Sua forma varia periodicamente, enquanto se expande continuamente. Em outras palavras, a forma da solução em um determinado instante t irá se repetir depois de passado um período de tempo T^* , numa posição x^* à frente. Neste sentido, ondas viajantes periódicas diferem das ondas viajantes "clássicas" que não mudam a forma da frente de onda. A distribuição da solução nas vizinhanças da origem aproxima uma distribuição estacionária não homogênea, sendo que esta vizinhança aumenta à medida que o tempo passa. Isto é, a solução assume uma configuração estacionária não homogênea longe da frente de onda, que é a única região em que há variação na forma da solução com o tempo. Assim como a forma da solução, a velocidade da onda também varia periodicamente, avançando rapidamente nos trechos favoráveis e mais lentamente nos desfavoráveis.

Se o ambiente é constituído de um mosaico de manchas irregulares então uma população liberada em uma região limitada deste domínio, pode se desenvolver e ter sua expansão

representada por uma frente de onda que muda sua forma irregularmente. Frentes de onda que mudam a forma desta maneira enquanto expandem seu domínio são chamadas ondas viajantes irregulares [Shigesada and Kawasaki, 1997].

2.4.1 Soluções Tipo Ondas Viajantes em Equações a Diferenças com Operadores Integrais

Muitas equações a diferenças com operadores integrais do tipo (2.22) também possuem este atributo das equações de reação-difusão, o de admitir soluções tipo ondas viajantes na descrição da dispersão não local de uma população. Weinberger (1978) e Lui (1989) ainda que sem direcionarem seu trabalho às aplicações, dedicaram-se a desenvolver condições necessárias e suficientes sobre o núcleo de redistribuição, a distribuição inicial e sobre a função de crescimento no sentido de garantir a existência de uma velocidade mínima de propagação e a convergência da solução para ondas viajantes.

Assim como para as equações contínuas, no contexto das equações a diferenças, ondas viajantes são soluções que se propagam no espaço sem mudar a forma. Neste caso, tal solução satisfaz

$$N_{t+1}(x) = N_t(x - c) \quad (2.35)$$

para alguma constante $c > 0$ que é a velocidade da onda, em geral, a ser determinada. Cada iteração produz uma translação lateral c da solução sem que haja alteração na sua forma.

Weinberger (1978, 1982) provou a existência de uma solução tipo ondas viajantes para equações do tipo (2.22) com um operador (2.25) onde $f(N_t)$ deve satisfazer

$$f(N) < f'(0)N. \quad (2.36)$$

Considerando o domínio espacial como sendo unidimensional e infinito, a substituição de (2.35) na equação (2.22) produz a equação integral

$$N(x - c) = \int_{-\infty}^{+\infty} k(x - y) f(N(y)) dy \quad (2.37)$$

que caracteriza a solução ondas viajantes para a equação (2.22). Estas soluções tipicamente são curvas que ligam as soluções constantes de (2.37). Isto é, a solução deve se aproximar

de $\bar{N} = K$ para $x \rightarrow -\infty$ e de $\bar{N} = 0$, para $x \rightarrow +\infty$ onde $\bar{N} = K$ e $\bar{N} = 0$ são as soluções constantes de (2.37).

Velocidade

Se a população estiver inicialmente confinada a uma região limitada, isto é, se a distribuição inicial tiver suporte compacto e, se o núcleo de redistribuição tiver cauda exponencialmente limitada, o que significa que deve existir um número real positivo μ_0 de modo que a função geração de momento satisfaça a propriedade

$$\int_{-\infty}^{\infty} \exp(\mu y) k(y) dy < +\infty \quad (2.38)$$

para todo $|\mu| < \mu_0$, a solução de (2.22) se aproxima de uma onda viajante quando $t \rightarrow +\infty$, com velocidade [Weibenger, 1978, 1982]

$$c^* = \min_{\mu > 0} \left[\frac{1}{\mu} \ln(f'(0)) \int_{-\infty}^{+\infty} e^{\mu x} k(x) dx \right]. \quad (2.39)$$

A velocidade mínima c^* é a menor velocidade para a qual a solução da equação (2.37) admite solução não negativa.

Uma expressão mais tratável para a velocidade da onda c^* é obtida através de algumas manipulações algébricas na equação (2.39) [Hart et al., 1997]. Considerandó-se

$$M(\mu) = \int_{-\infty}^{+\infty} e^{\mu z} k(z) dz \quad (2.40)$$

a função geração de momento do núcleo $k(x - y)$, definimos

$$c(\mu) = \frac{1}{\mu} \ln(f'(0)M(\mu)) \quad (2.41)$$

e μ^* é o valor de μ para o qual $c(\mu)$ assume o mínimo c^* . Então

$$e^{\mu c(\mu)} = f'(0)M(\mu) \quad (2.42)$$

que após diferenciação com relação a μ produz

$$c^* e^{\mu^* c^*} = f'(0)M'(\mu^*). \quad (2.43)$$

As equações (2.42) calculada em $\mu = \mu^*$ e (2.43) juntas fornecem a seguinte representação paramétrica para a velocidade de onda c^* e $f'(0)$:

$$c^* = \frac{M'(\mu^*)}{M(\mu^*)}$$

e

$$(2.44)$$

$$f'(0) = \frac{e^{\mu^* \left[\frac{M'(\mu^*)}{M(\mu^*)} \right]}}{M(\mu^*)}.$$

que dependem da taxa de reprodução da população $f'(0)$ e da forma do núcleo de redistribuição.

Estas equações para a velocidade também foram obtidas por Kot (1992) de outra maneira. Ele obteve a expressão (2.44) para a velocidade mínima da solução onda viajante da equação (2.22) analisando comportamento local de (2.37) nas vizinhanças de $\bar{N} = 0$. Isto é, para funções de crescimento que satisfazem a condição (2.36) e núcleos de redistribuição com cauda exponencialmente limitada, ele considerou a linearização de $f(N)$ na equação (2.37) ao redor de $\bar{N} = 0$, obtendo a equação linearizada

$$N(x - c) = f'(0) \int_{-\infty}^{+\infty} k(x - y)N(y)dy \quad (2.45)$$

e investigou soluções da forma $N(x) = Ae^{\mu x}$ [Kot, 1992; Kot et al., 1996]. Depois de algumas manipulações algébricas também obteve (2.44).

De fato, há fortes evidências de que a velocidade assintótica de expansão da solução de um modelo não linear (diferencial ou integral) é a mesma do modelo linear correspondente [Kot et al., 1996]. No entanto, é importante questionarmos quais são as condições necessárias para que a velocidade da solução onda viajante de um problema não linear possa ser obtida através da equação linearizada. A conjectura linear [van den Bosch et al., 1990] estabelece que a velocidade assintótica de expansão de uma população descrita por um modelo não linear é a mesma do modelo linearizado quando:

- (i) a taxa média de reprodução dos indivíduos que habitam uma área ocupada é sempre menor que a taxa de reprodução em ambientes virgens, em particular não deve haver efeito Allee e,

(ii) a influência de um indivíduo sobre o ambiente em regiões muito distantes de sua posição é desprezível.

A hipótese (i) significa que a taxa de crescimento do modelo não linear é sempre menor que a do modelo linear correspondente em ambientes com densidades próximas de zero. Isto implica que a velocidade de expansão de uma população em modelos não lineares não pode superar a velocidade obtida em suas versões lineares na frente de onda. A segunda condição implica que a dinâmica da população na frente de onda de expansão está bem descrita pelo modelo linearizado e portanto a velocidade de expansão do modelo não linear não pode ser menor que no modelo linearizado. Estas duas condições juntas implicam que a velocidade de expansão em um modelo não linear é a mesma do modelo linear correspondente.

Nos modelos discretos no tempo com operadores integrais do tipo (2.22), esta velocidade irá depender, como vimos, da taxa de crescimento da população e da forma do núcleo de redistribuição.

Os núcleos de redistribuição podem ser divididos em três classes principais [Kot et al., 1996]:

(i) *Núcleos que possuem uma função geração de momento.*

Isto significa que a função geração de momento dada por

$$M(\mu) = \int_{-\infty}^{+\infty} k(x)e^{\mu x} dx$$

existe para todo $|\mu| < \mu_0$. Estes núcleos possuem a cauda exponencialmente limitada. Equações da forma (2.22) com este tipo de núcleo admitem soluções ondas viajantes com velocidade mínima dada pelas equações (2.44) para cada escolha da taxa de reprodução $f'(0)$ ($f'(0) > 1$). Kot et al. (1996) conjecturaram que condições iniciais com suporte compacto, aproximam ondas viajantes de mínima velocidade, como no caso de muitas equações de reação-difusão.

Intuitivamente, parece bastante razoável a idéia de que a distância percorrida por um número "significativo" de indivíduos e sua taxa de reprodução devem alterar a velocidade de espalhamento da população. Quanto mais longe os indivíduos são dispersos maior será a velocidade de invasão da população, desde que eles tenham capacidade de reprodução

rápida. Assim, na determinação da velocidade de propagação, não somente é importante a distância média que os indivíduos percorrem, como a forma do núcleo de distribuição, em especial a largura da cauda da distribuição [Hart and Gardner, 1997]. Núcleos de distribuição que apresentam diferenças significativas em suas caudas irão produzir velocidade de propagação igualmente distintas.

Por outro lado, a taxa de crescimento da população também causa variações em sua velocidade de espalhamento. Determinados núcleos de redistribuição podem ser mais eficientes em espalhar a população quando os indivíduos apresentam baixa reprodutibilidade [Kot et al., 1996].

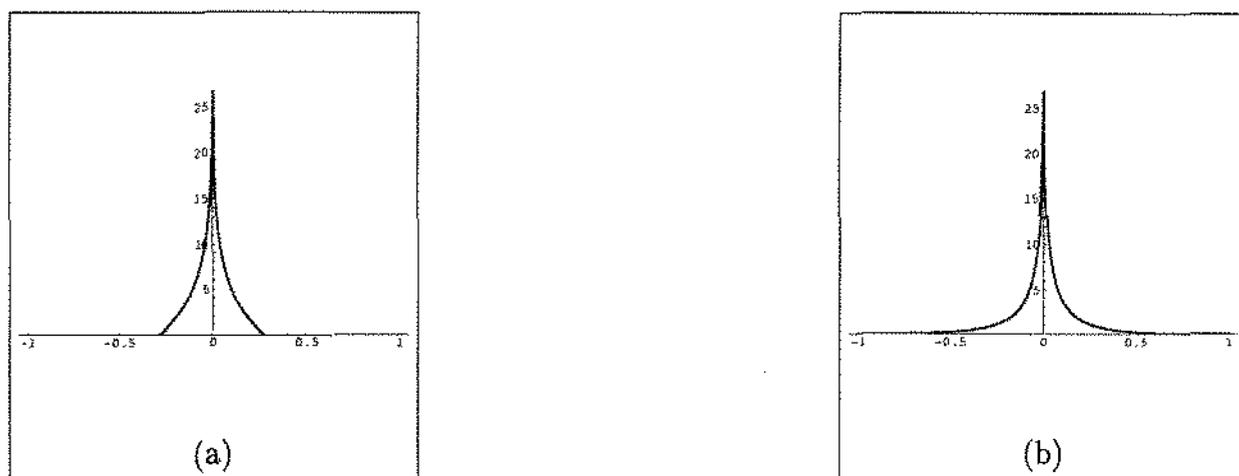


Figura 2.5: (a) Núcleo de redistribuição com suporte compacto dado pela expressão $k(x) = a - b \ln(|x|)$, a e b constantes positivas. (b) Núcleo de redistribuição com cauda exponencialmente limitado, descrito por $k(x) = \exp[a - b\sqrt{|x|}]$, a e b constantes positivas.

Por exemplo, quando a população apresenta baixa reprodutibilidade núcleos de redistribuição com suporte compacto (figura 2.5(a)) são mais eficientes em "espalhar" os indivíduos que núcleos com cauda exponencialmente limitadas (não nulos em todo o domínio) (figura 2.5(b)). A população que se espalha de acordo com o núcleo (a) percorre, em média, distâncias superiores àsquelas obtidas por populações que "seguem" o núcleo (b).

No entanto, quando a taxa de reprodução é alta, a população que se dispersa segundo o núcleo (a) ainda está restrita à distância máxima de deslocamento, inexistente para indivíduos que se dispersam de acordo com o núcleo (b). Quando a reprodução é alta, na

dispersão descrita pelo núcleo (b) muito mais indivíduos deslocam-se por distâncias superiores às permitidas pelo núcleo (a) e, conseqüentemente a velocidade da onda viajante correspondente é mais alta. Por este exemplo, observamos que mesmo núcleos parecidos, podem produzir velocidades marcadamente distintas se suas caudas forem significativamente diferentes.

(ii) *Núcleos que possuem momentos finitos de todas as ordens mas não possuem função geração de momento.*

Isto é, a integral

$$\mu'_n = \int_{-\infty}^{+\infty} x^n k(x) dx$$

existe para todo valor de n . No entanto para estes núcleos, a função geração de momento diverge. Este tipo de núcleo possui "cauda grossa", no sentido de que sua cauda não é exponencialmente limitada. Equações integrais a diferenças com este tipo de núcleo não admitem soluções tipo ondas viajantes simples (velocidade e forma constantes) e podem apresentar taxas de espalhamento aceleradas.

(iii) *Núcleos que possuem momentos infinitos.*

Este tipo de núcleo possui cauda extremamente "grossa". Soluções de equações a diferenças integrais com estes núcleos também apresentam taxa de expansão acelerada.

Nos casos (ii) e (iii), pode-se obter informações sobre a velocidade de expansão da população quando for possível, de alguma maneira, obter uma aproximação analítica da solução $N_t(x)$. Nestes casos, vamos utilizar a evolução da frente de onda para obtermos informações sobre a velocidade de expansão da população. Se N^* denota a densidade abaixo da qual não se pode detectar a presença da população, x^* tal que $N_t(x^*) = N^*$, é a posição do espaço correspondente à frente da distribuição populacional, isto é, para $|x| > |x^*|$ temos $N_t(x) < N^*$. Isto significa que além da posição x^* a densidade populacional está abaixo do valor de possível observação. O intervalo de x (a partir da origem do processo) para o qual $N_t(x) > N^*$ é chamado "domínio da população". A evolução temporal da frente

de onda x^* é uma medida de como se dá o processo de invasão de regiões não colonizadas [Shigesada, 1997; Kot et al., 1996].

Podemos obter o valor x_t^* em cada geração igualando a solução aproximada $N_t(x)$ a N^* e, desse modo, a velocidade (em cada geração) é dada aproximadamente pela inclinação da curva x_t^* [Kot et al., 1996].

Este método pode ser utilizado em aproximações ou soluções numéricas. Em cada iteração calcula-se o domínio x^* da população obtendo-se uma curva em função do tempo. A inclinação desta curva em cada sub-intervalo representa a velocidade de invasão para o núcleo considerado.

A substituição de (2.35) na equação que descreve o processo de dispersão, produz a equação (2.37) para a frente de onda que independe do tempo. Em geral, resolver esta equação para se obter a forma da onda é uma tarefa muito difícil, dado que o núcleo de distribuição e a função de crescimento podem envolver expressões complicadas, impossibilitando uma integração analítica. Kot (1992) obteve a forma aproximada da solução onda viajante para a equação (2.22) para núcleos de distribuição exponencialmente limitados e cuidadosamente escolhidos, através de uma adaptação de métodos de perturbação para equações integrais a diferenças. A velocidade mínima das ondas foi obtida, como já mencionamos, por uma linearização da equação. De maneira geral, mesmo de posse de expressões como (2.44), pode ser muito difícil obter uma expressão analítica para a velocidade da onda, dependendo da forma do núcleo de redistribuição.

Por outro lado, simulações numéricas de equações do tipo (2.21)-(2.22) são de fácil implementação e permitem a utilização de expressões complexas, freqüentemente mais representativas. Podem oferecer resultados significantes e reveladores, de fácil interpretação [Lewis and Veit, 1996; Andersen, 1991].

2.5 Comentários

Com o objetivo de formular um modelo para dispersão das abelhas africanizadas, analisamos as hipóteses implícitas dos modelos de reação-difusão freqüentemente utilizados no contexto de dispersão populacional. As hipóteses de movimentação microscópica aleatória destes modelos não são compatíveis com o comportamento desta espécie de abelhas. Por

esta razão analisamos uma formulação alternativa que considera crescimento discreto sem sobreposição de gerações e movimentação não local, dada por equações discretas no tempo e contínuas no espaço com operadores integrais. Apesar das diferenças marcantes dos dois tipos de modelos, equações integrais a diferenças descrevem igualmente bem os fenômenos de dispersão, apresentando soluções ondas viajantes que são típicas das equações de reação-difusão [Kot, 1992]. Além disso, a flexibilidade do núcleo de redistribuição permite a simulação de um grande número de processos biológicos.

Assim, utilizaremos modelos formulados através de equações a diferenças com operadores integrais na modelagem da dispersão das abelhas africanizadas para as escalas de tempo e espaço em que nos propomos observar este fenômeno. No próximo capítulo, os modelos serão formulados e simulados numericamente.

Capítulo 3

Ondas Viajantes na Dispersão das Abelhas Africanizadas

Neste capítulo vamos formular modelos discretos no tempo e contínuos no espaço para descrever o processo dispersivo das abelhas africanizadas.

Num primeiro modelo vamos considerar os recursos distribuídos homogeneamente e assim, no processo de dispersão, as colônias escolhem a direção a ser tomada indistintamente e o local de instalação da nova colônia depende apenas da sua distância com relação à "colônia mãe":

No entanto, quando a distribuição dos recursos é heterogênea não podemos deixar de considerar um movimento direcionado para regiões favoráveis em recursos, decorrente de uma intensa e extensa prospecção realizada pelas abelhas escoteiras na avaliação de sítios adequados para a instalação da nova colônia. O modelo de taxia por prospecção difusiva de Keller-Segel não é aplicável neste caso. Desta forma, propomos um segundo modelo onde incluímos uma taxia de longo alcance, com relação ao potencial de recursos da região, isto é, com relação ao potencial de néctar, pólen e/ou água através de uma modificação no núcleo de redistribuição.

Além do processo de taxia, incorporamos ao modelo o fato de que, ao avaliar a potencialidade de uma região, as abelhas escoteiras podem detectar a densidade de colônias aí presentes, evitando as regiões de alta densidade populacional. Com isto, os enxames movem-se, preferencialmente, na direção de áreas com potencial de recursos satisfatório e

que ainda não estejam demasiadamente colonizadas. Assim, construímos um terceiro modelo no qual consideramos uma taxa com relação aos recursos disponíveis em cada posição, isto é, aos recursos existentes que ainda têm possibilidade de serem explorados.

3.1 Formulação do Modelo

Assim como no modelo do "house finch" devemos distinguir as colônias adultas já instaladas que irão permanecer em suas posições das colônias em formação provenientes de enxames reprodutivos que invariavelmente irão se movimentar e se instalar em algum local distante de sua colônia original. Colônias adultas, em situações de abandonos, também podem se movimentar contribuindo para a dispersão da população.

Dessa forma, se N_t é a densidade de colônias no início da t -ésima geração, vamos considerar a dinâmica de crescimento local dada pela equação

$$N_{t+1} = \sigma N_t + f(N_t)$$

onde σ é a fração da população que sobreviveu da geração t à geração $t + 1$ e $f(N_t)$ descreve a densidade de colônias produzidas na geração t . Estamos supondo que as colônias produzidas na geração t estarão "prontas" para reproduzir na geração $t + 1$. Esta hipótese não considera o fato de que as colônias recém fundadas necessitam de um tempo maior para produzir o primeiro evento reprodutivo. A inclusão deste fato envolveria uma descrição através de um espaço de aspecto que considerasse o estoque de mel. No Capítulo 4 esta característica será incluída em um modelo discreto.

Para incluir a variável espacial consideramos $N_t(x)$ como sendo a densidade de colônias na posição x no início da t -ésima geração. A variação da densidade em cada posição se dá pela reprodução e concomitante dispersão. Além disso, também vamos considerar as modificações na densidade espacial provocadas pelos abandonos (das colônias adultas).

Dessa forma, a densidade de colônias em um ponto x do domínio no início da geração $t + 1$, isto é, antes do evento reprodutivo da $(t + 1)$ -ésima geração, é dada pela soma da densidade de colônias adultas que sobreviveram da geração t à geração $t + 1$ e que não abandonaram suas colméias, da densidade de colônias jovens que migraram para esta posição provenientes de enxames reprodutivos e finalmente, da densidade de colônias adul-

tas que abandonaram seus sítios durante a geração t e instalaram-se em x . Uma equação que descreve a densidade de abelhas africanizadas em qualquer posição x de um domínio unidimensional infinito no início da geração $t + 1$ é dada por

$$N_{t+1}(x) = (1 - p_a)\sigma N_t(x) + p_a\sigma \int_{-\infty}^{+\infty} k_a(x, y)N_t(y)dy + \int_{-\infty}^{+\infty} k_r(x, y)f(N_t(y))dy. \quad (3.1)$$

onde σ é a fração de sobreviventes da geração t , p_a é a probabilidade de ocorrerem abandonos, $k_r(x, y)$ é o núcleo de redistribuição para enxames reprodutivos e $k_a(x, y)$ é o núcleo de redistribuição para abandonos.

O primeiro termo à direita na equação (3.1) representa as colônias que permaneceram em suas colméias da geração t até a geração $t + 1$, isto é, as colônias que não abandonaram seus sítios dentre as que sobreviveram.

O segundo termo à direita de (3.1) descreve a "soma" das colônias adultas sobreviventes que abandonaram suas colméias instaladas na posição y (para todo y do domínio) e migraram para a posição x de acordo com o núcleo de redistribuição $k_a(x, y)$, durante a geração t , isto é, a densidade média de colônias que migraram para x provenientes de abandonos na geração t . Colônias em abandono têm maior taxa de mortalidade, uma vez que têm que se restabelecer em outro local, ficando mais expostas à predação. Para incluirmos esta característica poderíamos considerar uma taxa de sobrevivência $\sigma_0 < \sigma$ para os enxames em abandonos.

A mortalidade diferenciada dos abandonos também pode ser representada através de um núcleo que não satisfaça a condição (2.24), isto é, cuja integral seja menor que 1. Como comentado no capítulo anterior, pode-se modificar o núcleo de redistribuição adicionando-se uma taxa de sobrevivência que diminui com a distância percorrida. Por exemplo, considerando-se $\bar{k}(x, y) = \bar{\sigma}(|x - y|)k(x, y)$ onde a função $\bar{\sigma}(z)$ é a probabilidade de sobrevivência das colônias que percorreram uma distância z até sua instalação. Esta probabilidade é uma função decrescente que satisfaz $\bar{\sigma}(0) = 1$.

O terceiro termo à direita em (3.1), de forma análoga, representa a densidade média de colônias que migraram de todas as posições y no evento reprodutivo da geração t e fixaram-se na posição x , de acordo com o núcleo de redistribuição de enxames reprodutivos $k_r(x, y)$.

Para completarmos a formulação do modelo devemos determinar uma forma apropriada para a função $f(N_t)$ que reflita as principais características de produção de enxames reprodutivos, isto é, as características da reprodução das colônias e, considerar os fatores que influenciam na escolha da posição de instalação das colônias em enxames reprodutivos e abandonos para determinar uma forma qualitativa para os núcleos de redistribuição $k_r(x, y)$ e $k_a(x, y)$, respectivamente.

Dinâmica de Crescimento

Os enxames de abelhas africanizadas invadiram novas áreas da América do Sul em densidades muito baixas, sendo que os primeiros enxames praticamente passaram despercebidos. No entanto, logo após sua chegada a uma determinada área, as africanizadas já se apresentavam abundantes [Otis, 1991]. O aumento rápido da densidade populacional é explicado não só pela alta taxa de crescimento mas também pela extensiva migração que estas abelhas realizam. Passada esta etapa de crescimento populacional acelerado, dois processos principais são responsáveis por um decréscimo da taxa de crescimento populacional nas regiões colonizadas por estas abelhas: o crescimento da população é inibido pela competição intraespecífica pelos recursos disponíveis em cada região e pelo aumento da densidade de predadores, como formigas, aves e alguns mamíferos que são naturalmente abundantes nas regiões de clima tropical [Roubik, 1991]. Estes fatores fazem com que haja uma limitação da densidade populacional em áreas colonizadas pelas africanizadas.

O valor da capacidade suporte varia sazonalmente e geograficamente em grande parte devido à abundância de recursos. Regiões com grandes altitudes, invernos prolongados com baixas temperaturas e regiões de florestas úmidas apresentam baixas densidades populacionais. No entanto esta densidade pode flutuar com as estações do ano, aumentando com as estações secas e quentes quando há maior disponibilidade de recursos e novamente diminuindo com as estações frias e úmidas.

A competição com outras espécies de abelhas pode ser desprezada pois este fator nunca excluiu ou diminuiu a densidade das africanizadas em nenhuma parte da América Tropical [Otis, 1991]. Além disso, as africanizadas possuem um sistema de comunicação mais sofisticado que das abelhas nativas das Américas, o que as coloca num status de competidoras superiores [Ratnieks, 1991]. Por esta razão não vamos incluir no modelo nenhum efeito de

competição interespecífica.

Com base nestas considerações vamos assumir um modelo no qual a dinâmica temporal da população apresente crescimento com saturação dependente da densidade dado pela equação

$$N_{t+1} = \phi(N_t) = \sigma N_t + N_t \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{\kappa} \right) \right] \quad (3.2)$$

onde r , σ e κ são constantes positivas. A figura 3.1 ilustra a forma qualitativa da função $\phi(N_t)$ para diversos valores de r .

O primeiro termo à direita representa a população que sobreviveu da geração t à geração $t + 1$, assim σ representa a fração de sobreviventes de uma geração à outra. Poderíamos considerar σ não constante mas sim dependente das condições ambientais ou mesmo da densidade populacional. Por exemplo, da forma $\sigma = \exp[-\lambda/\kappa]$, isto é, a taxa de sobreviventes diminui quando κ , que está relacionado à capacidade suporte, diminui e, se aproxima do valor unitário quando κ é muito alto. Para evitar excesso de detalhes vamos optar por considerar σ constante.

Estamos supondo que a produção de colônias diminui quando a densidade populacional é alta e portanto, deve apresentar crescimento com saturação dependente da densidade. O segundo termo à direita $f(N_t) = N_t \exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{\kappa} \right) \right]$ conhecido como crescimento de Ricker, neste caso representa a produção de "colônias filhas" na geração t .

Com esta interpretação para a função $f(N_t)$, o fator $\exp \left[r \left(1 - \frac{N_t}{\kappa} \right) \right]$ deve ser interpretado como a taxa de produção de "colônias filhas" por colônia. Para densidades baixas, isto é, $N_t < \kappa$ esta taxa tem valor maior que 1 o que significa que cada colônia produziu mais que um indivíduo, sendo que o número de descendentes por colônia depende dos valores do parâmetros r e κ . Por outro lado, quando $N_t > \kappa$, a taxa de reprodução fica menor que o valor unitário, indicando uma queda na produção de enxames reprodutivos. Nesta situação, nem toda colônia produz enxames em todas as gerações. Esta queda na reprodução é uma resposta à pressão populacional.

O parâmetro κ neste caso, não representa a capacidade suporte da população, mas sim a densidade populacional limiar acima da qual a produção de enxames reprodutivos por colônia, torna-se menor que 1. Isto é, para $N_t > \kappa$, há uma desaceleração na reprodução. Este parâmetro, assim como a capacidade suporte, está relacionado aos recursos disponíveis no meio ambiente. É natural a hipótese de que a densidade que reduz a produção de novos

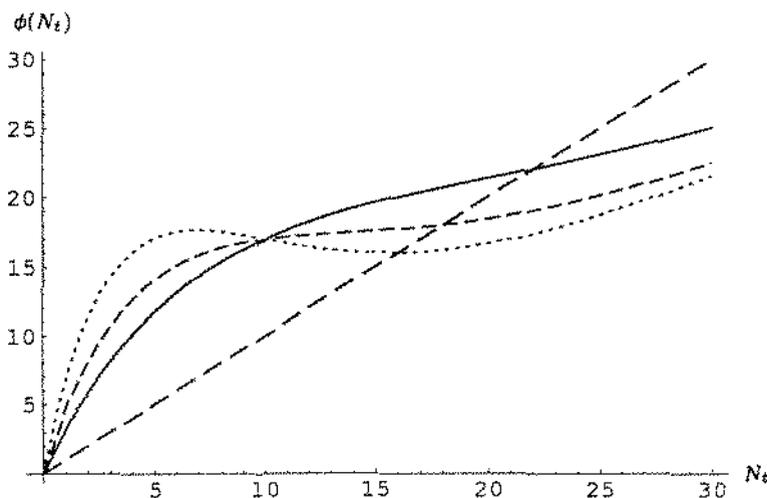


Figura 3.1: Ilustração da função $\phi(N_t)$ que atualiza o número de colônias em cada iteração para diversos valores de r . Assume um efeito de saturação dependente da densidade. A intersecção de cada curva com a reta pontilhada $y = x$ representa o respectivo ponto de equilíbrio não nulo \bar{N}_2 .

indivíduos varie de acordo com os recursos disponíveis para a manutenção da população.

O parâmetro r , por sua vez, exprime a "sensibilidade" da população com relação à pressão populacional, isto é, como ou quão rápido a população diminui a reprodução em resposta às variações na sua densidade.

As soluções de equilíbrio da equação (3.2), isto é, os valores \bar{N} para os quais $\bar{N} = \phi(\bar{N})$ são dados por

$$\begin{aligned} \bar{N}_1 &= 0 \\ &e \\ \bar{N}_2 &= \kappa \left(1 - \frac{1}{r} \ln(1 - \sigma) \right) \end{aligned} \quad (3.3)$$

sendo que \bar{N}_2 , que corresponde à capacidade suporte da população, é biologicamente significativo sempre que $r > \ln(1 - \sigma)$. Como $\ln(1 - \sigma) < 0$, basta tomarmos $r > 0$. Uma análise linear padrão nos revela que \bar{N}_2 é localmente estável para

$$0 < r < \frac{2}{1 - \sigma} + \ln(1 - \sigma). \quad (3.4)$$

O equilíbrio nulo \bar{N}_1 é sempre instável. Veremos a seguir, que o equilíbrio não nulo \bar{N}_2 continuará existindo ao incluirmos a dispersão. No entanto as condições de estabilidade

(3.4) não serão mais válidas.

Núcleo de Redistribuição

O movimento de longo alcance dos enxames das abelhas africanizadas é uma das características que possibilitou a esta espécie de abelhas uma rápida colonização do Continente Americano [Ratnieks, 1991]. A taxa de expansão na América do Sul e Central foi de até 300-500 km por ano. Supondo uma média de seis episódios de enxames reprodutivos por ano, cada enxame pode percorrer em média 50-80 km por ano [Otis, 1991]. Em abandonos, os enxames de africanizadas podem percorrer distâncias ainda maiores (160 km ou mais) antes de construir uma nova colméia [Winston, 1992].

Ao se instalarem, os enxames de africanizadas, evitam deliberadamente as vizinhanças de sua "colônia mãe" e da área já colonizada em que se encontravam como uma forma de evitar a competição e a fertilização intra-familiar [Winston, 1987; Roubik, 1989].

Além disso, o padrão de movimento de enxames de abelhas africanas e africanizadas é considerado como uma estratégia de sobrevivência, isto é, uma forma de adaptação aos padrões alimentícios na África, geograficamente espalhados e imprevisíveis. Enxames reprodutivos e abandonos na África têm a possibilidade de encontrar lugares mais favoráveis, ao contrário das abelhas européias que durante o inverno não têm alternativas em seu raio de alcance. Enxames que percorrem grandes distâncias podem ser encaixados na teoria geral dos movimentos migratórios, considerados como uma estratégia para escapar de condições desfavoráveis [Ratnieks, 1991].

Por outro lado, há fatores que limitam a distância percorrida pelos enxames. Durante enxames reprodutivos e abandonos, as abelhas se engolfam de mel em sua capacidade máxima como uma forma de prover energia suficiente para a movimentação, para a manutenção da temperatura do enxame em eventuais paradas e na construção da nova colméia. Portanto, as colônias devem percorrer distâncias que não comprometam seu estoque energético de mel, do qual depende a construção da nova colméia e conseqüentemente a sobrevivência da colônia.

Vamos considerar primeiramente uma distribuição homogênea dos recursos e portanto, a probabilidade de instalação em uma nova posição depende apenas de sua distância com relação à colônia original. Assim, neste primeiro modelo, os núcleos de redistribuição

dependem apenas da distância a ser percorrida, isto é, os núcleos de redistribuição para enxames reprodutivos e abandonos k_r e k_a não são funções do ponto (x, y) mas sim da distância $x - y$. Desse modo, a equação (3.1) fica na forma

$$N_{t+1}(x) = \sigma(1 - p_a)N_t(x) + p_a\sigma \int_{-\infty}^{+\infty} k_a(x - y)N_t(y)dy + \int_{-\infty}^{+\infty} k_r(x - y)f(N_t(y))dy. \quad (3.5)$$

Estas considerações nos levaram a escolher como núcleo de redistribuição para os enxames reprodutivos a distribuição de Weibull dupla por possuir as características qualitativas adequadas para descrever o comportamento de dispersão dos enxames reprodutivos destas abelhas. Esta distribuição confere probabilidade de instalação pequena nas vizinhanças da "colônia mãe" e probabilidade praticamente nula para distâncias excessivamente grandes. Os pontos de máximos desta distribuição, isto é, a posição em que há maior probabilidade de instalação das colônias fica a uma determinada distância da colônia de origem. Assim, $k_r(x - y)$ é dado pela expressão

$$k_r(x - y) = \frac{3}{2}\alpha(x - y)^2 \exp(-\alpha|x - y|^3) \quad (3.6)$$

para alguma constante positiva α . A figura 3.2 ilustra o núcleo de redistribuição de Weibull dupla para diversos valores do parâmetro α .

Enxames em abandonos procuram apenas regiões com melhores recursos. A única razão para evitar a vizinhança da região antiga é a baixa disponibilidade de recursos. Saem de uma posição e procuram um outro sítio para instalar a colônia em que as condições sejam satisfatórias, percorrendo a menor distância possível. Por esta razão, vamos tomar como núcleo de redistribuição para abandonos uma expressão da forma

$$k_a(x, y) = \frac{1}{\beta\sqrt{2\pi}} \exp\left[-\frac{(x - y)^2}{2\beta^2}\right] \quad (3.7)$$

para a constante positiva β . A figura 3.3 ilustra a forma qualitativa deste núcleo em comparação com o núcleo para enxames reprodutivos. A probabilidade de instalação é maior para as posições relativamente próximas da posição original representando o fato de que as colônias instalam-se tão logo encontrem uma região favorável.

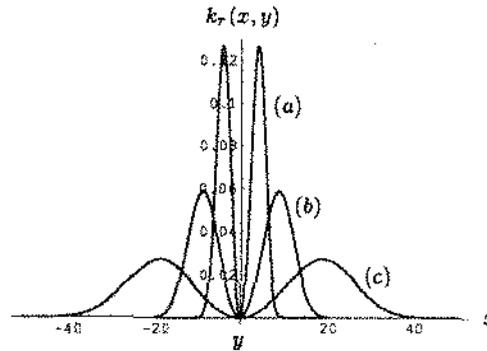


Figura 3.2: Gráfico do núcleo de redistribuição de Weibull dado pela expressão (3.6) para $y = 0$. Mostra a probabilidade de uma colônia que originalmente se encontra na posição $y = 0$ se instalar em cada posição x do domínio. A função é simétrica, apresentando máximos que se distanciam do ponto de partida à medida que α diminui. (a) $\alpha = 0.01$ e (b) $\alpha = 0.001$ e (c) $\alpha = 0.0001$.

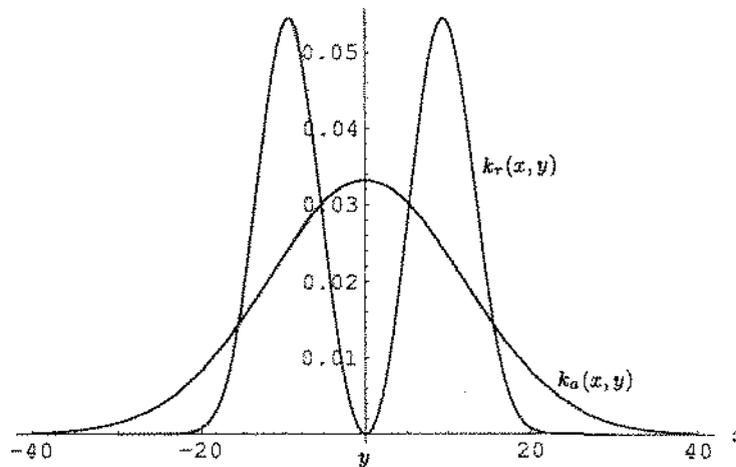


Figura 3.3: Gráfico do núcleo de redistribuição para abandonos e do núcleo de redistribuição para enzimas reprodutivos. Representam a probabilidade de uma colônia na posição $y = 0$ migrar para cada posição x do domínio, por abandonos ou enzimas reprodutivos.

Uma vez determinada a função $\phi(N_t)$ que descreve a dinâmica temporal, os operadores integrais que representam a dispersão dos indivíduos e a forma dos núcleos de redistribuição, fica completada a formulação deste primeiro modelo de dispersão de longo alcance para descrever a invasão das abelhas africanizadas.

3.1.1 Frentes de Ondas

Soluções ondas viajantes para a equação (3.5) devem satisfazer

$$\begin{aligned} N(x-c) = & \sigma(1-p_a)N(x) + p_a\sigma \int_{-\infty}^{+\infty} k_a(x-y)N(y)dy + \\ & + \int_{-\infty}^{+\infty} k_r(x-y)f(N(y))dy. \end{aligned} \quad (3.8)$$

Uma solução analítica para esta equação é de difícil obtenção. A adaptação de métodos de perturbação proposta por Kot (1992) para obtenção de uma solução aproximada de equações do tipo (2.37) não se aplica a este caso devido à complexidade do núcleo de redistribuição para enxames reprodutivos. De qualquer maneira, esta solução onda viajante deve conectar as soluções constantes de (3.8). $\bar{N}_1 = 0$ é um destes valores, o segundo é obtido fazendo-se

$$\begin{aligned} N_{t+1}(x) = & \sigma(1-p_a)N_t(x) + p_a\sigma \int_{-\infty}^{+\infty} k_a(x-y)N_t(y)dy + \\ & + \int_{-\infty}^{+\infty} k_r(x-y)f(N_t(y))dy = N_t(x) = \bar{N} \end{aligned} \quad (3.9)$$

onde \bar{N} é o equilíbrio espacialmente uniforme não nulo que procuramos. Substituindo $N_t(x)$ por \bar{N} obtemos

$$\bar{N} = \sigma(1-p_a)\bar{N} + p_a\sigma\bar{N} \int_{-\infty}^{+\infty} k_a(x-y)dy + f(\bar{N}) \int_{-\infty}^{+\infty} k_r(x-y)dy. \quad (3.10)$$

Como os núcleos de redistribuição têm integral unitária, (3.10) fica na forma

$$\bar{N} = \sigma(1-p_a)\bar{N} + p_a\sigma\bar{N} + \bar{N} \exp \left[r \left(1 - \frac{\bar{N}}{\kappa} \right) \right]. \quad (3.11)$$

Dividindo por \bar{N} e agrupando os termos convenientemente, temos o equilíbrio não nulo dado por

$$\bar{N}_2 = \kappa \left(1 - \frac{1}{r} \ln [1 - \sigma] \right), \quad (3.12)$$

sendo biologicamente válido para $0 < \sigma < 1$ como na equação homogênea no espaço (3.2).

Apesar de não calcularmos uma expressão analítica para a solução da equação (3.8) sabemos que ela deve ligar os pontos \bar{N}_1 e \bar{N}_2 [Kot, 1992].

Uma estimativa analítica para a velocidade de onda pode ser obtida para o caso em $p_a = 1$ e que os núcleos de redistribuição para enxames reprodutivos e abandonos têm a mesma forma, isto é, $k_a(x - y) = k_r(x - y) = k(x - y)$. Isto equivale a dizer que todas as colônias adultas estão produzindo abandonos ou que toda a população está se dispersando da mesma forma qualitativa. Neste caso, a velocidade da solução onda viajante caracterizada pela equação (3.8) pode ser obtida por meio de uma linearização de (3.6) em torno do ponto $\bar{N}_1 = 0$, isto é, por meio da equação:

$$N(x - c) = \sigma \int_{-\infty}^{+\infty} k(x - y)N(y)dy + f'(0) \int_{-\infty}^{+\infty} k(x - y)N(y)dy. \quad (3.13)$$

Agrupando os termos e usando o fato que $f'(0) = e^r$, temos

$$N(x - c) = (\sigma + e^r) \int_{-\infty}^{+\infty} k(x - y)N(y)dy. \quad (3.14)$$

De acordo com Kot (1992) e Kot et al. (1996), a velocidade é representada parametricamente por

$$c = \frac{M'(s)}{M(s)} \quad (3.15)$$

e

$$(\sigma + e^r) = \frac{e^s \left[\frac{M'(s)}{M(s)} \right]}{M(s)}. \quad (3.16)$$

Esta curva fornece a velocidade mínima de expansão para cada escolha do núcleo de redistribuição e dos parâmetros σ e r , respectivamente a taxa de sobreviventes de uma geração à outra e a taxa de produção de colônias.

3.1.2 Simulações

Se por uma lado a solução analítica para a equação (3.8) é de difícil obtenção, por outro, simulações numéricas para a equação (3.5) rapidamente evoluem para frentes de onda. Além disso, as simulações nos permitem considerar inúmeras situações à medida que modificamos os parâmetros e constantes envolvidas.

Por exemplo, podemos supor a capacidade suporte não como constante mas variável no espaço e/ou no tempo e deste modo representar a heterogeneidade espacial do meio nas diversas estações do ano. Podemos incluir ou não os abandonos e considerá-los dependentes da capacidade suporte. Variar os parâmetros do núcleo de redistribuição supondo que dependam do tempo pode ser uma maneira de representar distâncias de vôo variáveis de acordo com as estações.

É claro que não podemos descrever completamente o fenômeno de dispersão das abelhas africanizadas através de uma única equação, mas há algumas situações específicas que o modelo (3.5), ainda que simples, pode descrever razoavelmente bem. Para este primeiro modelo realizamos testes nos quais simulamos as oscilações na fronteira natural existente ao sul do continente e testes para investigar os efeitos da sazonalidade no processo de dispersão.

Realizamos as simulações aplicando a equação (3.5), através de integração numérica, a uma distribuição inicial dada. Utilizamos um domínio unidimensional como uma primeira aproximação e investigação para o modelo apresentado. Neste caso, estamos descrevendo uma situação em que o domínio representa uma "faixa" estreita e comprida, onde a variação da densidade é relevante apenas no sentido longitudinal. Poderíamos pensar, por exemplo, na América Central. Uma segunda opção bastante razoável para o modelo unidimensional, seria considerar a dispersão radial em um domínio bidimensional. Esta formulação envolve algumas modificações no modelo apresentado que apresentaremos futuramente.

A equação (3.5) se refere a um domínio infinito. No entanto, em nossas simulações usamos um domínio finito suficientemente grande de maneira que no período de tempo transcorrido nas simulações não ocorram efeitos das fronteiras sobre a solução, o que conceitualmente pode ser representado como infinito.

Além da solução numérica do modelo realizamos algumas medidas do estado do sistema

como a evolução da densidade no centro de liberação, isto é, a evolução de $N_t(0)$; a população total em cada geração dada pela integral

$$\bar{N}_t = \int_{\Omega} N_t(x) dx. \quad (3.17)$$

onde Ω é o domínio limitado usado nas simulações. Estas medidas têm o objetivo de nos fornecer mais subsídios para a interpretação e comparação dos resultados.

Também vamos analisar a velocidade de expansão da população. Como não temos uma expressão analítica para velocidade de onda em casos mais gerais, vamos utilizar a evolução da frente de onda para obtermos informações sobre a velocidade de expansão da população. Vamos acompanhar a evolução com o tempo da frente de onda x^* , definida na seção 2.5.1.

Em todas as simulações realizadas usamos como núcleo de redistribuição, a distribuição de Weibull dupla dada pela expressão (3.6) para os enxames reprodutivos e a distribuição normal dada pela expressão (3.7) para os abandonos.

Fronteiras Frias

Durante sua expansão pelo Continente Americano, as abelhas africanizadas encontraram uma fronteira natural ao sul do paralelo 33°S. Além desta fronteira as condições ambientais são desfavoráveis para a sobrevivência das africanizadas, adaptadas a climas tropicais. No entanto podem ocorrer incursões ocasionais durante os meses quentes (novembro, dezembro, janeiro e fevereiro) após o que as colônias migram novamente para regiões mais ao norte ou morrem [Kerr et al., 1981]. Nosso objetivo nesta simulação é descrever a expansão das abelhas africanizadas em uma situação em que há uma barreira para o avanço.

A capacidade suporte representa a densidade populacional que o meio pode sustentar [Edelstein-Keshet, 1988]. Vamos considerá-la como sendo uma medida da qualidade do ambiente pois, é razoável supormos que áreas mais favoráveis, com maior abundância de recursos podem sustentar mais indivíduos em comparação com regiões onde os recursos são escassos. Assim, uma maneira bastante razoável para se descrever a limitação do avanço da população de abelhas africanizadas ao sul do continente, é considerar a capacidade suporte variável no espaço e no tempo. Nas regiões muito frias não há recursos e possibilidade de sobrevivência para a população e portanto a capacidade suporte deve se anular nestas

posições. Por outro lado, à medida que nos dirigimos mais ao norte, a temperatura aumenta e as condições vão se tornando mais e mais favoráveis à população de abelhas africanizadas. A capacidade suporte deve assumir valores mais elevados em posições mais ao norte, sendo que a região de transição deve ser transladada periodicamente.

Vamos supor a direção de x negativo como sendo o sul, assim a capacidade suporte fica nula à medida que x decresce. Por outro lado, à medida que x cresce, a capacidade suporte aumenta sendo limitada por um valor constante. A capacidade suporte não aparece explicitamente na função de crescimento (3.2). Seu valor é caracterizado pelo equilíbrio não nulo \bar{N}_2 , dado pela expressão (3.3 b). Para torná-la variável, vamos considerar o parâmetro $\kappa = \kappa_t(x)$, dado pela expressão

$$\kappa_t(x) = \frac{K}{1 + \exp[-b(x + x_t^0)]} \quad (3.18)$$

onde K , b e x_t^0 são constantes positivas (ver fig. 3.4). Dessa maneira o valor da capacidade suporte \bar{N}_2 irá variar proporcionalmente a $\kappa_t(x)$.

K é o máximo de $\kappa_t(x)$ e portanto a capacidade suporte máxima será um múltiplo de K . O parâmetro b indica quão rápido a função $\kappa_t(x)$ passa do valor nulo para o máximo, isto é, descreve como se dá a transição de regiões com condições ambientais desfavoráveis para regiões satisfatórias.

Com a chegada do verão, há um deslocamento da fronteira natural (capacidade suporte nula) para posições mais ao sul. x_t^0 indica o deslocamento da fronteira na direção sul, durante o verão e, na direção norte nos meses mais frios. Como cada geração tem duração de aproximadamente três meses, vamos supor que a cada três iterações x_t^0 é aumentado provocando uma translação de toda a função $\kappa_t(x)$ no sentido de x negativo (linha cheia na fig. 3.4). Em seguida, x_t^0 volta a seu valor inicial durante mais três iterações (linha pontilhada na fig. 3.4). Com isto estamos descrevendo a oscilação da fronteira natural com as estações do ano, que permite um avanço maior durante os meses quentes e posteriormente retornando mais ao norte no restante do ano.

Aplicamos então a equação recursiva (3.5) a partir de uma distribuição inicial aleatória no intervalo $-25 \leq x \leq 25$, considerando $r = 1$, $\sigma = 0.7$, $p_a = 0$, $K = 10$,

$$x_t^0 = \begin{cases} 100 & \text{para } t = 1, 5, 9, \dots \\ 50 & \text{para } t = 2, 3, 4, 6, 7, 8, 10, \dots \end{cases}$$

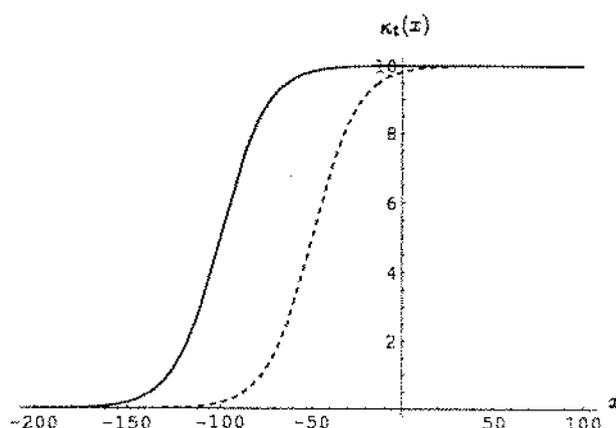


Figura 3.4: *Capacidade suporte variável no espaço e no tempo. No sentido de x negativo a capacidade suporte nula indica a impossibilidade de sobrevivência das abelhas africanizadas nestas regiões. A linha cheia indica o avanço da fronteira natural em direção ao sul durante os meses quentes do verão enquanto a linha pontilhada representa a capacidade suporte correspondente aos meses mais frios do outono, inverno e primavera.*

e $\alpha = 0.001$. Efetuamos 30 iterações das quais a figura 3.4(a) ilustra as quatro últimas. A população evolui em uma distribuição espacial que inicialmente se expande nas duas direções do domínio. A densidade populacional cresce atingindo o valor de saturação dado por (3.3 b). No sentido de x positivo a frente avança sem mudar a forma e com velocidade constante. No sentido de x negativo a frente pára de se expandir ao encontrar a "barreira" representada pela capacidade suporte nula. Nas iterações correspondentes às estações quentes, a solução se desloca mais ao "sul" e depois retorna à posição limitante mais ao "norte", ocasionando oscilações periódicas da frente de onda.

As figuras 3.5(c) e 3.5(d) ilustram a evolução da frente de onda na direção sul e na direção norte, respectivamente. Observa-se que a frente se expande na direção sul até que a "fronteira" seja atingida e então a frente não se desloca além de um valor máximo constante. Podem-se notar oscilações que representam incursões periódicas durante o verão. Por outro lado, no sentido de x positivo, a frente avança com velocidade constante, pois o ambiente é favorável nesta direção.

A figura 3.5(b) ilustra a dinâmica da população total. A população inicialmente cresce linearmente até que com a chegada da frente de onda às regiões frias de capacidade suporte baixa, há uma diminuição na taxa de crescimento populacional seguida de oscilações no

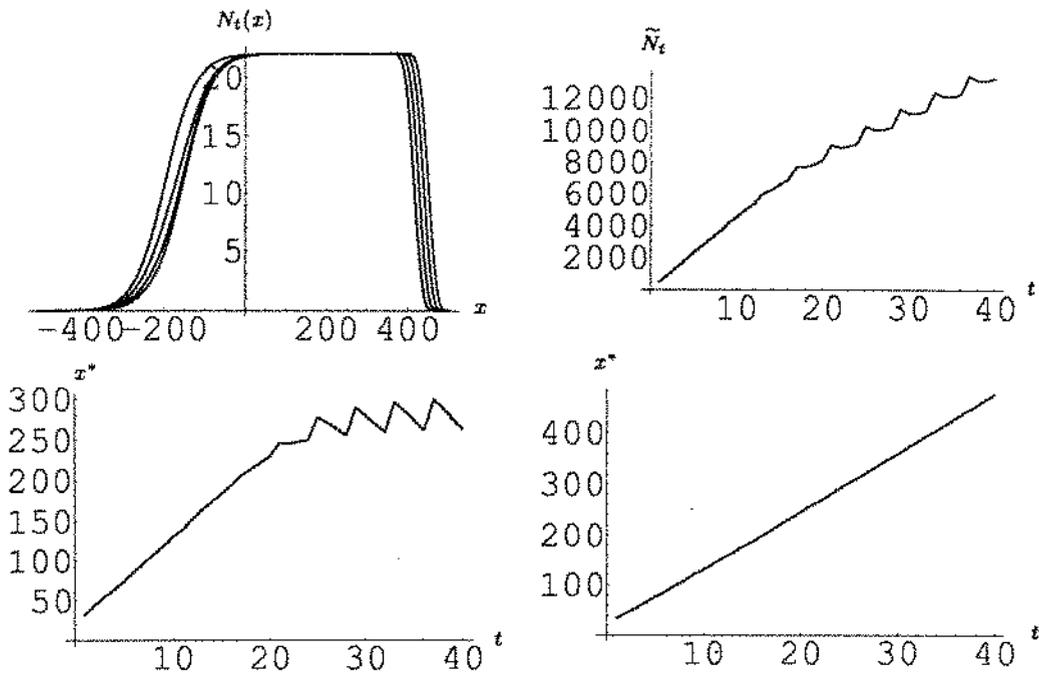


Figura 3.5: (a) Frentes de ondas viajantes que simulam a oscilação da fronteira natural ao sul do Continente Americano. A solução avança na direção sul (direção de x negativo) até alcançar sua fronteira natural dada pela capacidade suporte nula. O gráfico (b) ilustra a população total. O deslocamento da frente de onda na direção sul e na direção norte estão ilustrados nos gráficos (c) e (d), respectivamente.

número total de colônias. Assim como citado na bibliografia [Kerr et al., 1981], as oscilações encontradas na simulação representam o fato de que com a chegada do verão as colônias migram para o sul onde se desenvolvem aumentando a população total, no entanto com a chegada do inverno muitas colônias morrem, ocasionando uma queda na população total. No entanto, o total da população é sempre crescente, pois não há limitações para o desenvolvimento da densidade no sentido de x positivo.

Efeito sazonal

Como mencionado na seção anterior, em regiões de clima tropical não há grandes variações de temperatura durante o ano. No entanto, as variações no clima são marcadas pela alternância de períodos secos, ricos em recursos, e períodos úmidos mais pobres. As estações úmidas e pobres em recursos são caracterizadas por uma grande quantidade de abandonos [Winston, 1991; Winston, 1992].

Vamos utilizar a capacidade suporte mais uma vez, como uma medida das condições ambientais e considerá-la constante no espaço e periódica no tempo para descrever a variação sazonal dos recursos disponíveis. Isto equivale a considerar o meio espacialmente homogêneo com relação aos recursos existentes com uma variação na qualidade determinada pela estação correspondente a cada geração. Como a capacidade suporte não aparece explicitamente nas equações, vamos torná-la variável com o tempo tomando o parâmetro $\kappa = \kappa_t(x) = 10 \left(0.8 + 0.2 \sin \left[\frac{3\pi}{2}(t + 2) \right] \right)$, que assume os valores 10, 8, 6, 8, 10, 8, 6, 8, 10... correspondentes a verão, outono, inverno, primavera, verão... e assim, sucessivamente.

Como as africanizadas são altamente vulneráveis às variações dos recursos, escolhemos a probabilidade de abandonos como sendo inversamente proporcional à capacidade suporte, ou seja, quando os recursos diminuem há maior probabilidade de ocorrerem abandonos. Neste caso, temos $p_a = p_a^t = 0.5 + 0.5 \sin \left[\frac{3\pi}{2}t \right]$, assumindo os valores 0, 0.5, 1, 0.5, 0, 0.5, ... correspondentes a probabilidade nula de abandonos quando a capacidade suporte é máxima, probabilidade de metade da população abandonar suas posições quando a capacidade decai para 8 e quando a capacidade suporte cai para 6, toda a população realiza abandonos.

Tomamos a distribuição inicial assumindo valores entre 0 e 8, aleatoriamente no intervalo $-25 \leq x \leq 25$ e efetuamos 20 iterações. Os demais parâmetros foram assumidos como

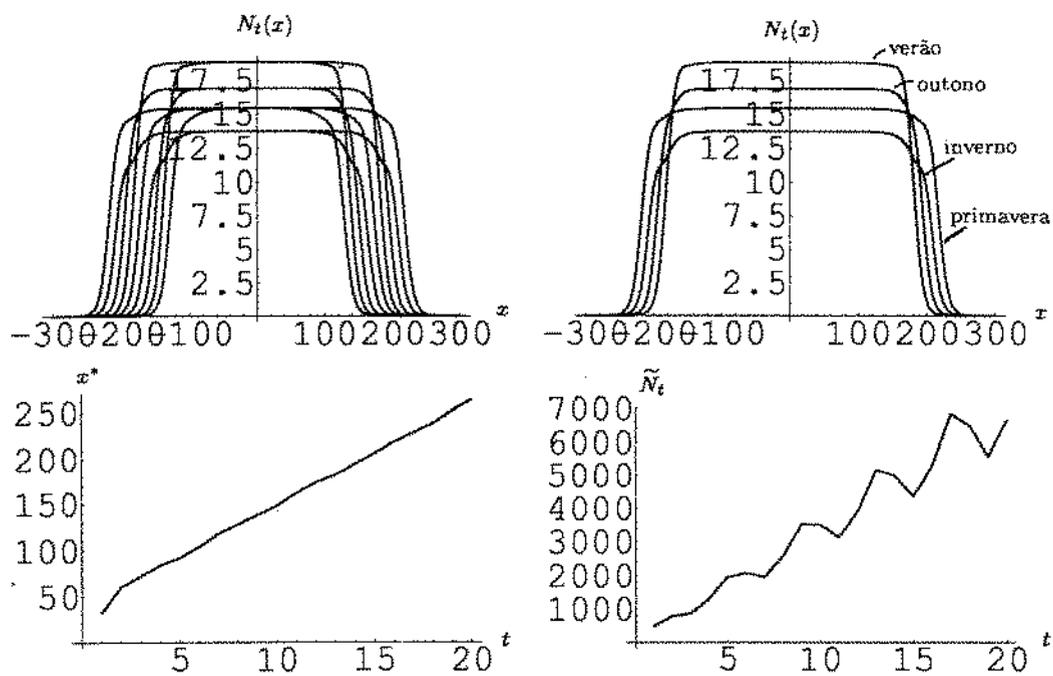


Figura 3.6: (a) Solução frente de onda oscilantes. (b) As quatro configurações adotadas pela solução. (c) Evolução da frente de onda. (d) Evolução da população total.

sendo: $\sigma = 0.7$, $\alpha = 0.01$, $\beta = 12$ e $r = 1.2$.

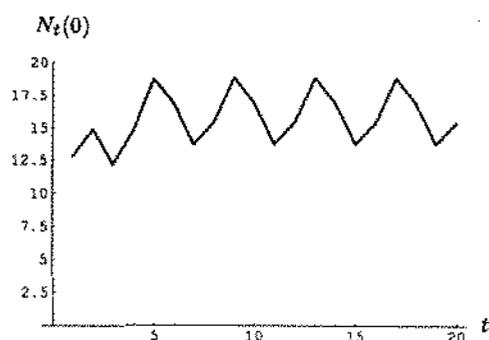


Figura 3.7: *Evolução da densidade populacional no centro de liberação com o tempo.*

Na figura 3.6(a) ilustramos as nove últimas iterações onde observamos oscilações temporais na solução. Nas gerações em que a capacidade suporte é mais alta, a população atinge uma densidade mais elevada. Nas gerações seguintes há uma queda no valor de saturação populacional devido à redução dos recursos. A densidade populacional oscila entre os valores correspondentes da capacidade suporte em cada geração, formando frentes de ondas que se alternam em cada iteração. Na figura 3.6(b), podemos observar as quatro configurações espaciais adotadas pela solução, em iterações consecutivas. O gráfico da figura 3.7 ilustra como evolui a densidade populacional no centro de liberação do processo. Por este gráfico vemos como a densidade populacional oscila com a variação da capacidade suporte, nas áreas colonizadas.

A figura 3.6(c) mostra o deslocamento da frente de onda com o tempo. Como era esperado, durante os períodos em que não há abandonos observa-se um deslocamento da frente discretamente mais lento, a população atinge níveis mais elevados e o avanço se deve apenas aos enxames reprodutivos. Nos períodos em que os recursos são escassos, parte da população já estabelecida abandona suas colméias em enxames que percorrem distâncias superiores às percorridas por enxames reprodutivos e assim, observamos um deslocamento um pouco maior que na geração anterior.

A evolução da população total com o tempo está ilustrada na figura 3.6(d). Observamos

que a população total aumenta de maneira oscilatória. Nos períodos em que os recursos diminuem há uma queda na população total que em seguida, com o aumento dos recursos, volta a crescer.

Para avaliarmos os efeitos dos abandonos sobre a população total e sobre a taxa de expansão da população, realizamos uma simulação com os mesmos parâmetros e a capacidade suporte igualmente periódica com o tempo, porém consideramos ausência de abandonos. Desta forma, a comparação da simulação com e sem abandonos, nesta mesma situação, pode nos revelar a eficiência desta estratégia adotada por esta espécie de abelhas.

A figura 3.8 ilustra os resultados obtidos na simulação sem abandonos. Da mesma forma, o gráfico (a) mostra a solução que oscila entre quatro valores à medida que se expande no espaço. O gráfico (b) mostra os quatro padrões adotados pela solução. Em (c), ilustramos o deslocamento da frente de onda, enquanto no gráfico (d) mostramos a evolução da população total com o tempo. Em todos estes gráficos, observamos o mesmo comportamento qualitativo apresentado pela simulação onde incluímos os abandonos.

A eficiência da estratégia dos abandonos pode ser observada na figura 3.9, onde apresentamos a solução nas quatro últimas iterações ((a) sem abandonos e (b) com abandonos) e fazemos uma comparação da taxa de expansão (c) e da população total (d) para as duas simulações. A simulação que considera os abandonos apresentou uma maior taxa de expansão da frente de onda e a população total, neste caso, assumiu valores mais elevados. Isto confirma a eficiência dos abandonos como uma estratégia de sobrevivência para as abelhas africanizadas.

Taxa de Crescimento e Distância de Vôo

Esta simulação numérica tem o objetivo de avaliar o comportamento da solução com relação à taxa de crescimento intrínseca r . Estabelecemos analiticamente a relação deste parâmetro com a velocidade de propagação para o caso específico em que a probabilidade de abandonos é igual a 1. Queremos agora, verificar a relação de r com a velocidade da frente de onda para casos em que há uma permanência de parte da população adulta em seus sítios originais. A condição de estabilidade (3.4) perde a validade ao incluirmos a dispersão, mas ainda depende da taxa de crescimento intrínseca r .

Vamos supor a capacidade suporte constante no espaço e no tempo e ausência de

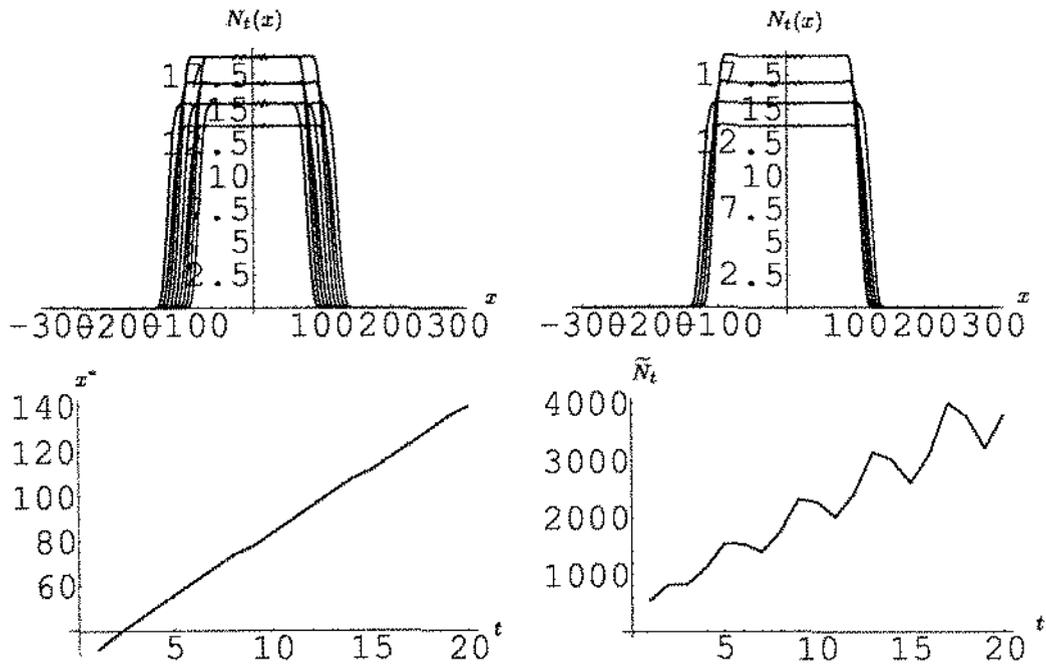


Figura 3.8: (a) Solução frente de onda oscilantes. (b) As quatro configurações adotadas pela solução. (c) Evolução da frente de onda. (d) Evolução da população total.

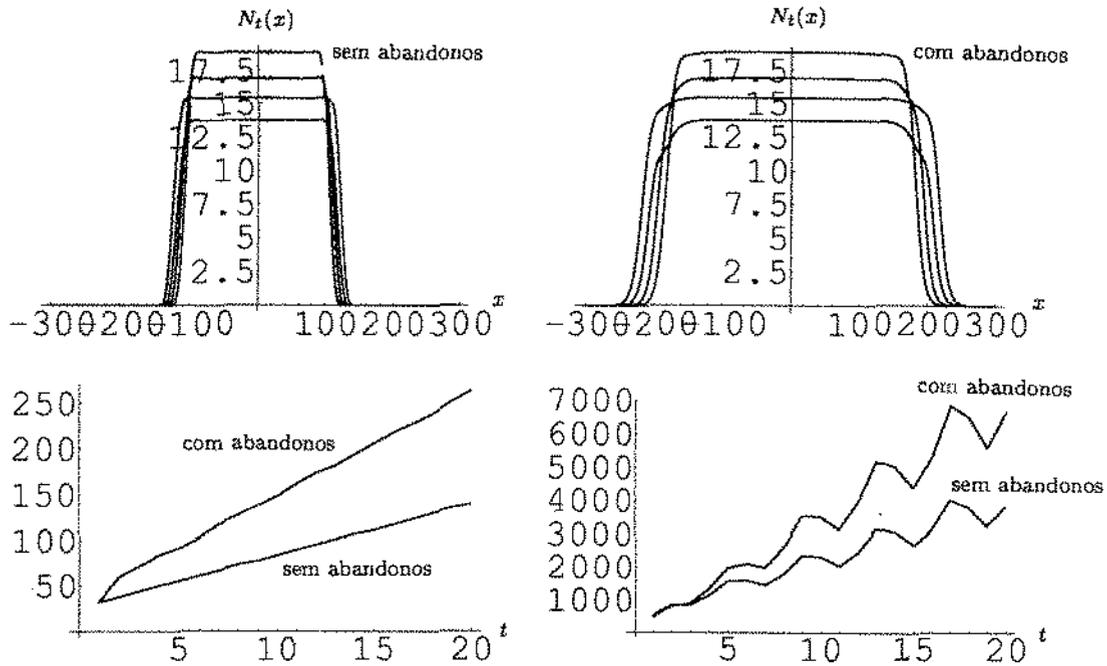


Figura 3.9: Comparação entre a simulação realizada para capacidade suporte variável com o tempo, sem abandonos e com abandonos. (a) Quatro configurações da solução considerando-se $p_a = 0$. (b) Quatro configurações da solução com probabilidade de abandonos inversamente proporcional à capacidade suporte. (c) Comparação da evolução da frente de onda com e sem abandonos. (d) Comparação da evolução da população total para os dois casos.

abandonos. Os parâmetros α , σ , p_a e κ serão fixados em: $\alpha = 0.01$, $\sigma = 0.7$, $p_a = 0$ e $\kappa = 10$ e vamos variar o parâmetro r para avaliar sua relação com a estabilidade da solução e com a velocidade da frente de onda, tomando $r = 0.5$, $r = 1$, $r = 1.5$ e $r = 2$.

Curiosamente, à medida que r cresce, a densidade populacional máxima atingida em cada ponto e o número total de colônias diminuem (ver figura 3.10 (a) e (c)). Isto equivale a dizer que a capacidade suporte da população diminui quando r cresce. Interpretamos este fato da seguinte maneira: O parâmetro r representa a "sensibilidade" da população à pressão populacional, desta forma valores crescentes deste parâmetro descrevem populações que inibem seu crescimento com mais intensidade quando sua densidade começa a aumentar e portanto, a densidade de equilíbrio assume valores mais baixos. Além disso, r está relacionado com o número de indivíduos produzidos em cada geração e a dinâmica de crescimento descreve um processo no qual uma fração de indivíduos sobrevive de uma geração à outra. Pois bem, nos parece razoável e aceitável que uma população que produz um grande número de descendentes em cada ciclo assuma uma densidade de equilíbrio menor que uma população com a mesma taxa de sobrevivência que produz menos descendentes em cada ciclo. Para que o equilíbrio se mantenha, deve haver um balanceamento entre o número de indivíduos sobreviventes e o número de indivíduos produzidos em cada tempo.

Para $r = 1.5$, observamos um pequeno aumento na densidade na frente da onda, já indicando o surgimento de oscilações na solução. Quando tomamos $r = 2$ a solução perde a estabilidade, isto é, a configuração espacial apresenta oscilações que apresentam maior amplitude no centro de liberação (figura 3.10(a)).

A taxa de expansão da população, como esperado e de acordo com os resultados de Kot et al. (1996), aumenta com r . A fig. 3.10(b) ilustra a evolução da frente de onda para diferentes valores da r . À medida que tomamos valores maiores para a taxa de crescimento, a inclinação da curva que descreve a evolução da frente de onda aumenta indicando um aumento na velocidade de expansão da população.

A velocidade de expansão da frente de onda depende não só da taxa de reprodução r , mas também da forma do núcleo de redistribuição [Kot et al., 1996]. Para verificarmos a validade desta afirmação para nosso modelo, realizamos um teste numérico no qual fixamos todos os parâmetros e variamos o parâmetro α que modifica a forma do núcleo de redistribuição. Tomamos os seguintes valores dos parâmetros: $r = 1$, $\sigma = 0.7$, $p_a = 0$

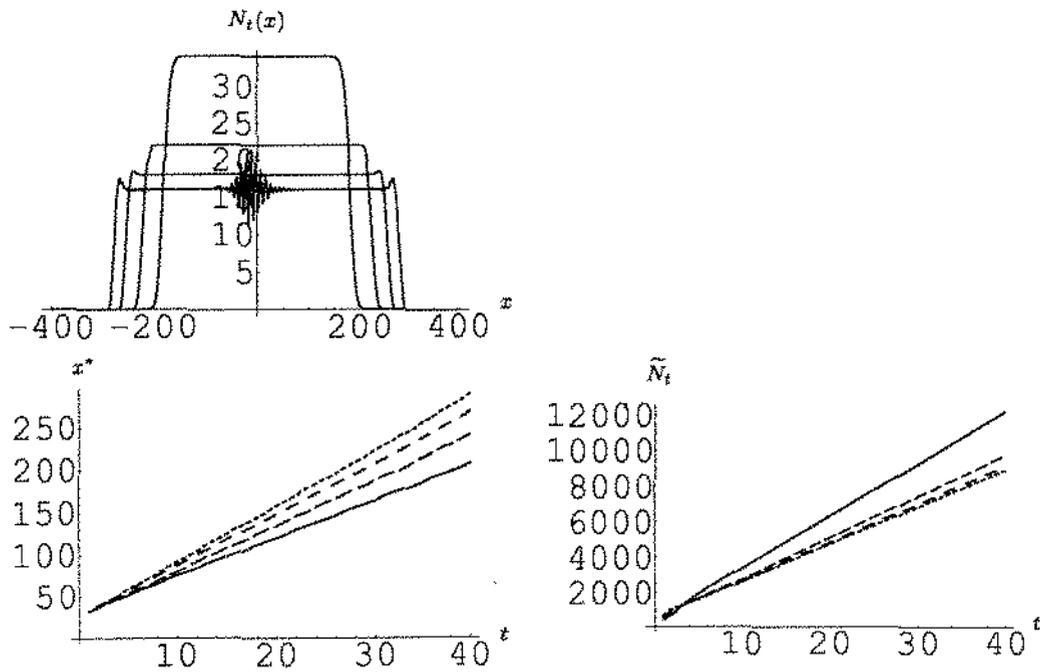


Figura 3.10: (a) Cada curva representa a quadragésima iteração para um respectivo valor de r . A curva mais interior que assume densidade mais elevada corresponde a $r = 0.5$; a curva abaixo desta corresponde ao valor $r = 1$; a seguinte a $r = 1.5$ e, finalmente a curva mais abaixo que apresenta oscilações no centro corresponde a $r = 2$. (b) Evolução da taxa de expansão populacional. A reta mais acima com pontilhado mais fino corresponde ao valor $r = 2$, as curvas mais abaixo correspondem, uma após a outra, a $r = 1.5$, $r = 1$ e $r = 0.5$. (c) Evolução da população total com o tempo. Os pontilhados correspondem aos mesmos valores de r assumidos em (b).

e $\kappa = 10$. A forma do núcleo (3.6) depende do valor de α , à medida que diminuimos este parâmetro o núcleo fica mais espalhado, assumindo valores não nulos em pontos cada vez mais distantes do ponto central. Assim, consideramos os seguintes valores para α , $\alpha = 0.01$, $\alpha = 0.005$ e $\alpha = 0.001$.

Neste caso, a densidade populacional máxima atingida em cada ponto do domínio não é alterada. De fato, o valor de equilíbrio espacialmente homogêneo (3.12) não depende de α (ver figura 3.11(a)). No entanto, a taxa de crescimento da população aumenta à medida que α diminui (ver figura 3.11(c)). Este fato é uma consequência de que os núcleos mais achatados e com "raio de ação" maior provocam um aumento na taxa de expansão da população por representarem situações em que os enxames reprodutivos percorrem distâncias maiores (figura 3.11(b)). Nestes casos, as colônias se espalham mais rapidamente e portanto, à medida que novas regiões são atingidas, a densidade logo aumenta alcançando seu máximo. Os resultados obtidos nesta simulação nos indicam que vôos de longo alcance favorecem o crescimento populacional.

Condição inicial aleatória

Nas simulações realizadas, consideramos uma distribuição inicial das colônias $N_0(x)$ que assume valores entre 0 e 8 no intervalo $-25 \leq x \leq 25$ como na figura 3.12. Isto é, estamos considerando uma condição inicial confinada a uma região limitada do domínio, ou seja, uma função com suporte compacto.

Em todas as simulações, a solução evoluiu para soluções tipo frente de ondas variáveis, oscilantes ou com velocidade e forma constantes, dependendo da situação. Isto significa que a solução é estável, ou seja, variações na distribuição inicial não provocam alterações na configuração final da solução.

3.2 Modelo de Taxia com Relação ao Potencial de Recursos Existentes

Numa escala de observação de centenas de quilômetros as condições ambientais podem se modificar causando uma variabilidade na distribuição dos recursos oferecidos. Podem

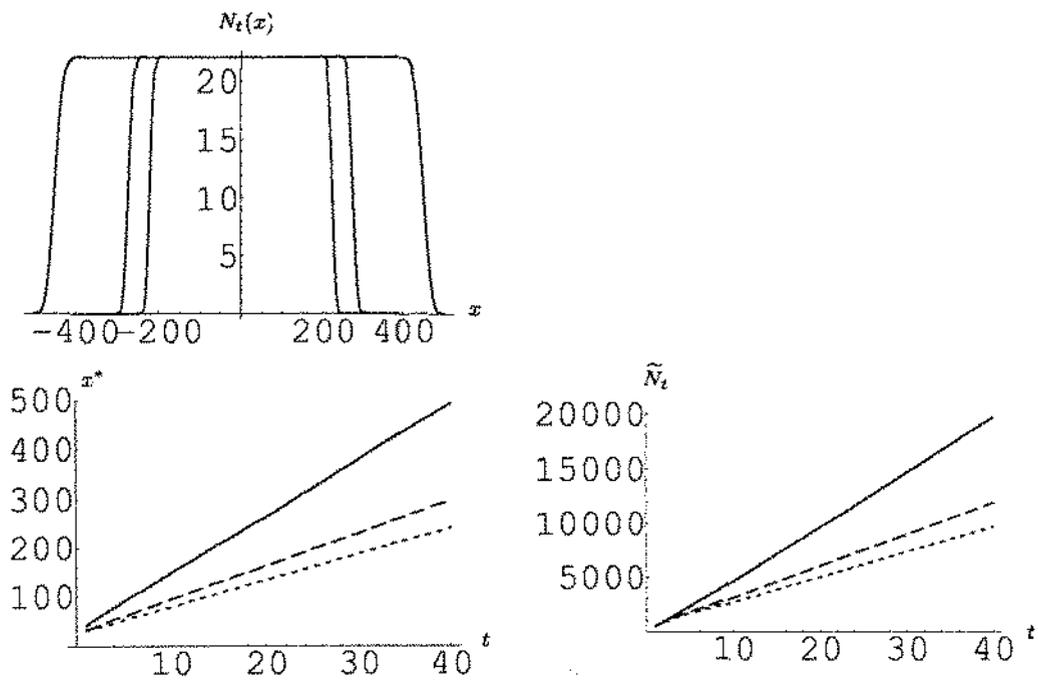


Figura 3.11: (a) Cada uma das curvas representa a quadragésima iteração realizada com os parâmetros $\alpha = 0.01$, $\alpha = 0.005$ e $\alpha = 0.001$. As curvas mais internas representam, respectivamente, os valores maiores de α . (b) Evolução da frente de expansão populacional. (c) Evolução da população total.

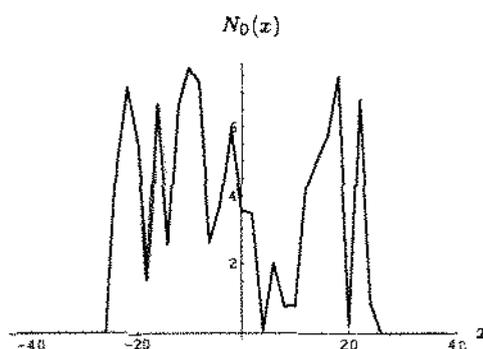


Figura 3.12: *Condição inicial aleatória restrita a uma região limitada do domínio.*

ocorrer faixas de mata nativa intermeadas por plantações, variações geográficas que também podem causar uma distribuição heterogênea dos recursos. Na formação de enxames reprodutivos e de abandonos, a direção do enxame e a posição da instalação da nova colônia são determinadas pelas abelhas escoteiras que fazem um reconhecimento da região e decidem a melhor direção a ser tomada pela colônia dependendo do potencial de cada região [Winston, 1987]. Consideram o potencial de néctar, pólen e/ou água e as condições ambientais, como temperatura e umidade para escolher por uma determinada região.

Movimentos não aleatórios podem ter um efeito importante na dinâmica das africanizadas. Na África do Sul grande parte das colônias migra sazonalmente em direção às plantações de eucalipto (*Eucalyptus grandis*). As plantações estão em áreas que contém uma população marginal de abelhas. Durante a época da florada, as colônias se transferem para as plantações onde são manejadas para exploração de mel [Otis, 1991; Taylor, 1977].

Vamos incluir o fenômeno da taxia por recursos no modelo através de uma modificação no núcleo de redistribuição para abandonos e enxames reprodutivos. A equação (3.1) que descreve o processo de dispersão continua inalterada; são os núcleos $k_a(x, y)$ e $k_r(x, y)$ que serão modificados convenientemente a fim de descrever ou representar a preferência por determinadas regiões em detrimento a outras, isto é, a taxia. Assim, os núcleos $k_a(x, y)$ e $k_r(x, y)$ deixam de ser funções da distância $x - y$ entre os pontos, como na equação (3.5), passando a depender do ponto (x, y) em questão.

Vamos construir um núcleo que represente a movimentação dos indivíduos de acordo com uma qualidade ambiental preestabelecida, tornando maior a probabilidade dos indivíduos se dirigirem para uma região de melhor qualidade que para uma região de qualidade inferior. O núcleo modificado deve considerar uma sobreposição dos seguintes aspectos:

- (i) Colônias em enxames reprodutivos percorrem grandes distâncias antes de se instalar, evitando as vizinhanças de sua colônia original por causa da fertilização intra familiar e da competição;
- (ii) Apesar da migração de longo alcance, os enxames percorrem distâncias limitadas. O traslado e a instalação da nova colônia envolvem gastos de energia, que durante o percurso dos enxames não está sendo reposta;
- (iii) A prospecção de longo alcance permite identificar as regiões onde os recursos são mais favoráveis e
- (iv) As abelhas escoteiras podem detectar a densidade de abelhas em uma região e com isto evitar regiões onde a densidade de colônias é alta e a competição é acirrada.

Todos estes fatores devem ser ponderados para se determinar a probabilidade de uma posição ser escolhida para instalação da nova colônia.

3.2.1 Taxia Simples

Vamos considerar a qualidade do ambiente na posição x , durante a geração t representada pela função $q_t(x)$. Isto é, $q_t(x)$ é uma medida do potencial de cada posição x do espaço na geração t e assim vamos assumir que $0 \leq q_t(x) \leq 1$. Esta função exprime a atratividade de cada posição com relação aos fatores relevantes à sobrevivência da população. Para as abelhas africanizadas vamos considerar a qualidade de uma região determinada pela quantidade de néctar, pólen e água existentes além dos fatores ambientais também restritivos, temperatura e umidade.

A variação temporal da função qualidade descreve as modificações que as estações do ano imprimem aos recursos existentes tornando-os mais ou menos fartos e atrativos, enquanto que a variação espacial representa a heterogeneidade do meio.

A interação abelha-planta é diferente das interações planta-herbívoro de maneira geral, pois as abelhas não consomem ou degradam a planta como muitos insetos herbívoros. Ao contrário, as abelhas beneficiam muitas plantas através da polinização, incluindo diversas plantas cultiváveis como algumas frutas [Winston, 1987], o que contribui ainda mais para a importância econômica e ecológica das abelhas. Neste modelo, no entanto, não vamos considerar a dinâmica abelha-planta, vamos considerar apenas as mudanças na qualidade impostas pelas variações climáticas pois há uma discrepância, para algumas espécies de plantas, entre a escala de tempo de reprodução das colônias e a escala de tempo de desenvolvimento e florada das plantas. Muitas espécies de plantas florescem anualmente enquanto as abelhas africanizadas apresentam gerações de aproximadamente três meses. Desse modo, não vamos considerar nenhuma equação para $q_t(x)$.

Uma primeira opção para incluir no núcleo de redistribuição o fenômeno de taxia é considerar um núcleo modificado da seguinte forma:

$$k_t^{mr}(x, y) = \frac{k(x-y)\chi(q_t(x) - q_t(y))}{\int_{-\infty}^{\infty} k(x-y)\chi(q_t(x) - q_t(y)) dx} \quad (3.19)$$

onde $k(x-y)$ é a função núcleo de redistribuição dependente da distância entre os pontos x e y . Esta função representa a forma pela qual os indivíduos se instalariam se o meio fosse homogêneo e a escolha de novas posições dependesse apenas da distância entre x e y . No caso da dispersão das africanizadas vamos considerar a distribuição de Weibull dupla (3.6) para enxames reprodutivos e a distribuição normal (3.7) para abandonos, como anteriormente. Assim, teremos $k_t^{mr}(x, y)$ o núcleo de redistribuição com taxia para enxames reprodutivos e, $k_t^{ma}(x, y)$ o núcleo de redistribuição de taxia para enxames em abandonos.

A função $\chi(q_t(x) - q_t(y))$ é o que chamamos de função exigência. $\chi(z)$ está definida para $-1 \leq z \leq 1$ pois $0 \leq q_t(x) \leq 1$, assume valores no intervalo $0 \leq \chi(z) \leq 1$ com a forma sigmóide sendo $\chi(0) = 1/2$ como mostra a fig. 3.13. A função $\chi(z) = (1 + \exp(-\lambda z))^{-1}$ por exemplo, apresenta este comportamento. Isto significa que quando $q_t(x) - q_t(y)$ é negativo, isto é, a qualidade no ponto de chegada é menor que a qualidade no ponto original, a função

$\chi(z)$ assume valores muito pequenos representando a baixa probabilidade das colônias migrarem para uma região pior do que a que elas se encontram. À medida que a qualidade no ponto de interesse vai aumentando, a função $\chi(z)$ cresce atingindo o valor $1/2$ quando os recursos do local da colônia e do ponto de provável instalação são os mesmos. Por outro lado, $\chi(z)$ cresce até o valor 1 à medida que aumenta a diferença de qualidade entre os pontos x (de instalação) e y (original), expressando uma maior probabilidade das colônias migrarem para regiões mais favoráveis do aquela em que se encontram. O parâmetro λ determina o quão exigentes ou sensíveis às variações na qualidade as colônias são, deixando a função χ mais ou menos íngreme.

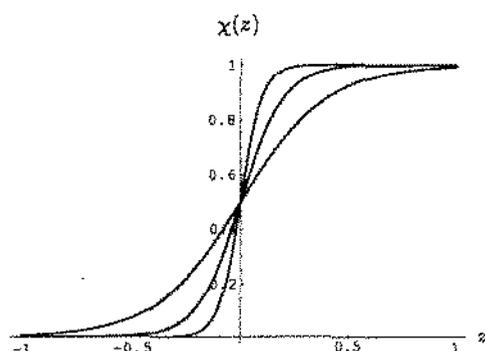


Figura 3.13: *Função exigência para três valores distintos de λ . Indica quão sensíveis são os indivíduos às variações na qualidade ambiental*

Fixado y , $k_t^m(x, y)$ é um núcleo de redistribuição, e portanto, deve satisfazer $\int k_t^m(x, y) dx = 1$. Por esta razão, o termo no denominador aparece normalizando o núcleo. Com o produto $k(x - y)\chi(q_t(x) - q_t(y))$ obtemos um núcleo que descreve a probabilidade de instalação dos indivíduos a uma determinada distância da "colônia mãe" ao mesmo tempo que considera o gradiente de qualidade dando maior probabilidade de deslocamento para a direção das regiões com melhores recursos e rejeitando os locais pobres com maior ou menor intensidade, dependendo da forma da função $\chi(z)$.

A figura 3.14 abaixo faz uma comparação entre o núcleo simples $k(x - y_0)$ sem taxa (linha cheia) e o núcleo modificado $k_t^{mr}(x, y_0)$ (linha pontilhada) para a função qualidade

$q_t(x)$ ilustrada no mesmo gráfico. Este gráfico ilustra a probabilidade de uma colônia que originalmente se encontra na posição y_0 se instalar em cada posição x do domínio. Observamos que o núcleo modificado (linha pontilhada na figura 3.14) não é mais simétrico com relação ao ponto de partida, isto é, há uma maior probabilidade de deslocamento na direção dos pontos em que a qualidade é superior.

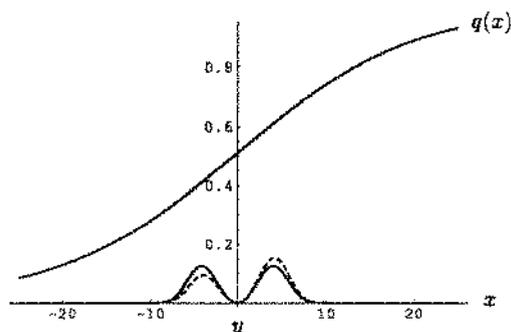


Figura 3.14: Comparação entre o núcleo de redistribuição do modelo simples (linha cheia) e o núcleo de redistribuição do modelo com taxa pelo potencial de recursos (linha pontilhada)

3.2.2 Taxia com Efeito Weber-Fechner

Ao tratarmos de fenômenos de taxia é importante considerarmos a lei de Weber-Fechner para resposta biológica a estímulos. Esta lei estabelece que para que um determinado estímulo seja percebido é necessário que haja uma variação do estímulo proporcional ao próprio estímulo [Stevens, 1970; Rodrigues, 1998]. Se uma colônia estiver numa posição de qualidade baixa, uma pequena variação na qualidade pode provocar uma migração. No entanto, as colônias em posições de qualidade alta necessitam de uma mudança muito maior na qualidade para migrarem com a mesma força que as da situação anterior. Isto é representado matematicamente da seguinte forma: se $q_t(x) - q_t(y)$ é pequeno com relação a $q_t(y)$, haverá baixa probabilidade de uma colônia na posição y migrar para a posição x . No entanto se a diferença $q_t(x) - q_t(y)$ for grande comparada com $q_t(y)$ haverá uma chance muito maior da colônia em y migrar para x .

Vamos incluir o efeito Weber-Fechner no modelo através do núcleo de redistribuição, considerando a função exigência dependente da diferença relativa de qualidade nos pontos de partida e chegada e não mais apenas da diferença absoluta de qualidade nestes pontos. O núcleo de redistribuição k_t^{wf} que inclui o efeito Weber-Fechner fica então na forma

$$k_t^{wf}(x, y) = \frac{k(x - y)\chi\left(\frac{q_t(x) - q_t(y)}{q_t(y)}\right)}{\int_{-\infty}^{\infty} k(x - y)\chi\left(\frac{q_t(x) - q_t(y)}{q_t(y)}\right) dx} \quad (3.20)$$

onde $k(x - y)$, a função distribuição de probabilidade e $\chi(z)$, a função exigência, têm as mesmas características citadas anteriormente. Da mesma forma, $k_t^{wfr}(x, y)$ e $k_t^{wfa}(x, y)$ representam o núcleo com taxa relativa para enxames reprodutivos e o núcleo com taxa relativa para abandonos, respectivamente.

A figura 3.15 abaixo faz uma comparação entre o núcleo de redistribuição com taxa simples e o núcleo de redistribuição com taxa relativa (que inclui o efeito Weber-Fechner). Observamos que este efeito acentua a taxa, isto é, no núcleo k_t^{wf} a probabilidade dos indivíduos migrarem para as regiões melhores é ainda maior que no núcleo k_t^m .

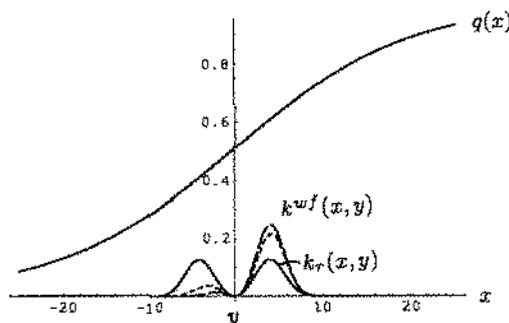


Figura 3.15: Comparação entre os núcleos de redistribuição do modelo com taxa simples e do modelo com taxa Weber-Fechner.

3.2.3 Simulações

Realizamos algumas simulações pelo mesmo procedimento anterior; integramos numericamente a equação (3.1) a partir de uma condição inicial dada com o núcleo de taxia com efeito Weber-Fechner k_t^{wf} dado por (3.20), para diferentes funções de qualidade ambiental.

Nestes testes vamos supor que a qualidade ambiental $q_t(x)$ não varia com o tempo, isto é, vamos considerar $q_t(x) = q(x)$. Nosso objetivo nestas simulações é confirmar a validade do modelo de taxia proposto. Assim, esta simplificação tem o intuito de nos permitir uma melhor análise e avaliação dos efeitos do termo de taxia sobre a solução, sem a interferência de outros fatores. A inclusão da variação temporal na função qualidade é perfeitamente factível e só não a faremos por optarmos pela análise de uma situação mais simples. Além disto, abelhas do gênero *Apis* são generalistas, coletam néctar e pólen de qualquer tipo de flor, abundantes durante o ano todo em regiões de clima tropical.

Vamos considerar a capacidade suporte constante no tempo e variável no espaço, proporcional à função qualidade $q(x)$. Como a capacidade suporte representa a densidade máxima de indivíduos que uma região pode sustentar, é natural que seja diretamente proporcional à qualidade ambiental. Uma região com melhores recursos florais pode sustentar uma população maior que uma região pobre.

Para verificarmos a validade do modelo escolhemos várias formas hipotéticas para a função qualidade. Verificamos o comportamento da solução ao considerarmos a função $q(x)$ crescente, decrescente ou periódica e com isto pudemos analisar a consistência do modelo de taxia proposto.

Os resultados obtidos nas simulações são analisados e interpretados por intermédio de algumas medidas do estado do sistema. Acompanhamos a evolução da frente de onda x^* definida na seção anterior; o número total de indivíduos \bar{N}_t dado pela integral (3.17) e, no caso dos modelos com taxia, calculamos também a qualidade média experimentada em cada iteração. Esta variável, dada por

$$qme_t = \frac{\int_{\Omega} q(x) N_t(x) dx}{\int_{\Omega} q(x) dx \int_{\Omega} N_t(x) dx} \quad (3.21)$$

nos fornece uma avaliação sobre a eficiência das colônias em se fixarem nas regiões com qualidade alta.

Qualidade Crescente

Consideramos uma situação hipotética onde o domínio é dividido em uma região com qualidade alta e uma região com qualidade baixa, sendo que os recursos variam de um patamar ao outro continuamente, como mostra a fig. 3.16. As colônias são liberadas inicialmente na região de pequena qualidade, precisamente na região compreendida entre $-25 < x < 25$, onde os recursos são baixos mas pode-se "sentir" um gradiente de qualidade favorável na direção de x positivo. A figura 3.17 ilustra a função qualidade e o núcleo de redistribuição em diferentes posições do domínio.

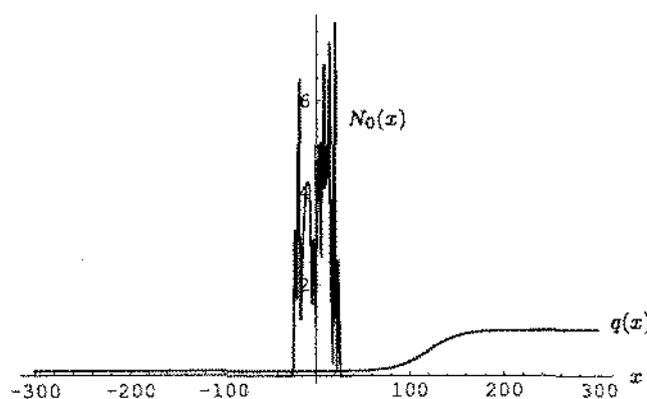


Figura 3.16: *Função qualidade ambiental crescente juntamente com a distribuição inicial das colônias.*

Nossa intenção é observar como se dá a expansão populacional no sentido da qualidade crescente e decrescente, respectivamente. Queremos observar se a inclusão da taxia altera a taxa de expansão da frente de onda quando as colônias estão numa região pobre e podem detectar um aumento de qualidade.

Após iniciado o processo, há um crescimento da densidade populacional que se expande nos dois sentidos do domínio, atingindo densidades máximas diferentes em cada região devido às diferenças na capacidade suporte e na qualidade.

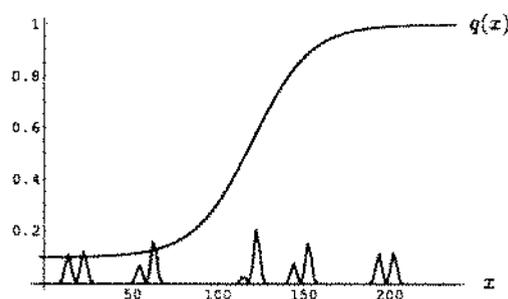


Figura 3.17: Função qualidade $q(x) = \frac{0.9}{1 + \exp\{-0.06(x-120)\}} + 0.1$ juntamente com os núcleos de redistribuição em diferentes partes do domínio. Mostramos neste gráfico como a forma do núcleo de redistribuição se modifica em diferentes pontos com a qualidade.

A frente de onda avança mais rapidamente na região onde há um gradiente positivo de qualidade sendo que ao atingir a região onde a qualidade é alta porém constante, a frente de onda assume velocidade constante. No sentido de x negativo, ao contrário, a qualidade baixa e o gradiente nulo acarretam uma expansão da população com velocidade constante. A fig. 3.18(a) ilustra a solução para as trinta últimas iterações.

A figura 3.18 (c) mostra a evolução da frente de onda nos dois sentidos. Por esta figura observamos uma aceleração (no sentido da qualidade crescente) no início do processo quando $q(x)$ ainda apresenta gradiente não nulo. Ao atingir a região de qualidade constante, a frente de onda assume a forma de uma reta onde a velocidade não varia. Por outro lado, para a frente que se expande no sentido de x decrescente, desde o início do processo nota-se um avanço com velocidade constante.

Isto significa que a taxia atua acelerando (ou freando, como veremos) a expansão da frente de onda somente nas regiões em que há gradiente não nulo de qualidade dentro do raio de percepção das colônias. Este comportamento da solução era esperado pois quando não há gradiente a função exigência assume valor $1/2$ representando o fato de que quando a qualidade é constante no raio de prospecção não há taxia e a posição de instalação depende apenas da distância da posição original.

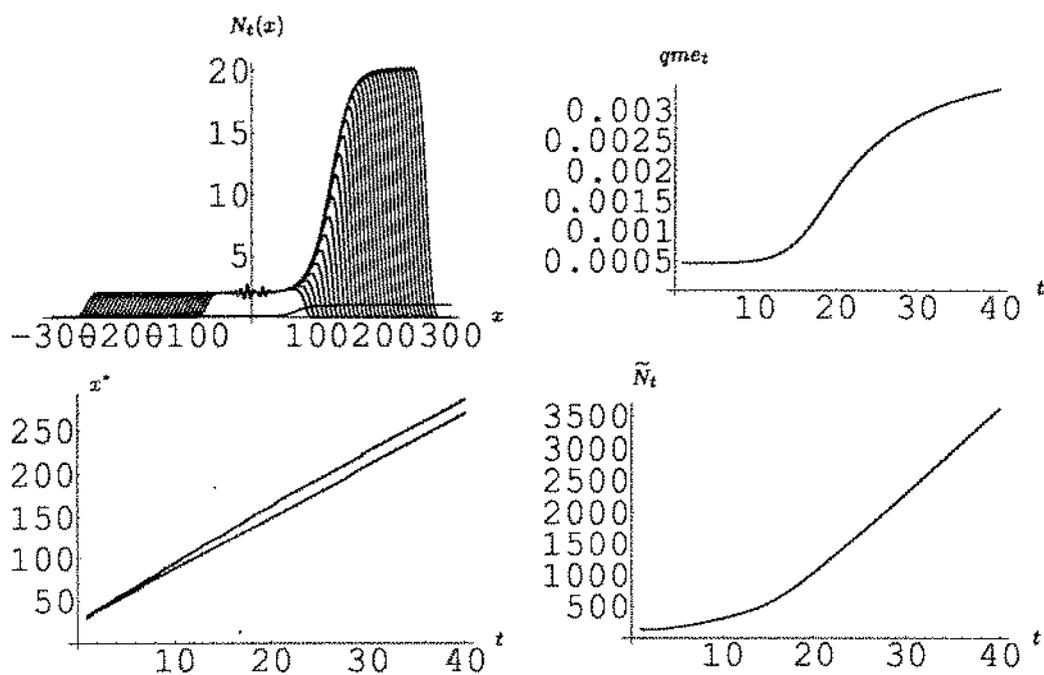


Figura 3.18: Resultado da simulação: (a) ilustra a solução nas 10 últimas iterações; (b) evolução com o tempo da qualidade média experimental; (c) evolução da frente de onda no sentido da qualidade crescente e decrescente e (d) evolução do número total de colônias com o tempo.

A figura 3.18(b) ilustra a evolução com o tempo da qualidade média experimentada, o gráfico mostra inicialmente um valor constante, até que um crescimento rápido é notado quando a população atinge a área onde a qualidade é crescente. Passada esta etapa, quando a população atinge a região de qualidade alta, diminui a taxa de crescimento da *qme* que assume um crescimento bastante lento. A evolução do número total de colônias está ilustrada na fig. 3.18(d). Observamos um crescimento inicialmente lento. Quando a qualidade alta é atingida, há uma aceleração no crescimento populacional seguida de um crescimento linear, correspondente ao avanço da população na região de qualidade constante.

Qualidade Decrescente

Neste teste consideramos a qualidade ambiental com a mesma forma qualitativa que no caso anterior, porém as colônias inicialmente são liberadas na região de qualidade alta, como mostra o gráfico (a) da figura 3.19. Como no caso anterior, a solução rapidamente evolui para soluções tipo frente de ondas viajantes representando a invasão de regiões não colonizadas.

A figura 3.20 ilustra os resultados obtidos. Neste caso, a *qme* sofre um decréscimo brusco referente à região de qualidade decrescente inicialmente encontrada, se mantém em um patamar constante enquanto a frente de expansão permanece freada pelo gradiente negativo de qualidade e volta a cair à medida que a população aumenta na região de qualidade baixa (fig. 3.20(b)).

A população total, ao contrário do caso anterior, inicialmente cresce a uma taxa superior correspondente ao período em que a população habita áreas mais favoráveis. Com a chegada em regiões desfavoráveis, a taxa de crescimento diminui assumindo um valor constante (ver fig. 3.20(d)).

A fig. 3.20(c) ilustra a evolução da frente de onda nos dois sentidos do domínio. Nas regiões de qualidade baixa e gradiente nulo, a frente de onda avança no espaço com a mesma velocidade com que se expande em áreas onde a qualidade é alta porém constante, exatamente como no caso anterior.

No sentido da qualidade alta temos uma reta, o que significa que a população avança com velocidade constante. No sentido de x crescente (qualidade decrescente), a frente

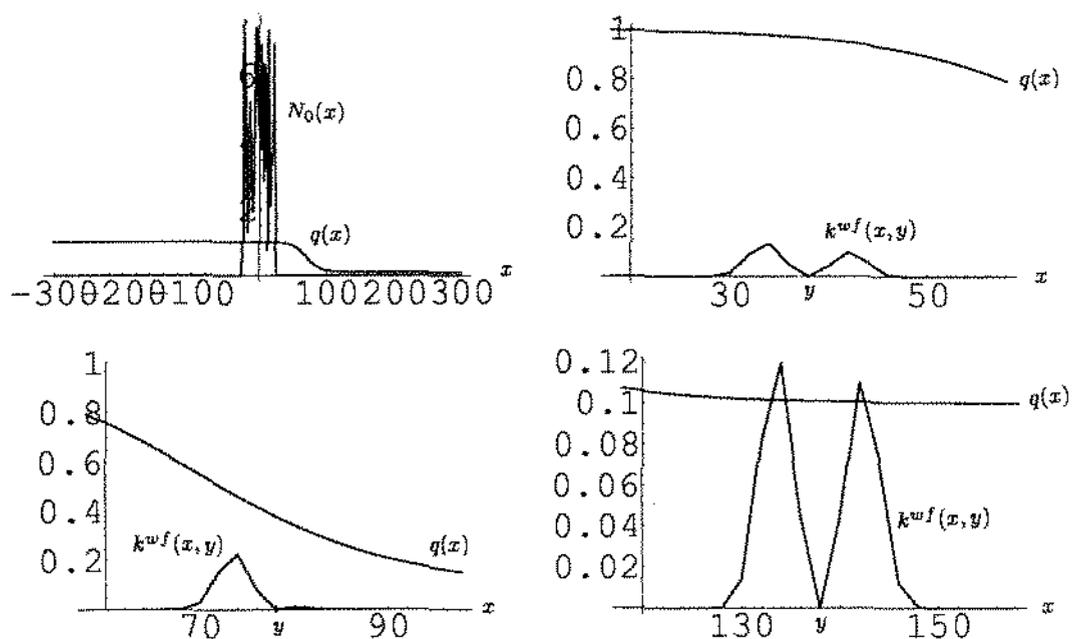


Figura 3.19: (a) Distribuição inicial das colônias e função qualidade do ambiente, $q(x) = 1 - \frac{0.9}{1 + \exp[-0.1(x-70)]}$. (b) Núcleo de redistribuição numa região em que a qualidade é alta. (c) Núcleo de redistribuição na região de transição da qualidade. (d) Núcleo de redistribuição numa região em que a qualidade é baixa.

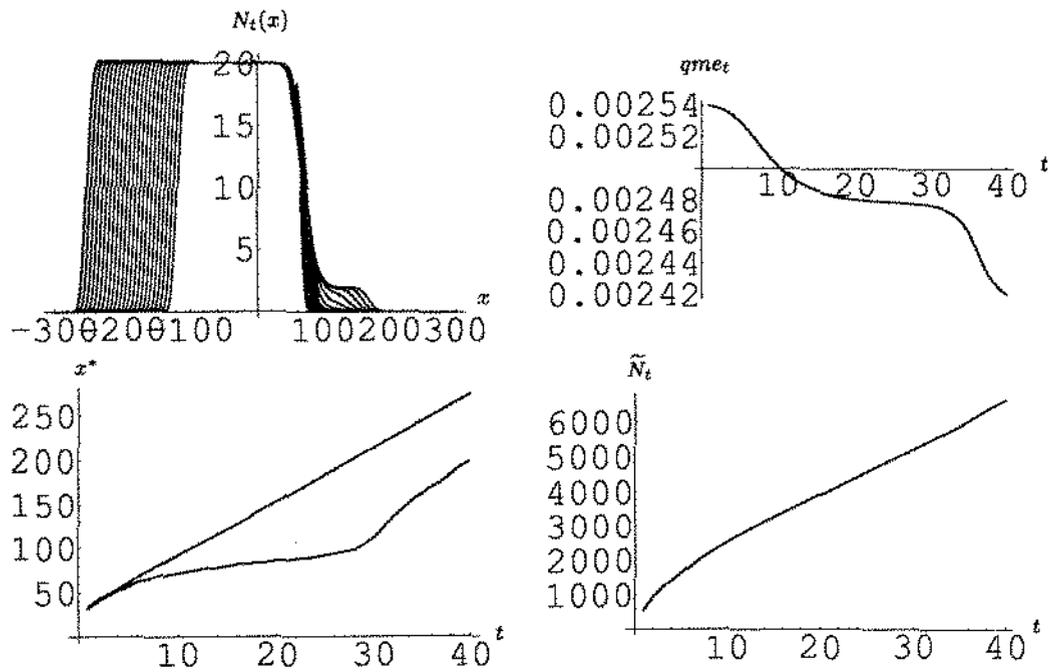


Figura 3.20: Resultado da simulação com $\alpha = 0.08$, $\sigma = 0.7$, $r = 1.2$ e $p_a = 0$, realizadas 40 iterações. (a) Ilustra a solução nas 10 últimas iterações; (b) evolução com o tempo da qualidade média experimentalada; (c) evolução da frente de onda no sentido da qualidade crescente e decrescente e (d) evolução do número total de colônias com o tempo.

de onda se expande inicialmente com a mesma velocidade que no sentido oposto mas logo em seguida a velocidade de expansão cai representado o fato de que a população avança lentamente no sentido da qualidade decrescente. Quando a população atinge a região de qualidade baixa com gradiente nulo, a frente volta a assumir a velocidade de expansão constante do início do processo. As curvas que representam a expansão da frente de onda nos dois sentidos do domínio ficam paralelas nas regiões em que o gradiente da função qualidade é nulo, indicando que a velocidade de expansão varia com o gradiente da qualidade e não com o seu valor.

Os gráficos (b) a (d) da figura 3.19 ilustram a forma qualitativa dos núcleos de redistribuição nas diferentes regiões que explica as variações da velocidade de expansão. No gráfico da figura 3.19(b) a qualidade é alta e apresenta pequena variação o que produz um núcleo quase simétrico. Na figura 3.19(c), mostramos a região onde há grande variação na função qualidade que conseqüentemente produz núcleo de redistribuição bastante assimétrico e desse modo descreve o retardamento da invasão de regiões desfavoráveis. Ao atingir a região de qualidade baixa, a população se expande a uma taxa constante e o núcleo volta a assumir uma forma aproximadamente simétrica (figura 3.19(d)).

Qualidade Periódica

Consideramos agora, uma situação em que a qualidade varia no espaço continuamente, alternando entre uma região de boa qualidade e uma região de qualidade ruim, por exemplo como a função seno ilustrada na figura 3.21. Nesta situação, a população cresce e se estabelece em um padrão espacial não homogêneo que varia de acordo com a qualidade e capacidade suporte de cada ponto. Ao mesmo tempo, se expande nos dois sentidos do domínio, sendo que a velocidade de deslocamento também depende do meio.

Podemos observar na fig. 3.22 (c), que a frente de onda evolui de maneira periódica, com períodos de avanço rápido seguido de uma expansão mais lenta, correspondente às regiões com potencial favorável e desfavorável, respectivamente. Do mesmo modo, a população total evolui com o tempo alternando períodos de crescimento rápido e períodos de crescimento mais lento, como resultado da variação da qualidade.

A qualidade média experimentada, por sua vez, apresenta uma oscilação amortecida. A população, liberada a partir da origem, inicialmente atinge uma área de qualidade baixa, o

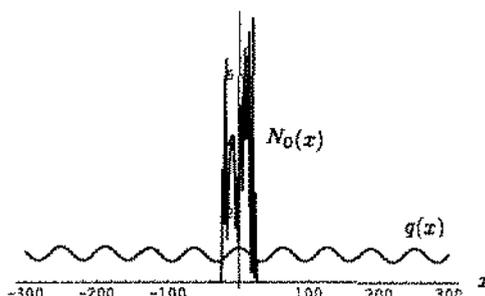


Figura 3.21: Função qualidade periódica dada pela expressão $q(x) = 0.2\text{Sen}[0.1(x + 15)] + 0.8$, juntamente com a distribuição inicial das colônias.

que confere um rápido decréscimo na qme . Em seguida, as colônias na frente de onda atingem regiões com condições mais favoráveis, o que causa um aumento também rápido desta variável. No entanto, à medida que a população se estabelece, formando uma configuração estável nas áreas afastadas da frente de onda, as oscilações diminuem e a qualidade média experimentada oscila com menor amplitude.

Vamos modificar esta simulação acrescentando uma probabilidade de ocorrerem abandonos. Como argumentado anteriormente, é natural considerarmos os abandonos dependentes da qualidade de cada região [Winston, 1992; Otis, 1991]. Como neste caso a qualidade varia espacialmente, vamos ter a probabilidade de abandonos $p_a = p_a(x)$. Vamos supor uma maior probabilidade de abandonos nas regiões de recursos escassos e, uma probabilidade de abandonos baixa nas regiões ricas em recursos. Podemos considerar, por exemplo,

$$p_a(x) = a \exp[-bq(x)], \quad (3.22)$$

ilustrada na figura 3.23 (linha contínua) para $a = 30$ e $b = 6$, juntamente com a função qualidade (linha tracejada).

A figura 3.24 ilustra os resultados obtidos nesta simulação. Em (a) temos o gráfico da solução obtida nas vinte últimas iterações; em (b) ilustramos a qualidade média experi-

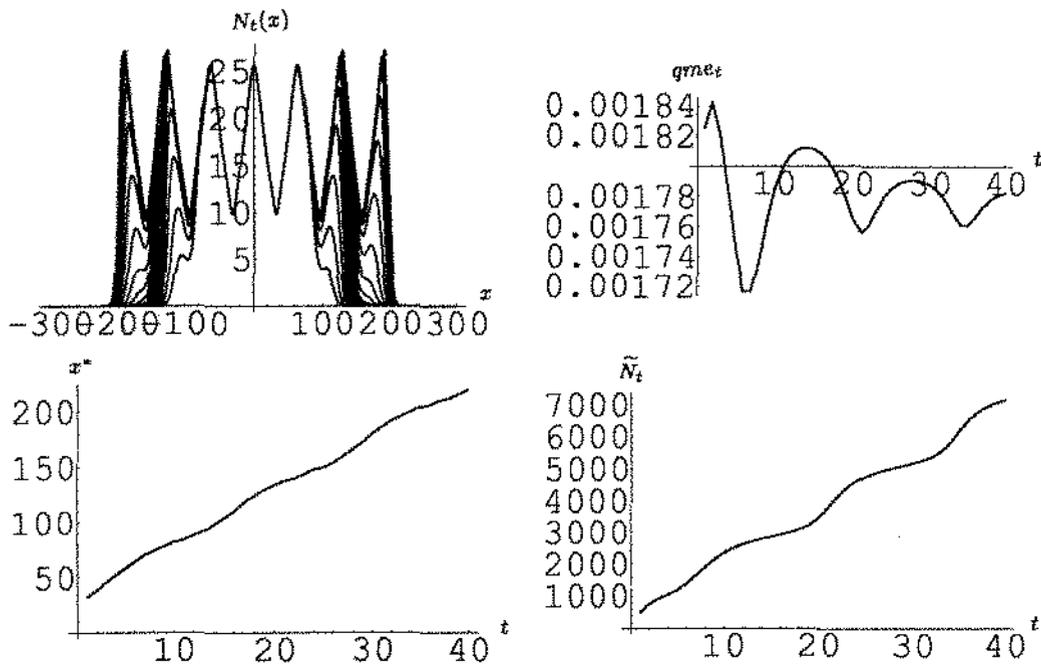


Figura 3.22: (a) Solução frente de ondas viajantes; (b) evolução da qualidade média experimentada com o tempo; (c) evolução da frente de onda na direção de x crescente e (d) evolução da população total. Os parâmetros utilizados foram: $\alpha = 0.01$, $\sigma = 0.7$, $r = 1$ e $p_a = 0$, tendo sido realizadas 40 iterações.

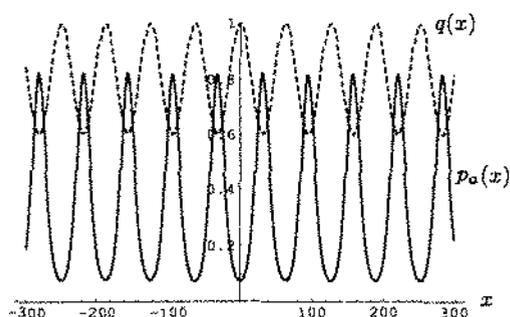


Figura 3.23: A linha contínua representa a probabilidade de ocorrerem abandonos em cada posição dependendo da qualidade da posição (linha tracejada).

mentada; em (c) a evolução da frente de onda e em (d) a variação da população total com o tempo.

Uma comparação desta simulação com o teste anterior (sem abandonos) está ilustrada na figura 3.25. Esta figura mostra, mais uma vez, a eficiência da estratégia dos abandonos com relação à taxa de expansão da população (c), taxa de crescimento populacional (d) e com relação à capacidade de se instalar nas melhores regiões (b). Na figura 3.26(a) a curva mais exterior que apresenta amplitude de oscilações maiores corresponde à solução da simulação que inclui abandonos. Nesta curva, a densidade populacional é maior nas regiões mais favoráveis e menor nas posições de qualidade baixa. Quando incluimos os abandonos ao modelo, a solução obtida exprime o fato das colônias se instalarem nas melhores posições, o que causa um aumento na qualidade média experimentada.

Em enxames de abandonos os indivíduos percorrem maiores distâncias e instalam-se em regiões mais afastadas, o núcleo de redistribuição para estas situações assume probabilidades de instalação não nula para distâncias maiores que o núcleo de redistribuição de enxames reprodutivos e portanto há um aumento na taxa de expansão da população [Kot et al., 1996], conseqüentemente a taxa de crescimento da população também é maior.

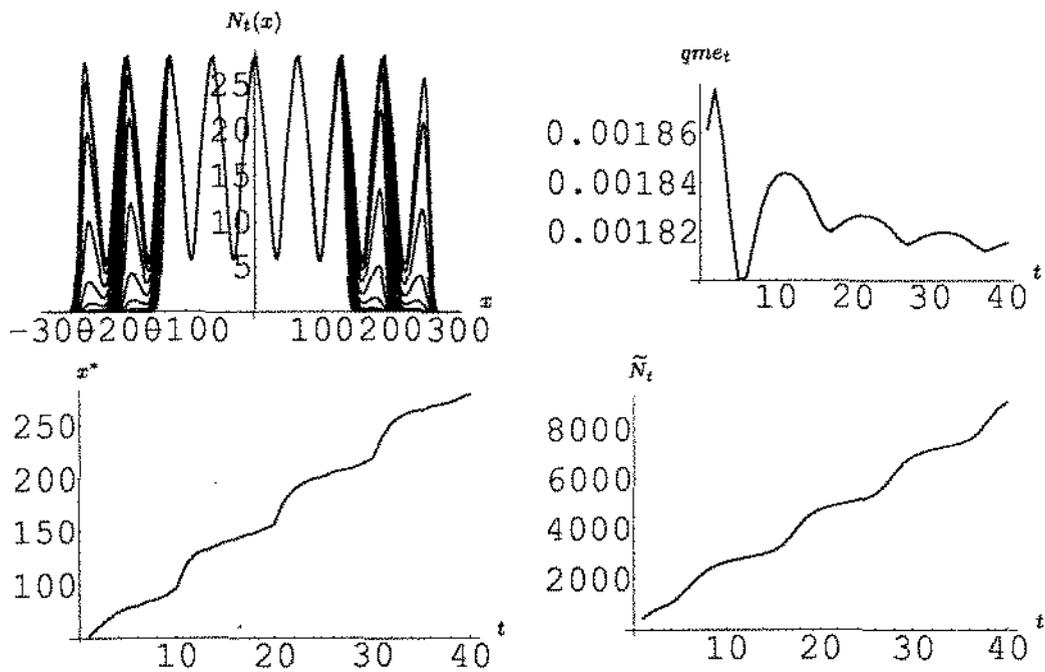


Figura 3.24: (a) Solução frente de ondas viajantes com inclusão de abandonos; (b) variação da qualidade média experimentada com o tempo; (c) evolução da frente de onda e (d) evolução da população total. Os parâmetros utilizados foram: $\alpha = 0.01$, $\sigma = 0.7$, $r = 1$ e $p_a = p_a(x) = 30 \exp[-6q(x)]$, tendo sido realizadas 40 iterações.

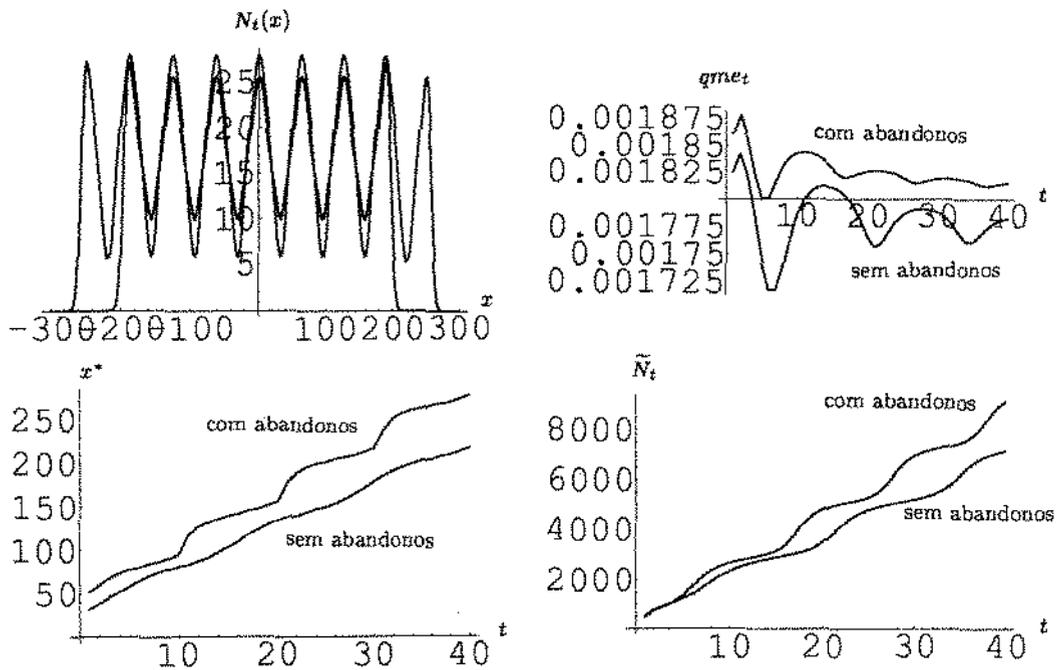


Figura 3.25: (a) Configuração da solução frente de ondas viajantes após 40 iterações das simulações com e sem abandonos. A curva mais interior, apresenta menor amplitude das oscilações e corresponde à simulação sem abandonos; (b) variação da qualidade média experimentada com o tempo nos dois casos. A curva mais acima corresponde à simulação na qual os abandonos são incluídos. (c) Evolução da frente de onda na direção de x crescente com abandonos (curva mais acima) e sem abandonos (curva mais abaixo) e (d) evolução da população total. A curva superior corresponde à simulação que inclui os abandonos.

3.3 Modelos de Taxia com Relação aos Recursos Disponíveis

Para explicarmos a rápida expansão das africanizadas vamos considerar, além do movimento orientado de longo alcance, o fato de que os enxames de africanizadas movem-se preferencialmente na direção de áreas ainda não colonizadas, isto é, para além da frente de colonização onde os recursos ainda não estão sendo explorados.

Na frente de colonização há um decréscimo na densidade de colônias que produz um gradiente de recursos que é percebido pelos enxames, possivelmente através do formidável mecanismo de prospecção de longo alcance realizado pelas abelhas escoteiras [Ratinieks, 1991].

Desse modo vamos considerar a taxia não mais com relação ao potencial de recursos existentes, mas com relação ao potencial de recursos disponíveis ou excedentes, isto é, uma taxia que considera não apenas os recursos de uma região mas também o quão habitada ela é.

Regiões com alta qualidade de recursos mas com alta densidade populacional serão consideradas desfavoráveis por conter recursos que já estão sendo explorados. Serão consideradas favoráveis, as regiões de alta qualidade onde os recursos ainda possam ser explorados satisfatoriamente, isto é, onde a densidade populacional é baixa. Portanto, ao escolher um novo sítio para instalação, deve haver um balanço, ou uma ponderação entre a distância deste novo sítio à colônia original, a qualidade dos recursos florais e a densidade populacional nesta posição.

Para incluímos este efeito ao modelo, vamos supor que a densidade populacional modifica a qualidade ambiental resultando em uma diminuição da qualidade, não no sentido de destruição mas no sentido de provocar uma diminuição da atratividade da região. Em cada posição x a qualidade $q_t(x)$ sofrerá (ou não) uma "exploração" ou diminuição da atratividade que depende da densidade populacional em cada ponto. Assim teremos, a cada geração, um núcleo de redistribuição de taxia não mais com relação à qualidade ambiental $q(x)$, mas com relação à qualidade disponível $d_t(x)$:

$$k_t^d(x, y) = \frac{k(x - y)\chi\left(\frac{d_t(x) - d_t(y)}{d_t(y)}\right)}{\int_{-\infty}^{\infty} k(x - y)\chi\left(\frac{d_t(x) - d_t(y)}{d_t(y)}\right) dx} \quad (3.23)$$

onde

$$d_{t+1}(x) = q(x) \exp(-\mu N_t(x)) \quad (3.24)$$

é a equação que atualiza a qualidade ambiental a cada instante e incorpora a "exploração" dos recursos, a qual privilegia a escolha de áreas ricas em recursos e baixa densidade populacional para instalação de novas colônias e portanto, imprime um movimento na direção de regiões ainda não colonizadas.

O núcleo de redistribuição neste caso varia com o tempo, uma vez que a cada geração, a variação da densidade populacional modifica a função qualidade e portanto modifica a disponibilidade de recursos em cada posição.

Observamos que estamos considerando apenas uma exploração local de recursos. As colônias instaladas na posição x estão extraindo, e portanto modificando apenas os recursos da posição em que se encontram. Poderíamos considerar uma exploração não local dos recursos, uma vez que a coleta de pólen e néctar se dá num raio de até 10 quilômetros a partir de cada colônia [Roubik, 1989; Winston, 1987]. A inclusão de uma exploração não local implicaria em modificações na formulação da função disponibilidade. Vamos optar pela simplicidade e assumir apenas uma exploração local de recursos.

A equação que descreve a dispersão da população de africanizadas fica, então, na forma

$$N_{t+1}(x) = \sigma(1 - p_a) N_t(x) + p_a \sigma \int_{-\infty}^{\infty} k_t^{da}(x, y) N_t(y) dy + \int_{-\infty}^{\infty} k_t^{dr}(x, y) f(N_t(y)) dy. \quad (3.25)$$

onde k_t^{da} é o núcleo de redistribuição de taxia com relação à qualidade disponível dos enxames em abandonos na geração t e, k_t^{dr} é o núcleo de redistribuição de taxia com relação à qualidade disponível dos enxames reprodutivos, também na geração t . Os demais parâmetros envolvidos continuam com o mesmo significado estabelecido anteriormente.

3.3.1 Simulações

Estas simulações têm o objetivo de avaliar qual das estratégias propostas é a mais adequada e melhor reproduz o comportamento de dispersão das abelhas africanizadas. Isto é, queremos investigar se as modificações que introduzimos no núcleo de redistribuição realmente conferem à solução uma velocidade de expansão populacional mais rápida e se estas modificações representam um benefício para o crescimento da população. Faremos então, uma comparação dos modelos propostos: o modelo de taxa simples, taxa por recursos disponíveis e este último acrescido dos abandonos.

Mais uma vez, em benefício da análise dos resultados, iremos supor a qualidade ambiental constante com o tempo. Apenas o efeito da "exploração" irá modificar a qualidade. A capacidade suporte foi considerada proporcional à qualidade ambiental, isto é, consideramos $\kappa = \kappa(x) = 10q(x)$ o que implica em uma variação proporcional na capacidade suporte da população dada por (3.3).

Como a taxa atua apenas em funções que apresentam gradiente não nulo, vamos considerar a qualidade ambiental periódica como, por exemplo, uma função seno para verificarmos os efeitos da taxa por recursos disponíveis. Em todos os testes realizamos algumas medidas para análise e interpretação dos resultados: evolução da população total \bar{N}_t , evolução da qualidade média experimentada qme_t e da frente de onda x^* .

Qualidade Periódica

Neste teste consideramos a qualidade do ambiente dada pela função periódica $q(x) = 0.2\text{Sen}[0.1(x + 15)] + 0.8$ sendo que o processo foi iniciado com a população distribuída aleatoriamente no intervalo $-25 < x < 25$. Os demais parâmetros são: $\alpha = 0.001$, $r = 1$, $\sigma = 0.7$, $p_a(x) = 0$ e $\mu = 0.25$.

Como nos casos anteriores, a população cresce e se expande nos dois sentidos do domínio na forma de frentes de invasão. A população assume uma distribuição espacial não homogênea, oscilando com o mesmo período que a função qualidade, com seus picos correspondendo aos valores de máximo da função $q(x)$ (ver fig. 3.26(a)).

Neste caso não se nota tanta variação na velocidade da frente de onda, a frente acelera discretamente nas regiões de qualidade crescente e há uma desaceleração igualmente pe-

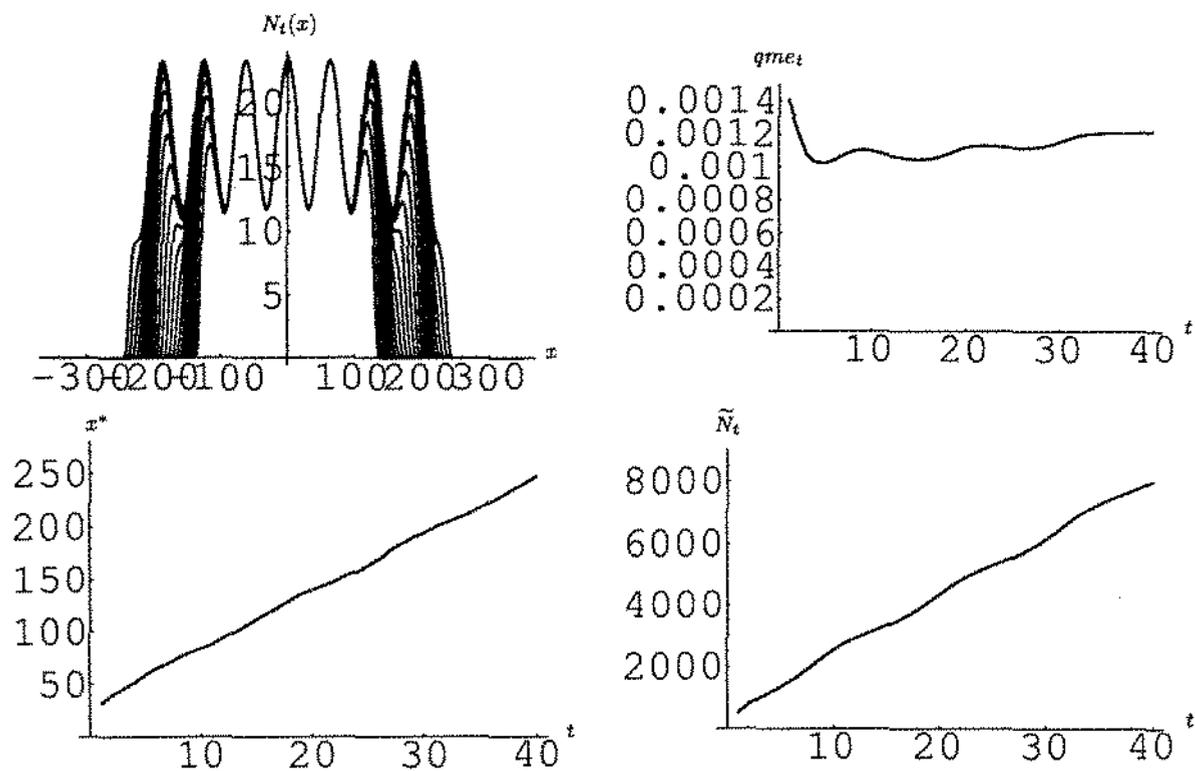


Figura 3.26: Solução obtida com o modelo de taxa por recursos disponíveis com qualidade tipo seno: (a) As vinte últimas iterações; (b) evolução da qualidade média experimentada; (c) frente de onda nos dois sentidos do domínio e (d) evolução da população total com o tempo.

quena onde o gradiente da qualidade é negativo. Isto significa que este modelo representa a tendência maior em se deslocar nas direções não ocupadas ainda que tenham qualidade inferior. A fig. 3.26(c) ilustra a evolução da frente de invasão.

A qualidade média experimentada apresenta uma oscilação com amplitude decrescente, como mostra a fig. 3.26(b). A fig. 3.26(d) ilustra a evolução da população total. O número total de colônias é sempre crescente, sendo que também se nota uma variação na taxa de crescimento.

A função disponibilidade $d_t(x)$ varia com o tempo evoluindo para uma função de mesmo período que a função qualidade $q(x)$, porém assume valores mais baixos que a função $q(x)$ e tem menor amplitude.

Abandonos

Vamos incluir o fenômeno de abandonos ao caso anterior e comparar os dois testes. Para verificar se também neste caso, esta é uma estratégia favorável à população, no sentido de possibilitar um aumento da sua densidade e de sua taxa de expansão, vamos considerar agora, a probabilidade de ocorrerem abandonos em cada posição como sendo dependente da função disponibilidade na respectiva posição, em cada etapa do tempo. Os abandonos devem ser praticamente inexistentes nas posições em que a disponibilidade de recursos é alta, aumentando à medida que diminuem os recursos disponíveis. Como a função disponibilidade varia com o tempo, temos $p_a = p_a^t(x)$ dado por exemplo, por

$$p_a^t(x) = a \exp[-bd_t(x)]. \quad (3.26)$$

Mantivemos os mesmos parâmetros da simulação anterior, modificando apenas o parâmetro do núcleo de redistribuição de abandonos, $\beta = 9$.

A função qualidade é modificada a cada iteração, produzindo uma função disponibilidade diferente a cada geração. À medida que a população se expande, a função qualidade é deformada em áreas cada vez maiores. A configuração da disponibilidade ao final de 40 iterações está ilustrada na figura 3.27(b), onde a curva pontilhada representa a função qualidade original modificada pela exploração da população instalada nesta região. Nas posições mais exteriores do domínio, ainda não atingida pela população, a função disponibilidade se iguala à qualidade, assumindo valores maiores que nas áreas colonizadas.

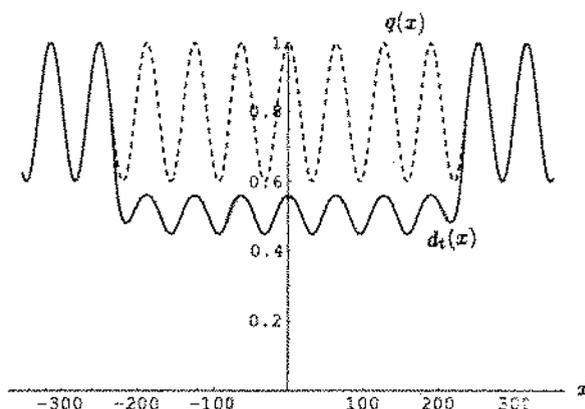


Figura 3.27: Função disponibilidade na última iteração. A linha pontilhada representa a função qualidade, que foi modificada.

Após quarenta iterações, a população assume uma distribuição espacial não homogênea com o mesmo período que a função disponibilidade, com seus máximos locais correspondendo aos máximos da função $d_t(x)$, que são os mesmos que os da solução para o caso em que não ocorrem abandonos. A figura 3.28(a) ilustra as últimas vinte iterações, em (b) mostramos a qualidade média experimentada, no gráfico (c) a evolução da frente de onda e em (d) a evolução da população total.

Comparação dos Modelos Propostos

É interessante neste momento, compararmos os modelos propostos e avaliarmos se realmente produzem os efeitos esperados. Vamos realizar duas comparações: (i) o modelo de taxia por recursos existentes com o modelo de taxia por recursos disponíveis (ambos sem abandonos) e (ii) o modelo de taxia por recursos disponíveis com e sem abandonos.

Vamos considerar a qualidade ambiental como sendo a qualidade periódica utilizada anteriormente, isto é, $q(x) = 0.2\text{Sen}[0.1(x + 15)] + 0.8$. Os outros parâmetros foram mantidos os mesmos para todos os casos: a capacidade suporte foi considerada constante no tempo e variável no espaço, proporcional à função qualidade fazendo $\kappa = \kappa(x) = 10q(x)$; taxa de sobrevivência $\sigma = 0.7$; taxa de crescimento $r = 1$; parâmetro do núcleo de redistribuição para enxames reprodutivos $\alpha = 0.01$ e para abandonos $\beta = 9$; parâmetro de "exploração" da qualidade $\mu = 0.1$ e a probabilidade de abandonos (3.22) ou (3.26)

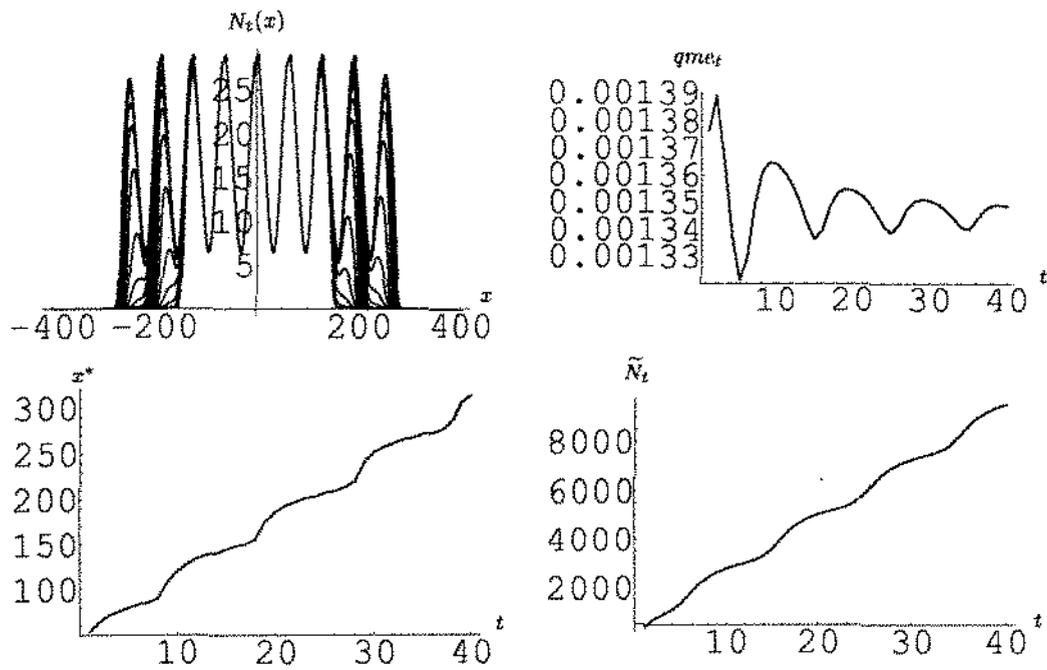


Figura 3.28: Solução obtida com o modelo de taxis por recursos disponíveis com abandonos para qualidade tipo seno. (a) As vinte iterações finais; (b) evolução da qualidade média experimentada; (c) frente de onda nos dois sentidos do domínio e (d) evolução da população total com o tempo.

quando forem incluídos abandonos.

Taxia por Recursos Existentes e Taxia por Recursos Disponíveis A figura 3.29 mostra concomitantemente, os resultados obtidos nas simulações que consideram taxia por recursos existentes e taxia por recursos disponíveis. Nestes gráficos, as linhas pontilhadas representam a taxia simples por recursos e as linhas contínuas representam taxia por recursos disponíveis.

No gráfico da figura 3.29(a) mostramos a configuração final da população após 40 iterações. Nos modelos de taxia por recursos disponíveis a densidade populacional nos picos de qualidade é levemente mais baixa e um pouco mais alta nas posições de mínimo da qualidade em comparação com o modelo de taxia simples.

A qualidade média experimentada é mais baixa no modelo que considera disponibilidade de recursos, como mostra a figura 3.29(b). A frente de onda para os dois casos está ilustrada na figura 3.29(c) onde observamos não haver diferença entre a taxa de expansão para os dois modelos. A população total por sua vez, é ligeiramente inferior no modelo de taxia simples (figura 3.29(d)).

Observamos aqui a importância do parâmetro μ e da escala do núcleo de redistribuição nos resultados. Quando aumentamos o efeito de exploração da população, isto é, quando a densidade de colônias em uma região causa maior rejeição daquela região, observamos uma maior taxa de expansão no modelo que considera recursos disponíveis em comparação com o modelo de taxia simples (ver figura 3.30). Da mesma forma, quando supomos que as abelhas escoteiras conseguem "perceber" a variação da qualidade disponível em um raio maior, os efeitos da disponibilidade também ficam mais salientes e, as diferenças entre os resultados obtidos com os dois modelos ficam evidentes (figura 3.31). A disponibilidade produz um aumento na taxa de expansão e na taxa de crescimento da população.

Modelo de Taxia por Recursos Disponíveis com e sem Abandonos Neste caso também observamos uma diferença significativa nos resultados obtidos. A população se expande e coloniza novas áreas mais rapidamente quando a estratégia dos abandonos é adotada. Os gráficos da figura 3.32 mostram a solução ao final de 40 iterações (fig. 3.32(a)), a qualidade média experimentada (fig. 3.32(b)), a evolução da frente de onda (fig. 3.32

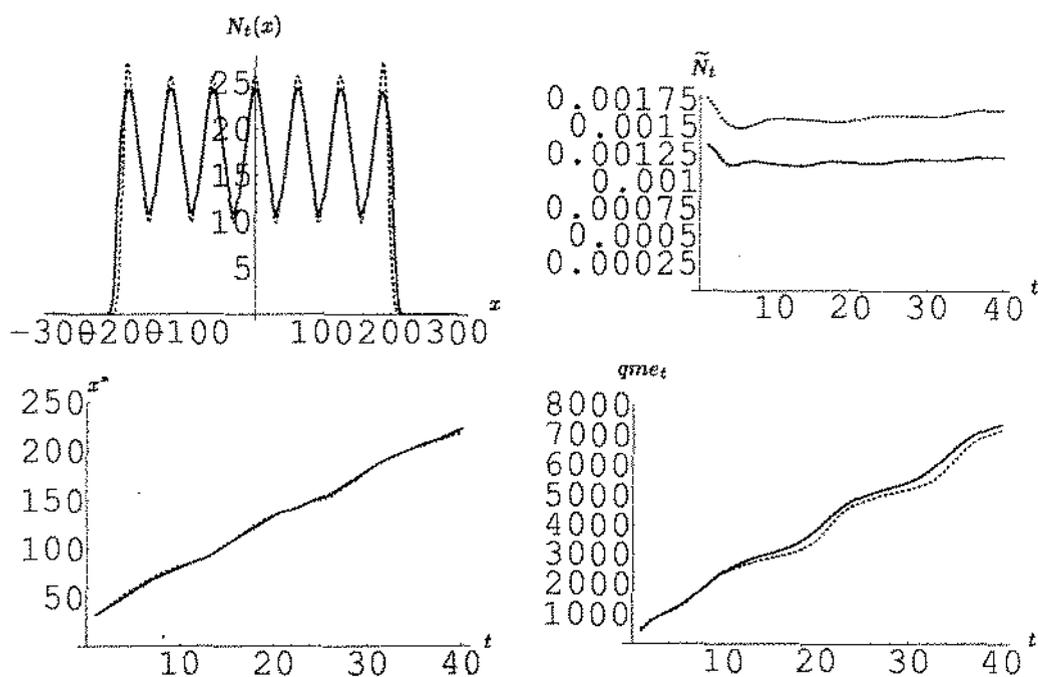


Figura 3.29: Comparação entre o modelo de taxa por recursos (linha pontilhada) e o modelo de taxa por recursos disponíveis (linha cheia) para qualidade tipo seno; $\mu = 0.1$ e $\alpha = 0.01$. (a) A solução $N_t(x)$ na última iteração; (b) evolução da qualidade média experimental; (c) frente de onda e (d) população total.

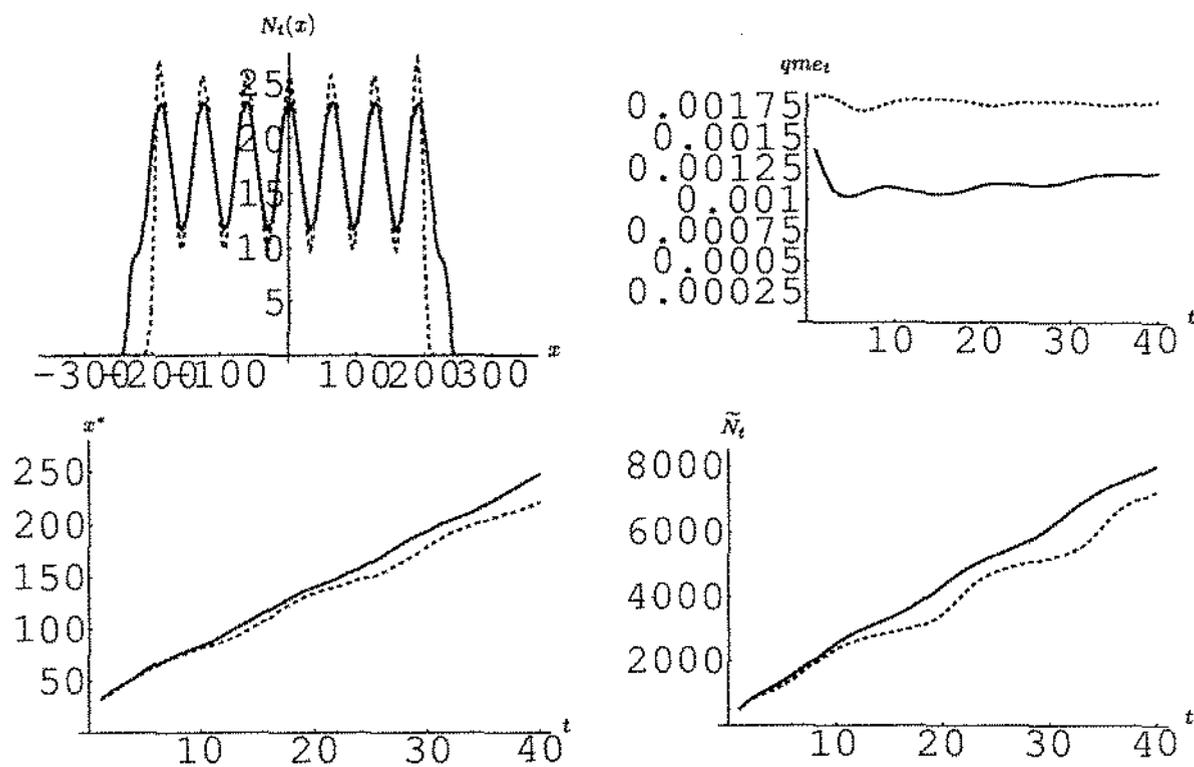


Figura 3.30: Comparação entre o modelo de taxa por recursos existentes (linha pontilhada) e o modelo de taxa por recursos disponíveis (linha cheia) para qualidade tipo seno para $\mu = 0.25$ e $\alpha = 0.01$. (a) A solução $N_t(x)$ dos dois modelos na iteração final; (b) evolução da qualidade média experimentalada; (c) frente de onda e (d) evolução da população total.

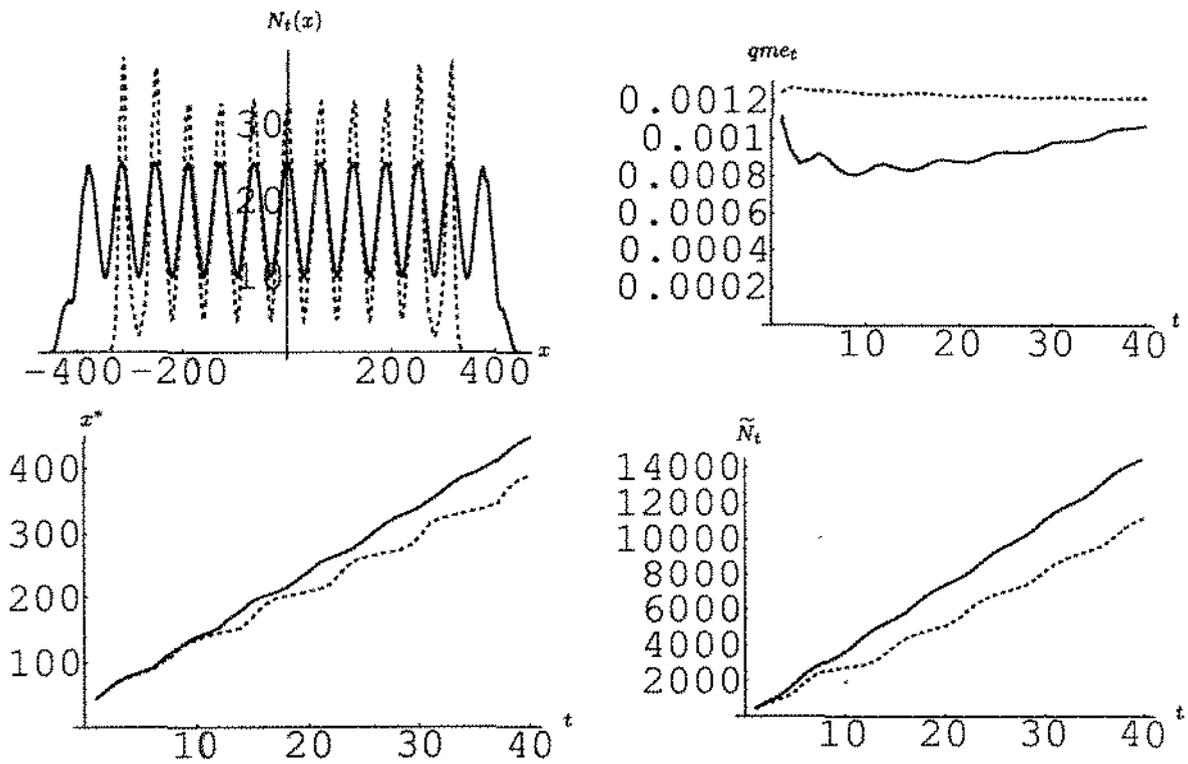


Figura 3.31: Comparação entre o modelo de taxis por recursos existentes (linha pontilhada) e o modelo de taxis por recursos disponíveis (linha cheia) para qualidade tipo seno para $\mu = 0.25$ e $\alpha = 0.001$. (a) A solução na iteração final; (b) evolução da qualidade média experimental; (c) frente de onda e (d) população total.

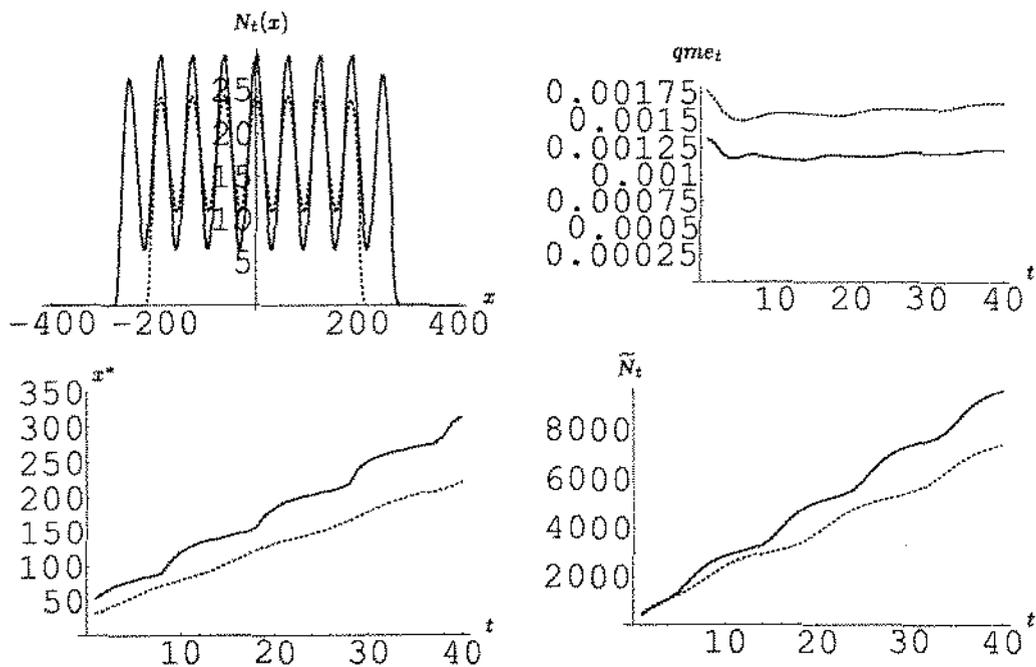


Figura 3.32: Comparação entre os modelos de taxa por recursos disponíveis com abandonos (linha cheia) sem abandonos (linha pontilhada) para qualidade tipo seno. (a) A solução para os dois modelos ao final de quarenta iterações; (b) evolução da qualidade média experimental; (c) frente de onda e (d) evolução da população total com o tempo.

(c) e a evolução da população total com o tempo (fig. 3.32(d)), para as duas situações. As linhas pontilhadas representam o modelo sem abandonos e as linhas contínuas representam o modelo no qual os abandonos foram incluídos.

Nos pontos onde a disponibilidade é alta, a densidade populacional é maior na simulação que inclui abandonos e nos pontos de disponibilidade mínima, a densidade é menor do que aquela obtida na simulação em que $p_a = 0$. Observa-se que a frente de onda para a população que realiza abandonos apresenta velocidade maior nas regiões de qualidade alta. Como percorrem distâncias superiores, podem "perceber" regiões favoráveis.

3.4 Comentários

As possibilidades de simulações são intermináveis e esta é uma grande vantagem deste tipo de abordagem dos modelos biológicos. Podemos pensar em situações diferentes e distintas maneiras de descrevê-las e/ou representá-las, mas além disso, as simulações numéricas nos permitem visualizar os resultados em situações nas quais dificilmente se pode obter resultados por análises teóricas, oferecendo-nos parâmetros de comparação e argumentação dos resultados obtidos.

Devemos estar atentos, no entanto, ao fato de que nossas conclusões sobre os modelos propostos são válidas apenas na região dos parâmetros que foram trabalhados. Não podemos garantir que em outras regiões de parâmetros, o comportamento qualitativo das soluções serão os mesmos. E esta é uma restrição dos métodos numéricos que entretanto, não chega a desmerecê-los nem tão pouco invalidá-los. Constitui apenas um alerta contra as generalizações.

Quando consideramos os recursos distribuídos de maneira homogênea observamos que a população se expande pelas regiões não colonizadas com velocidade constante e desse modo, a população total cresce linearmente com o tempo. Tanto o parâmetro r que descreve a sensibilidade da população com relação à pressão populacional e que está relacionado com o número de colônias produzidas em cada geração, como a forma do núcleo de redistribuição desempenham um papel importante no comportamento da solução:

(i) aumentos em r causam maior velocidade de expansão, menor taxa de crescimento da população total podendo causar instabilidade na solução;

(ii) núcleos mais espalhados provocam um aumento na taxa de expansão e na taxa de crescimento da população total, indicando que percursos maiores favorecem a colonização e o crescimento da população.

Nos modelos de taxa propostos para as situações em que os recursos estão distribuídos de maneira não homogênea a população assume uma distribuição espacial heterogênea com maiores densidades nas regiões mais favoráveis; a velocidade de expansão da população é variável de acordo com a qualidade de cada região assim como a evolução da população total.

Para o modelo que considera taxa com relação aos recursos disponíveis observamos a importância do parâmetro μ que mede o efeito da exploração e da escala do núcleo de redistribuição. Para determinadas escalas de percepção das escoteiras, este modelo apresenta uma maior taxa de espalhamento e conseqüentemente maior taxa de crescimento da população total, indicando que a percepção da densidade populacional e a rejeição de regiões populosas favorece o avanço da população.

Além do efeito da disponibilidade, observamos que os abandonos também favorecem a expansão e o crescimento da população nos três modelos propostos. Isto nos indica que abandonos e rejeição de áreas populosas são, de fato, estratégias que favorecem a população.

Capítulo 4

Modelos de Simulação por Autômatos Celulares

Neste Capítulo, usaremos parte do minucioso conhecimento disponível sobre o comportamento social das abelhas africanizadas com objetivo de incorporá-lo parcimoniosamente a um modelo de simulação com autômatos celulares [Ermentrout, 1992]. A capacidade gráfica e visual desta classe de modelos e a facilidade com que se pode executá-los fazem deles uma importante fonte de experimentação e ilustração da evolução de sistemas congêneres cujas imagens são subsídios para a formação de uma intuição quanto ao seu comportamento.

O modelo pretende descrever basicamente o processo de invasão das abelhas, ou seja, interessa-nos principalmente que a dinâmica populacional seja mais descritiva (isto é, que inclua mais informações) nas regiões da frente de onda e não tanto em regiões internas distantes, que pouco ou nada influirão no seu avanço. O processo de colonização e consequente divisão territorial de regiões pelas colônias estabelecidas e, a descrição de uma formação de padrões de distribuição espacial estacionário e estável são assuntos para um trabalho posterior.

4.1 Autômatos Celulares

No Capítulo anterior desenvolvemos modelos para a dispersão das abelhas africanizadas através de equações a diferenças com operadores integrais contínuos no espaço. A simulação destas equações para um domínio bidimensional é desejável e, de fato, factível. No entanto, o cálculo de integrais duplas e principalmente, do núcleo de redistribuição (bidimensional) envolveriam um enorme custo computacional que limitariam consideravelmente a capacidade de simulação. Uma simulação alternativa bastante reveladora e muito utilizada nos últimos anos, é a formulação de um modelo discreto de simulação tipo autômatos celulares.

Simulações por autômatos celulares têm surgido em diversas áreas da biologia, como por exemplo na modelagem de problemas de meios excitáveis, biologia de evolução, neurobiologia e em biologia populacional, entre outras [Ermentrout and Edelstein-Keshet, 1993]. Por serem muito convenientes na descrição de processos espaciais, os autômatos celulares têm sido muito aplicados à ecologia [Molofsky, 1994; Durrett and Levin, 1994(a); Durrett and Levin, 1994(b)], na análise de coexistência de espécies, efeitos da migração (local e não local) de populações e no estudo de padrões temporais e espaciais.

Os autômatos celulares consistem de simulações discretas no tempo, espaço e no estado do sistema. A idéia básica destes modelos consiste em considerar cada posição (ou região) do domínio espacial como sendo uma célula, à qual é atribuído um estado. O estado de cada célula é modificado de acordo com o seu estado e o de seus vizinhos na etapa de tempo anterior, através de uma série de regras simples que tentam imitar as leis biológicas (ou físicas) que regem o sistema [Molofsky, 1994; Ermentrout and Edelstein-Keshet, 1993; Durrett and Levin, 1994(a)].

Na realidade, qualquer resultado de experimentos computacionais pode ser encarado como um autômata celular pois todos experimentos computacionais operam sobre discretizações de espaço e tempo, porém os AC (autômatos celulares) consideram, em geral, que o sistema assume apenas poucos estados. Além disso, os métodos numéricos apresentam dificuldades e problemas provenientes exatamente da discretização, fato que não ocorre com os AC pois estes já partem de regras discretas sem necessidade de resolução numérica.

A principal vantagem dos AC é a facilidade com que podem ser implementados de-

corrente da simplicidade de sua formulação e o surpreendente retorno visual capaz de reproduzir equilíbrios estáveis ou periódicos, padrões complexos e estruturas organizadas como formações de ondas, entre outras.

Apesar da simplicidade das regras de transição de estado, os autômatos celulares podem fornecer muitas informações sobre a dinâmica temporal e espacial de sistemas biológicos, o que faz deste tipo de modelo uma alternativa importante na descrição de processos espaciais acoplados a interações locais.

O objetivo final dos modelos AC é uma descrição (a partir de regras tão simples quanto possível) do comportamento macroscópico do fenômeno e não uma descrição exata e fiel do processo microscópico. Não são, em geral, instrumentos de previsão, devendo ser abordados como um meio de experimentação. Os AC são vistos, não como substitutos dos modelos matemáticos tradicionais, mas como um primeiro passo na formulação destes modelos. Os resultados obtidos através da simulação via autômatos celulares podem corroborar hipóteses para uma posterior formulação de um modelo formal.

Há uma grande variedade de modelos disponíveis e de representação de fenômenos podendo ser unidimensionais ou bidimensionais. Os ingredientes básicos para a formulação de um modelo AC são constituídos de: (1) um conjunto de estados, (2) regras de transição de estado e (3) a determinação da vizinhança.

O estado do sistema é composto de um conjunto finito de valores E dos possíveis estados individuais de cada célula. Por exemplo, $E = \{0, 1, \dots, k\}$ ou $E = \{\pm r, \pm(r-1), \dots, 0\}$ sendo que os autômatos mais simples assumem apenas dois valores, $E = \{0, 1\}$ ou $E = \{-1, 1\}$, que podem ser pensados como "ocupada" e "não ocupada" para os valores 0 e 1, respectivamente. A cada valor dos estados também pode ser associada uma cor e, desse modo, a visualização do sistema varia produzindo resultados notáveis do ponto de vista qualitativo.

As regras de transição podem ser determinísticas ou probabilísticas, regras lógicas ou de soma. Se $f_t(i, j)$ denota o estado da célula na posição (i, j) no tempo t ,

$$\begin{aligned} f_t: \quad Z^2 &\rightarrow E \\ (i, j) &\mapsto f_t(i, j) \end{aligned}$$

o seu estado no tempo $t + 1$ será obtido através de uma função F que depende do estado

da célula e de suas vizinhas no tempo anterior:

$$f_{t+1}(i, j) = F(f_s(i, j), f_s(k, l))$$

onde $f_s(k, l)$ representa o estado de células da vizinhança da célula (i, j) , $s \leq t$ instantes anteriores.

Como o estado de cada célula é influenciado pelo estado de suas vizinhas, devemos estabelecer a vizinhança de cada célula, uma vez que uma vizinhança em um espaço bidimensional (e mesmo, no unidimensional) pode ser definida de várias maneiras. Em um domínio unidimensional podemos considerar como vizinhança de uma célula i , o conjunto $\{i - 1, i, i + 1\}$ ou $\{i - h, i - h + 1, \dots, i - 1, i, i + 1, \dots, i + h\}$, ($h \in \mathbb{N}$). Em um domínio bidimensional podemos considerar as vizinhas da célula (i, j) como sendo o conjunto $\{(i - 1, j), (i, j - 1), (i, j), (i, j + 1), (i + 1, j)\}$ representado no esquema abaixo:

$$\begin{array}{c} * \\ * \quad (i, j) \quad * \\ * \end{array}$$

ou o conjunto de nove células $\{(i + \sigma, j + \tau) : \sigma \in \{-1, 0, 1\} \text{ e } \tau \in \{-1, 0, 1\}\}$ representado no esquema abaixo:

$$\begin{array}{ccc} * & * & * \\ * & (i, j) & * \\ * & * & * \end{array}$$

ou mesmo vizinhanças maiores para a descrição de processos não locais. Como casos extremos, mas na verdade desinteressantes, podemos citar uma vizinhança que inclui todos os pontos do reticulado representando uma interação global ou para uma situação de desacoplamento total, uma vizinhança que considera apenas a própria célula.

Os autômatos determinísticos ou eulerianos são os mais parecidos com as equações diferenciais de evolução. As regras de transição variam amplamente de acordo com cada

situação, mas retratam as interações dos organismos deterministicamente. Isto é, uma vez determinada uma condição inicial, os estados subseqüentes são obtidos de maneira única pelas sucessivas iterações. Neste tipo de autômata, considera-se o estado de cada célula de um reticulado fixo, ao invés de "seguir" as mudanças de posição de cada indivíduo do sistema. Por esta razão, são chamados autômatos Eulerianos. São usados na descrição de ondas em meios excitáveis (como o comportamento de células nervosas, funções cardíacas e reações químicas), modelos presa-predador, formação de padrões espaciais, entre outros problemas.

Em determinadas situações há interesse em acompanhar a trajetória dos indivíduos sobre o reticulado, como por exemplo, no estudo de culturas de fibroblastos (cujas células tendem a se alinhar à medida que a densidade aumenta), organização de trilhas de formigas que liberam feromônios em seu trajeto, etc [Ermentrout and Edelstein-Keshet, 1993]. A formulação de autômatos que descrevam estas situações consideram os indivíduos, que podem ser células, organismos ou moléculas, como "partículas" que são "perseguidas" ao se movimentarem no reticulado vazio. Seu movimento pode ser aleatório ou determinístico. A inclusão de probabilidades faz com que uma mesma condição inicial produza resultados microscópicos distintos.

Um exemplo histórico importante do ponto de vista computacional é o chamado Jogo da Vida desenvolvido por John Conway. Neste modelo as células em um domínio bidimensional assumem apenas dois estados: zero ou um, sendo que a transição de estado de uma célula depende de seu estado e o de suas oito vizinhas no instante anterior. Uma célula no estado zero é dita "morta" e no estado um é dita "viva". Uma célula "viva" assim permanece se duas ou três vizinhas também estão "vivas". Uma célula "morta" passa para o estado oposto se exatamente três vizinhas estiverem "vivas". Nos demais casos as células permanecem no estado zero.

Este modelo, que não tem uma interpretação biológica razoável, é o mais famoso exemplo de como padrões complexos como ponto fixo, ciclo limite, caos e áreas com estruturas complexas localizadas, podem surgir a partir de regras extremamente simples. Além disso, este modelo foi o responsável pelo reavivamento dos autômatos celulares, inventados na década de quarenta e esquecidos até o surgimento dos micro computadores no final da década de setenta [Ferreira, 1996].

No modelo que vamos apresentar para a descrição do processo de invasão de abelhas africanizadas temos regras estocásticas e determinísticas. Vamos adotar um ponto de vista "Euleriano" no sentido de que o estado de cada célula será o elemento básico do modelo ao contrário do ponto de vista "Lagrangeano" onde deve ser mantido um acompanhamento temporal de cada indivíduo (colônia) da população.

4.2 Formulação do Modelo

No modelo de autômatos celulares que vamos construir, o domínio espacial é considerado como um reticulado bidimensional em que cada ponto, separado a uma distância de seus quatro vizinhos mais próximos, representa uma região.

O comportamento de insetos sociais, e em particular, o das abelhas africanizadas é extremamente elaborado e complexo. Para que possamos formular um modelo de simulação que capture e reproduza satisfatoriamente a dispersão destas abelhas, é necessário estabelecer quais são as características básicas e fundamentais que determinam a formação de enxames e conseqüentemente, a expansão do domínio da população.

Como já mencionamos, a reprodução das colônias se dá por formação de enxames, num processo que se inicia com a produção de novas rainhas. É um mecanismo extraordinariamente complexo que envolve atividades coordenadas de milhares de indivíduos. Muitas pesquisas têm sido desenvolvidas no sentido de testar as várias hipóteses sobre os mecanismos que desencadeiam a produção de rainhas e conseqüentemente a formação de enxames [Winston, 1987], o grande problema enfrentado pelos apicultores no manejo de abelhas melíferas.

Acredita-se que um conjunto de fatores demográficos das colônias são responsáveis, não apenas pelo início da produção de novas rainhas, como também pelo sucesso dos enxames. Estes fatores incluem tamanho da colônia, congestionamento do favo destinado à criação, distribuição etária das operárias e redução na transmissão de substâncias da rainha, sendo que nenhum destes fatores, independentemente dos outros é capaz de induzir a formação de enxames. A abundância de recursos influencia os três primeiros fatores, à medida que proporciona que a colônia cresça ao níveis necessários. Por este motivo, é considerado um estímulo extrínseco à produção de rainhas [Winston, 1987].

As operárias iniciam a produção das rainhas de maneira que a saída do enxame se dê no momento em que há máxima chance de sucesso para o enxame e de manutenção da colônia original.

A criação de novas rainhas se inicia quando a colônia atinge aproximadamente 12.000 operárias e o enxame ocorre quando a população de operárias é de aproximadamente 20.000 operárias. Além disso, a distribuição etária das operárias é muito importante. São operárias mais jovens, com maior longevidade, que partem com o enxame. Novos indivíduos emergirão apenas 21 dias depois, sendo necessário um contingente suficiente para a construção da nova colméia e proteção da colônia. Por outro lado, há grande número de larvas sendo criadas na colônia antiga, o que lhe proverá mais operárias [Winston, 1987].

Como uma hipótese simplificadora, vamos considerar que a formação de enxames ocorre quando a colônia atinge um tamanho limiar e as condições demográficas necessárias, que podemos traduzir por um estoque limiar energético de mel. Desse modo, para o autômata celular que vamos propor, o estado de cada célula é o estoque energético em mel das colônias que habitam a região representada pela célula.

Para que possamos simular seu processo dispersivo vamos caricaturizar seu comportamento, extraindo os aspectos determinantes de seu padrão de espalhamento. Ao formularmos as regras de transição de estado vamos considerar:

(i) Formação de enxames secundários

As abelhas africanizadas produzem até quatro sequências de enxames por ano, sendo que em cada uma delas produz em média 2.3 enxames secundários [Otis, 1991]. O enxame primário é de maior tamanho que o enxame secundário, e este por sua vez, é maior que os subseqüentes. Enxames primários, com cerca de 16.000 abelhas, são aproximadamente 2.5 vezes maiores que os secundários que possuem cerca de 7.000 abelhas; os enxames subseqüentes possuem cerca de 5.000 abelhas [Otis, 1991].

(ii) O tamanho da colônia influencia seu crescimento e sua sobrevivência

O número de abelhas em um enxame influencia a taxa de crescimento inicial da colônia, uma vez que enxames maiores possuem maior reserva de mel, e portanto mais energia e condições para construir a nova colméia e dar início à criação de operárias. Além disso,

colônias recém fundadas são vulneráveis à predação e seu tamanho determina fortemente sua chance de sobrevivência. Estudos na Guiana Francesa mostraram que nenhum enxame com menos de 1.0 kg sobrevive [Otis, 1991].

(iii) Dispersão de longo alcance

Como já dissemos, enxames reprodutivos e de abandonos de abelhas africanizadas percorrem grandes distâncias antes de se instalarem em um novo sítio.

(iv) Gasto de energia durante o percurso

No momento de preparação para o enxame, as abelhas se engolfam de mel em sua máxima capacidade. Esta carga energética será utilizada na sua movimentação, na manutenção da temperatura do enxame em paradas eventuais e na construção da nova colméia. Portanto, este dispêndio de energia e o risco crescente com a distância de traslado atuam como fatores inibidores de um maior afastamento.

(iv) Prospecção de longo alcance

Também vamos incluir no modelo de simulação a capacidade de escolha de regiões com maior potencial de recursos, resultante da pesquisa de longo alcance realizada pelas abelhas escoteiras na determinação do local de instalação da nova colônia.

4.3 Regras Básicas de Transição

Enunciaremos as regras que estabelecem a dinâmica do processo de invasão, isto é, as regras que determinam a reprodução, a mortalidade e a reposição do estoque das colônias. Apresentaremos três regras para a escolha da posição de instalação das novas colônias, dependendo da distribuição espacial dos recursos florais. Estas regras irão determinar o caráter da movimentação, que pode ser aleatório ou de *taxia*.

Vamos apresentar uma regra de movimentação para uma situação em que os recursos florais (de néctar e pólen) são distribuídos homoganeamente no espaço, e portanto, a posição de instalação da nova colônia depende apenas da distância com relação à colônia de origem.

Em seguida, ao considerarmos o ambiente heterogêneo com relação à distribuição de néctar e pólen, vamos estabelecer uma segunda regra de movimentação que privilegia a escolha das melhores posições. Finalmente, vamos propor uma terceira regra para escolha da posição de instalação das colônias recém formadas que considera também o efeito da disponibilidade de recursos, isto é, a escolha não é feita apenas com relação aos recursos existentes, mas pondera a exploração destes recursos por colônias já instaladas na posição.

O estado individual de cada célula de um reticulado finito é dado pela atribuição de um valor numérico que representa o nível de ocupação médio da região em termos do estoque energético. Admitiremos assim, por simplificação, que há possibilidade de mais de uma colônia em cada sítio mas não estipularemos o seu número, apenas o estoque energético total da região. Portanto, o estado do sistema em cada instante t é descrito por uma matriz $E_{n \times n}$, em que cada entrada e_{ij}^t corresponde ao estoque total de mel de todas as colônias que habitam a região correspondente à célula (i, j) .

Cada iteração corresponde a um período de aproximadamente um mês. Considerando-se quatro eventos reprodutivos por ano, a cada três iterações pode ocorrer a formação de enxames, dependendo do estoque de mel de cada célula.

As regras para mudança de estado das células são:

1. *Estoque de Reprodução*

Uma célula cujo estoque $e_{ij}^t \geq M$ irá produzir três enxames reprodutivos, onde M é o estoque que representa as condições mínimas para uma colônia reproduzir-se.

Com esta regra estamos descrevendo, de maneira simplificada, a fissão da colônia que caracteriza sua reprodução. Estamos considerando que a fissão ocorre quando a colônia atinge uma determinada quantidade de mel armazenado.

2. *Estoque das Colônias Novas*

Os enxames produzidos pelas colônias da célula (i, j) partem com estoque f_1, f_2, f_3 , sendo que

$$\begin{aligned} f_1 &> f_2 > f_3 > \mu \\ &e \\ e_{ij}^t - (f_1 + f_2 + f_3) &> \mu \end{aligned} \tag{4.1}$$

onde e_{ij}^t é o estoque das colônias da célula (i, j) no instante t e μ é o estoque mínimo de sobrevivência.

Esta regra descreve o fato de que os enxames secundários são consecutivamente menores em tamanho que o enxame primário, que designamos através do estoque de mel. No entanto, há um estoque de energia mínimo para que a sobrevivência da colônia em formação e a manutenção da colônia original sejam garantidas. Por este motivo, a condição (4.1) é imposta.

3. *Escolha da Posição de Instalação das Colônias Novas*

Cada "colônia filha" proveniente dos enxames reprodutivos escolhe uma nova célula para sua instalação.

Apresentaremos, ao decorrer deste capítulo, três regras para a escolha da posição de instalação da nova colônia, de acordo com a distribuição dos recursos.

4. *Consumo de Energia*

Há uma perda do estoque de mel das "colônias filhas" proporcional ao seu tamanho e proporcional ao número de células percorridas até sua instalação.

O consumo de energia depende diretamente do tamanho da colônia pois colônias maiores consomem maior quantidade de mel, da mesma forma que distâncias maiores acarretam em maior perda de energia.

5. *Mortalidade*

Uma célula com estoque menor que μ morre.

Fixamos um valor mínimo de energia abaixo do qual não é possível a sobrevivência da colônia.

A sobreposição desta regra com a regra anterior, determina a mortalidade de enxames que percorram distâncias superiores à que sua capacidade energética lhes possibilita. Assim, enxames pequenos podem vir a "desaparecer" se a posição escolhida para sua instalação for muito distante da posição original, pois o gasto de energia durante o percurso pode colocar a colônia abaixo do estoque mínimo para sobrevivência.

6. Reposição de Estoque

Uma célula com estoque $e_{ij}^t < M$ terá um aumento de estoque a cada iteração até que atinja o nível necessário para reprodução. Explicitamente, temos

$$e_{ij}^{t+1} = e_{ij}^t \exp \left[r \left(1 - \frac{e_{ij}^t}{K} \right) \right] \quad (4.2)$$

onde e_{ij}^t é o estoque das colônias da célula (i, j) no instante t , r exprime a "sensibilidade" do crescimento das colônias com relação à pressão populacional e, $K > M$ é o estoque correspondente ao máximo de colônias que a célula (i, j) pode sustentar.

As colônias que ainda não atingiram o estoque necessário para a reprodução, não produzem enxames reprodutivos, permanecendo em suas posições e aumentando seu estoque energético e conseqüentemente o tamanho da colônia.

A função de Ricker para a reposição do estoque em cada célula representa o fato de que o crescimento do tamanho das colônias depende das colônias existentes na região e, que elas (as colônias) não aumentam seu estoque (e seu tamanho) além de um determinado valor limiar. Com isto estamos supondo um crescimento local dependente da densidade que exibe um efeito de saturação. Neste sentido, K pode ser pensado como a capacidade suporte da pequena região representada por cada célula, ficando implícito, um efeito de competição por recursos entre as colônias residentes em uma mesma célula.

Observamos que não há uma identificação de cada colônia e seu respectivo estoque de mel. O número de colônias em uma célula será obtido a partir da divisão $\frac{e_{ij}^t}{M}$. O número de colônias com estoque M será o menor inteiro da divisão podendo haver mais uma colônia com estoque menor que M , cujo valor é dado pelo resto da divisão.

7. Capacidade Suporte

Uma célula com estoque $e_{ij}^t > K$ terá seu estoque diminuído para M .

Esta regra é motivada por uma necessidade de se incluir um mecanismo extra de competição por recursos. Pode ocorrer em alguma etapa, que várias colônias ocupem uma mesma célula aumentando exageradamente a sua exploração. Neste caso, na etapa seguinte haverá uma quebra brusca do estoque ("crash") e desta forma, evitamos uma exagerada

sobreposição de colônias em uma mesma célula. Deixamos assim devidamente registrado o nosso reconhecimento para com a competência das abelhas que evitam habilmente este desperdício de competição.

4.4 Recursos Distribuídos Homogeneamente

Vamos considerar primeiramente o meio homogêneo com relação à distribuição de recursos, isto é, com relação à quantidade de pólen, néctar e água e com relação às condições ambientais de temperatura e umidade necessária para a sobrevivência da população. Neste caso, podemos considerar a escolha da posição de instalação das colônias como sendo aleatória, dependendo apenas da distância com relação à colônia original.

A movimentação dos enxames e a conseguinte instalação, irão ocorrer apenas nas quatro direções norte, sul, leste e oeste, a partir de cada célula. Isto é, um enxame produzido por uma colônia localizada na célula (i, j) irá se movimentar e se instalar em alguma posição da linha i ou da coluna j . A direção norte corresponde a movimentar-se na coluna j no sentido de $i - 1$, a direção sul corresponde à coluna j no sentido de $i + 1$. Analogamente, a direção leste é representada pela linha i no sentido de $j + 1$ e finalmente, a direção oeste corresponde à linha i no sentido de $j - 1$. A figura 4.1 mostra as quatro direções norte, sul, leste e oeste.

A regra para escolha da posição de instalação das colônias provenientes de enxames reprodutivos, neste caso, é:

- Para instalar-se, um enxame proveniente da posição (i, j) escolhe aleatoriamente uma das quatro direções norte, sul, leste e oeste. Uma vez determinada a direção, a célula a ser ocupada é estabelecida probabilisticamente por meio de uma distribuição de Weibull.

A escolha da distribuição de Weibull, nesta regra, não tem motivação estatística especial mas provém simplesmente de uma motivação qualitativa. Como comentado no Capítulo anterior, esta distribuição confere maior probabilidade de instalação para posições a uma certa distância da posição de origem, de acordo com os parâmetros utilizados.

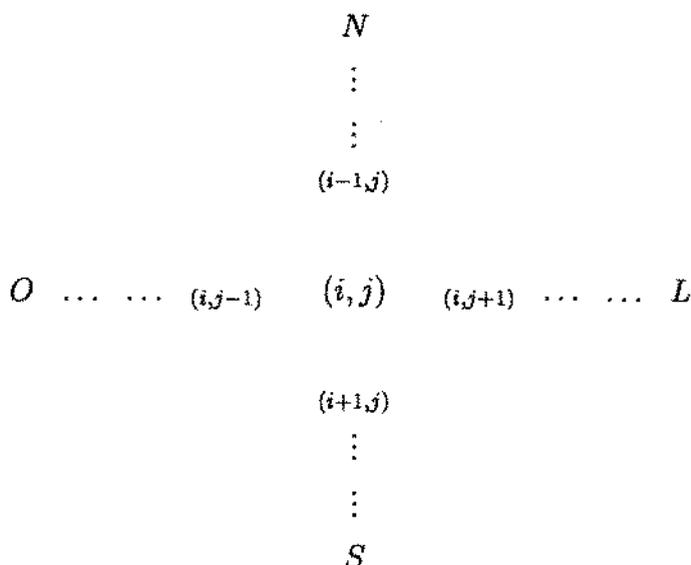


Figura 4.1: *Ilustração das direções Norte, Sul, Leste e Oeste em que se dará a movimentação dos enxames.*

A escolha deste tipo de movimentação não leva em consideração uma tendência em ocupar, dentro de um raio de prospecção, regiões de menor densidade populacional, isto é, onde os recursos ainda não são explorados por outras colônias.

Este aspecto é de fundamental importância em um processo de colonização e delimitação territorial mas não tem grande significado no estudo da região de avanço da frente de onda, onde a população de colônias é rarefeita e a maior competidora de uma "colônia filha" é a própria "colônia mãe". Portanto, nesta regra está contemplado apenas este aspecto de competição "familiar" na movimentação das colônias. Esta é uma situação muito semelhante a da propagação de algumas plantas por meio de dispersão de sementes [Andersen, 1991]. O estudo da dinâmica de repartição territorial das colônias e de formação de padrões de vizinhança é o tema para um outro modelo. Na seção 4.5.3 apresentaremos um modelo que inclui a taxa com relação aos recursos florais disponíveis considerando uma maior tendência em ocupar regiões ainda não colonizadas.

4.4.1 Simulações

Realizamos simulações num reticulado de 200×200 , iniciando o processo com apenas uma colônia instalada no centro do reticulado e aplicamos as regras estabelecidas anteriormente através do software Mathematica [Wolfram, 1988].

A descrição pictórica de um processo de invasão e a semelhança visual da simulação do modelo matemático com observações do fenômeno natural não garantem por si só nenhuma certeza de que dispomos de um modelo matemático confiável do ponto de vista preditivo. Para que esta confiança seja adquirida é necessário que se realizem algumas medidas numéricas bem determinadas que possam ser usadas como padrões de comparação objetivos.

Estas medidas podem ser de várias naturezas e são, em geral, funções calculadas sobre o estado do sistema em cada instante, tal como o volume total de colméias e de estoque de mel, a média da distância ponderada linear e quadrática com relação à origem do processo, etc. Em particular, a distância quadrática média fornece uma boa medida dispersão da população.

Definimos a distância quadrática média, d_2^t em cada instante de tempo, por

$$d_2^t = \frac{\sum_{i,j} e_{ij}^t [(i - i_0)^2 + (j - j_0)^2]}{\sum_{i,j} e_{ij}^t} \quad (4.3)$$

onde (i_0, j_0) são as coordenadas da posição de liberação inicial das colônias e e_{ij}^t é o estoque da célula (i, j) num determinado tempo.

Nosso objetivo nestas simulações é avaliar o efeito de movimentos de longo alcance e do espalhamento da população sobre a distância quadrática média e sobre o estoque total da população. Para isto vamos realizar simulações para diferentes valores dos parâmetros da distribuição de Weibull de maneira a aumentarmos a probabilidade das colônias se instalem em células cada vez mais distantes da colônia original, mais ou menos concentradas ao redor de algumas posições.

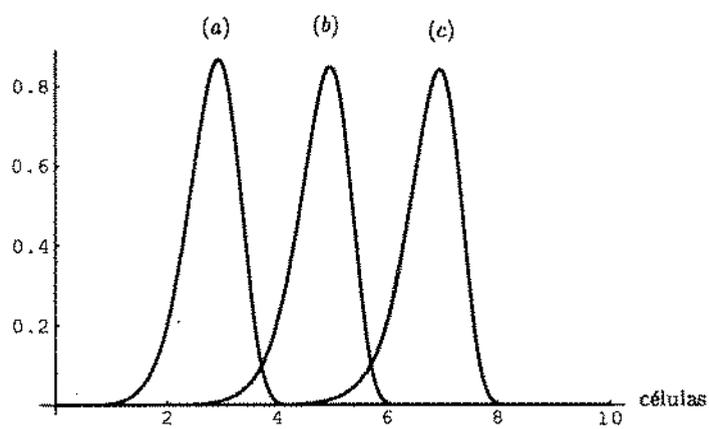


Figura 4.2: *Distribuição de Weibull para diversos valores dos parâmetros. O ponto de maior probabilidade de instalação das colônias, isto é a moda da distribuição, é variado e o desvio padrão é mantido constante.*

(I) Movimento de Longo Alcance

Neste primeiro grupo de testes vamos realizar três simulações. Utilizamos diferentes parâmetros da distribuição de Weibull, de maneira que em cada simulação, a posição de maior probabilidade de instalação é deslocada para posições mais distantes. No entanto, vamos considerar uma variação dos parâmetros que mantenha o desvio padrão da distribuição aproximadamente constante para as três simulações. O desvio padrão descreve o quão concentrada ou espalhada é a distribuição.

A fig. 4.2 ilustra as distribuições de Weibull usadas em cada simulação. Na distribuição (a) usada na primeira simulação, a célula de maior probabilidade de instalação fica a aproximadamente três células da origem, sendo que seu suporte é o intervalo entre a primeira e a quarta célula aproximadamente [figura 4.2(a)]. A distribuição (b) da segunda simulação confere maior probabilidade de instalação para a quinta célula a partir da posição original e o intervalo onde a probabilidade é não nula está compreendido entre a terceira e a sexta célula, como mostra a figura 4.2(b). Para a última simulação usamos a distribuição (c) da figura 4.2 que confere probabilidade não nula para as células entre a quinta e a oitava célula sendo que a posição de maior probabilidade de instalação é a sétima célula a partir da origem.

Na figura 4.3(a) mostramos a evolução da distância quadrática média para colônias que se instalam de acordo com a distribuição (a); o gráfico da fig. 4.3(b) corresponde à distribuição (b) e a figura 4.3(c) ilustra a distância quadrática média para a distribuição (c). Com estes testes observamos que a distância quadrática média cresce com o tempo de maneira não linear para as três distribuições propostas, como ilustrado na fig. 4.3.

Para as três distribuições utilizadas observou-se um espalhamento lento no início do processo, correspondente a uma fase inicial de adaptação na qual as colônias ainda necessitam repor seu estoque para então reproduzir e expandir o domínio da população. Após esta fase, podemos notar uma expansão rápida da população, sendo que as distribuições que conferem transados maiores proporcionaram, como esperado, um espalhamento mais rápido [figura 4.3(d)].

Analisamos também as mudanças ocorridas no estoque total de mel em cada iteração ao variarmos a moda da distribuição. Constatamos que o estoque aumenta devagar na

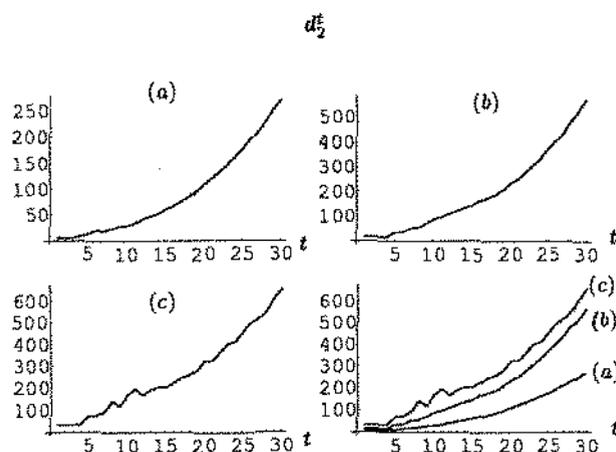


Figura 4.3: *Evolução da distância média quadrática com o tempo para as simulações com distribuições de Weibull ilustradas, respectivamente, na figura 4.1(a), 4.1(b) e 4.1(c).*

fase inicial para as três distribuições, para depois assumir uma taxa de crescimento mais rápida. Na fase inicial as primeiras colônias a se formarem instalam-se com estoque inicial baixo e ainda necessitam de tempo para aumentar seu estoque e atingir níveis suficientes para a reprodução, isto faz com o estoque total da população aumente lentamente no início do processo. Além disso, as distribuições (b) e (c) nas quais as colônias percorrem distâncias maiores, o estoque total permanece em níveis baixos por tempo relativamente maior. Isto se deve ao fato de que as colônias perdem mais energia durante o trajeto quando a célula de instalação é mais distante de sua posição original sendo que muitas possivelmente não sobrevivem. Por outro lado, as aglomerações são desfavoráveis ao crescimento do estoque uma vez que aumenta a competição por recursos, representada no modelo por uma quebra do estoque quando a densidade aumenta exageradamente numa mesma célula. Por este motivo, as distribuições que favorecem maior espalhamento das colônias, num regime permanente, são mais favoráveis ao aumento do estoque de mel e da população como um todo pois com isto podem colonizar uma área muito maior aumentando seu contingente, como ilustra a fig. 4.4(c).

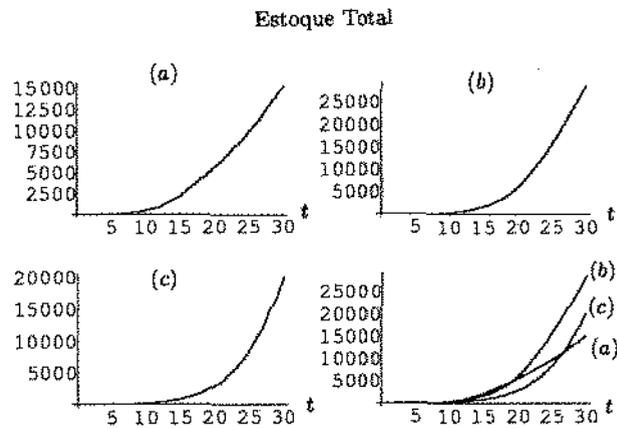


Figura 4.4: *Evolução do estoque total de mel com o tempo para as simulações realizadas com as distribuições de Weibull 1(a), 1(b) e 1(c).*

A figura 4.5 ilustra a configuração espacial do estoque de mel das colônias após 30 iterações. A gradação de cinzas indica estoque crescente, do branco ao preto. Simulações para além desta etapa produzem a mesma tendência.

(II) Instalação em posições concentradas \times espalhada

Num segundo grupo de testes vamos realizar três simulações sendo que em cada uma delas vamos utilizar um determinado tipo de distribuição para a instalação das colônias. Vamos variar os parâmetros da distribuição de Weibull de maneira a mantermos constante a posição de maior probabilidade de instalação dos enxames nas três simulações mas tornarmos a distribuição com espalhamento diferente em cada uma delas, conferindo chance de instalação em um domínio cada vez maior. Isto é equivalente a tomarmos a variação dos parâmetros de tal forma que a moda da distribuição seja constante e o desvio padrão seja crescente em cada simulação.

Na primeira simulação utilizamos parâmetros da distribuição de maneira a descrever uma grande rejeição das posições próximas à "colônia mãe" e grande preferência por

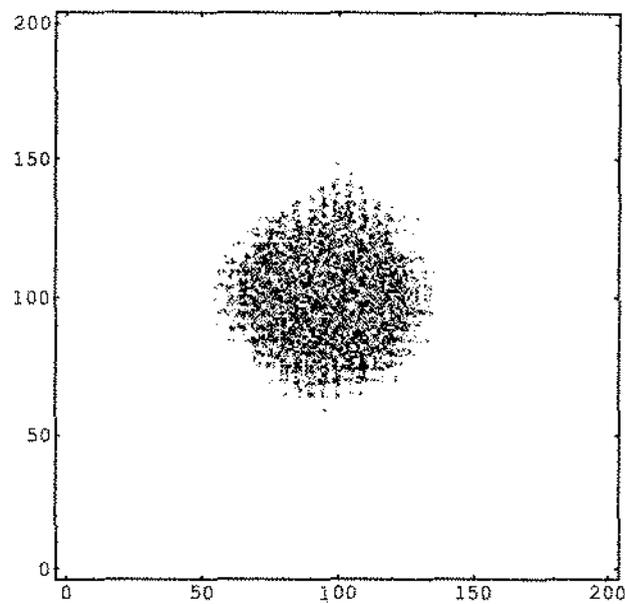


Figura 4.5: *Configuração espacial do estoque de mel existente em cada posição do reticulado após 30 iterações. A graduação de cinzas indica, do branco ao preto, estoque de mel crescente e, portanto, colônias maiores.*

posições a cinco células da posição original, como a distribuição ilustrada na figura 4.6(a). A distribuição utilizada na segunda simulação apresenta um domínio um pouco maior, como ilustrado na figura 4.6(b). Na terceira simulação consideramos uma distribuição que representa pouca rejeição das posições próximas à original, com possibilidade de instalação mais espalhada (figura 4.6(c)).

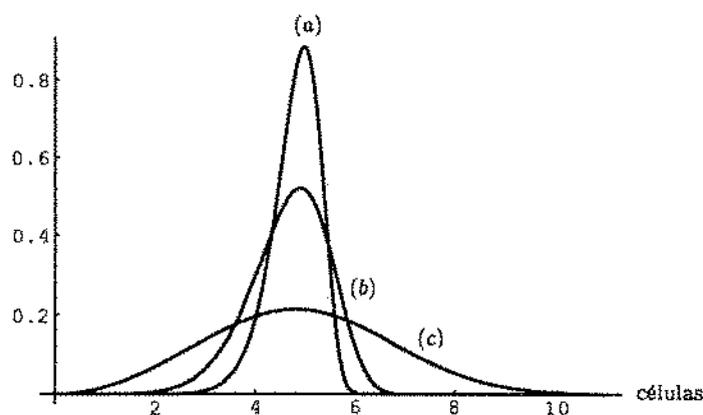


Figura 4.6: *Distribuição de Weibull para diversos valores dos parâmetros. O ponto de maior probabilidade de instalação das colônias, isto é a moda da distribuição, é mantido constante e o desvio padrão é crescente.*

Observamos que também neste caso a distância média quadrática cresce de maneira não linear, porém não notamos grande variação para esta medida entre as distribuições (a), (b) e (c) propostas. A expansão da população é ligeiramente mais rápida para as duas distribuições (b) e (c) mais espalhadas, como ilustrado pela fig. 4.7(d). Nestas simulações, observamos que o estoque total também varia de maneira bastante lenta no início do processo, assumindo taxas de crescimento maiores para as duas distribuições de maior variância (figura 4.8). As distribuições que admitem maior espalhamento das posições de instalação favorecem o crescimento e o espalhamento da população pois assim diminui a competição e a conseqüente limitação do crescimento da população.

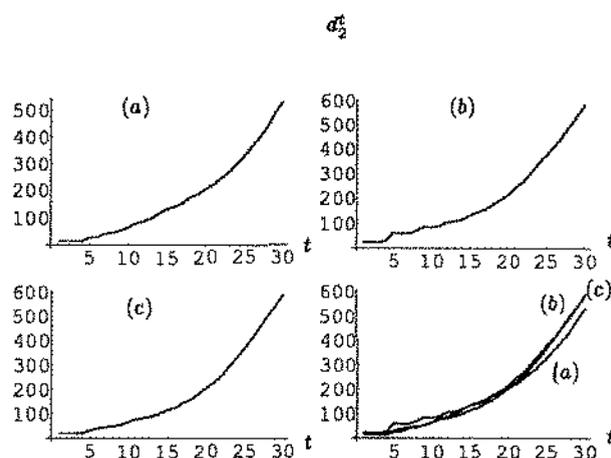


Figura 4.7: *Evolução da distância quadrática média com o tempo para as distribuições de Weibull ilustradas, respectivamente, na figura 4.5(a), 4.5(b) e 4.5(c).*

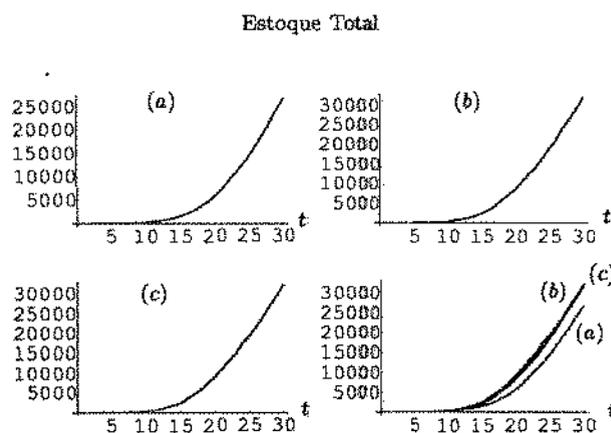


Figura 4.8: *Evolução do estoque total de mel com o tempo para as simulações realizadas com as distribuições de Weibull 4.5(a), 4.5(b) e 4.5(c).*

4.5 Distribuição Heterogênea de Recursos - Taxia

Vamos considerar agora o meio heterogêneo com relação à distribuição dos recursos e vamos, então, modificar a regra de escolha da posição de instalação das novas colônias de maneira a incluir no modelo o fenômeno de taxia com relação às regiões com melhor potencial.

Os recursos estarão distribuídos no reticulado heterogeneamente. A descrição de sua distribuição será feita através de uma matriz $Q_{n \times n}$, matriz qualidade. As entradas $q_{ij} \in [0, 1]$ desta matriz representam uma medida da qualidade da região da célula correspondente, com relação ao seu potencial de recursos. Vamos considerar, de maneira simplificada, a qualidade de cada célula constante com o tempo. É claro que os recursos existentes, e mesmos as condições ambientais, estão sujeitos às variações impostas pelas estações do ano. A inclusão de uma variação temporal deste parâmetro é perfeitamente factível, no entanto estamos optando por considerar uma situação simplificada como regiões onde não há grandes variações climáticas durante o ano e conseqüentemente os recursos florais podem ser tomados constantes.

Estabelecida a matriz qualidade, queremos determinar regras de escolha da posição de instalação da nova colônia que considerem simultaneamente:

- (i) Colônias em enxames reprodutivos percorrem grandes distâncias antes de se instalarem, evitando as vizinhanças de sua colônia original por causa da intra-fertilização e da competição;
- (ii) Apesar da migração de longo alcance, os enxames percorrem distâncias limitadas. Os riscos de mortalidade da colônia crescem com a distância percorrida e constituem um fator limitante para a distância do vôo;
- (iii) A prospecção de longo alcance permite identificar as regiões onde os recursos são mais favoráveis e
- (iv) As abelhas escoteiras podem detectar a densidade de abelhas em uma região e com isto rejeitar regiões onde a densidade de colônias é alta, evitando assim a competição.

Todos estes fatores devem ser ponderados para se determinar a posição de instalação da nova colônia em uma situação em que os recursos estão distribuídos de maneira heterogênea.

Assim como na regra anterior, os enxames irão se movimentar apenas em uma das quatro direções: norte, sul, leste e oeste. Uma vez determinada a direção, devemos estabelecer a posição de instalação de acordo com os critérios (i)-(iv) descritos acima. No entanto, a escolha da direção não poderá mais ser feita aleatoriamente, assim como a posição de instalação na direção escolhida deverá depender não só da sua distância à posição original, mas do potencial de recursos existentes em cada posição.

A idéia da nova regra de movimentação constitui em primeiramente escolher a direção do vôo de acordo com a qualidade em cada direção e em seguida escolher uma posição para instalação a partir de uma probabilidade atribuída a cada posição.

Inicialmente vamos estabelecer como se dará a escolha da direção para em seguida determinarmos regras para instalação de acordo com um núcleo de taxa simples, que não considera o item (iv) dos critérios para instalação descritos acima e, finalmente construiremos regras para instalação de acordo com um núcleo de taxa por recursos disponíveis no qual o item (iv) é contemplado.

4.5.1 Regras para Escolha da Direção de Movimentação

Vamos considerar uma região de prospecção onde as abelhas escoterias pesquisam para determinar a direção do enxame. A partir de cada posição (i, j) definimos a região de prospecção como sendo uma sub-matriz quadrada $R_{q_{m \times m}}$ de Q . Esta matriz possui dimensão $m \times m$, sendo $m \ll n$ e seu elemento central é o elemento (i, j) .

A região de prospecção será dividida em quatro sub-regiões delimitadas pela diagonal principal e pela anti-diagonal da matriz R_q . Cada uma das quatro sub-regiões contém uma das semi retas em que se dará a instalação da colônia em enxame. Vamos designar cada sub-região por norte, sul, leste e oeste, de acordo com a semi-reta em seu interior. A figura 4.9 ilustra a região de prospecção das colônias instaladas no sítio correspondente ao nó (i, j) e cada uma das quatro sub-regiões.

A cada uma das direções será atribuída uma probabilidade de movimentação que irá depender da razão entre a qualidade na sub-região e a qualidade em toda a região de

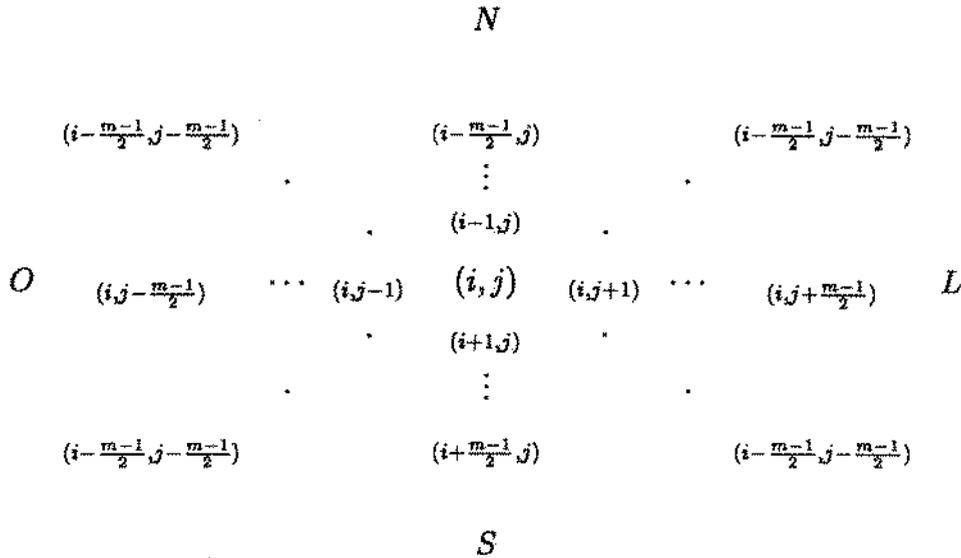


Figura 4.9: Ilustração da região de prospecção do ponto (i, j) e das sub-regiões Norte, Sul, Leste e Oeste, definidas pela diagonal principal e pela anti-diagonal (pontilhadas).

prospecção. A probabilidade de movimentação na direção norte é definida por

$$p_N = \frac{\sum_{(i,j) \in N} q_{ij}}{\sum_{(i,j) \in R_p} q_{ij}}, \quad (4.4)$$

isto é, a razão entre a soma da qualidade na sub-região norte e a qualidade total na região de prospecção. Da mesma forma, definimos a probabilidade de movimentação na direção sul p_S , na direção leste p_L e na direção oeste p_O , respectivamente por:

$$p_S = \frac{\sum_{(i,j) \in S} q_{ij}}{\sum_{(i,j) \in R_p} q_{ij}}, \quad (4.5)$$

$$p_L = \frac{\sum_{(i,j) \in L} q_{ij}}{\sum_{(i,j) \in R_p} q_{ij}}, \quad (4.6)$$

e

$$p_O = \frac{\sum_{(i,j) \in O} q_{ij}}{\sum_{(i,j) \in R_p} q_{ij}}. \quad (4.7)$$

A escolha da direção será feita, então, de acordo com as probabilidades estabelecidas por (4.4) a (4.7).

4.5.2 Taxia Simples

Uma vez estabelecida a direção de vôo do enxame, devemos determinar em qual célula se dará a instalação da colônia. Esta regra irá contemplar os seguintes aspectos, já descritos, do comportamento das abelhas africanizadas: (i) dispersão de longo alcance, (ii) distância de vôo limitada pela energia ou tamanho do enxame e (iii) recursos existentes em cada posição. Vamos estabelecer a probabilidade de instalação em cada uma das células da semi-reta escolhida, inspirados no núcleo de redistribuição de taxia, construído no capítulo anterior. A célula em que se dará a instalação da nova colônia será então escolhida de acordo com as probabilidades estabelecidas.

Para fixar idéia, vamos supor que tenha sido escolhida para movimentação, a direção norte. A função $k^{tax}(x, y)$ que irá determinar a probabilidade de um enxame proveniente do nó $y = (i, j)$ instalar-se no nó $x = (i - w, j)$ para $w = 1, \dots, i - 1$ pertencente à semi-reta correspondente à direção norte, de acordo com a distância à célula original e a qualidade em cada célula, é dada por

$$k^{tax}(x, y) = \frac{k(x - y) \cdot \chi\left(\frac{q_x - q_y}{q_y}\right)}{\sum_{\substack{x=(i-w, j) \\ w=1, \dots, i}} k(x - y) \cdot \chi\left(\frac{q_x - q_y}{q_y}\right)} \quad (4.8)$$

onde $k(x - y)$ que descreve a probabilidade de instalação quando os recursos estão distribuídos homoganeamente, depende apenas da distância entre o nó $y = (i, j)$ e o nó $x = (i - w, j)$ para $w = 1, \dots, i$; q_x é a entrada $q_{i-w, j}$ da matriz qualidade Q e $\chi(z)$ é a função exigência já apresentada no Capítulo 3.

Da mesma forma, consideramos $k(x - y)$ como sendo uma distribuição de Weibull que qualitativamente, representa o comportamento das abelhas africanizadas neste caso.

A função exigência representa a sensibilidade dos indivíduos às variações da qualidade em cada posição e reflete o Efeito Weber-Fechner de resposta a estímulos (ver Capítulo 3).

Consideramos $\chi(z) = \frac{1}{1 + \exp[-\lambda z]}$, para $-1 \leq z \leq 1$.

Se a direção escolhida fosse a direção sul, os pontos de instalação seriam da forma $x = (i + w, j)$ para $w = 1, \dots, n - i$. Para a direção leste, teríamos $x = (i, j + w)$, $w = 1, \dots, n - j$ e, finalmente para a direção oeste, os pontos de possível instalação seriam da forma $x = (i, j - w)$ para $w = 1, \dots, j - 1$.

A célula de instalação da colônia será então, escolhida de acordo com as probabilidades estabelecidas por $k^{tax}(x, y)$.

4.5.3 Taxia por Recursos Disponíveis

À regra anterior para escolha da posição de instalação adicionaremos o fato de que as abelhas escoterias, ao realizarem a pesquisa de uma área, conseguem "perceber" a densidade populacional da região e escolher áreas menos populosas. Vamos aplicar as mesmas idéias desenvolvidas no Capítulo anterior para o núcleo de redistribuição por recursos disponíveis, agora para pontos discretos.

A partir da matriz qualidade Q e da matriz E que descreve o estoque em cada posição, vamos construir uma matriz $\bar{Q}_{n \times n}$ que representa os recursos disponíveis e que determinará efetivamente, a atratividade de cada posição. Estamos supondo que a cada instante de tempo, a densidade de colônias em uma célula (que está diretamente relacionada ao estoque de mel da célula) diminui a atratividade, e portanto a qualidade posição. Dessa maneira, a matriz \bar{Q} que mede a qualidade disponível em cada célula, irá variar com o tempo pois o crescimento populacional e a colonização de novas regiões modificam a atratividade de cada célula dinamicamente.

Em cada instante de tempo, o elemento \bar{q}_{ij}^{t+1} da matriz dos recursos disponíveis é construído a partir do elemento q_{ij} da matriz qualidade Q e do estoque e_{ij}^t da célula (i, j) no instante anterior:

$$\bar{q}_{ij}^{t+1} = q_{ij}^t \exp \left[-\mu e_{ij}^t \right] \quad (4.9)$$

para alguma constante positiva μ .

Quanto maior for o estoque e_{ij}^t de uma célula, maiores e/ou mais numerosas são as colônias deste sítio, o que significa maior exploração dos recursos existentes. Em consequência, a disponibilidade deste sítio e portanto, sua atratividade, serão diminuídas. Para as células ainda não colonizadas onde $e_{ij}^t = 0$, a qualidade disponível é exatamente a

qualidade existente.

Uma vez escolhida uma direção para a movimentação do enxame e construída a matriz qualidade de recursos disponíveis, vamos determinar a probabilidade de instalação para cada célula da semi-reta escolhida.

Supondo que tenha sido escolhida a direção leste para a movimentação do enxame, a probabilidade de instalação das colônias em cada célula da semi-reta correspondente a esta direção será determinada a partir da matriz \bar{Q} , da seguinte forma:

$$k^{dis}(x, y) = \frac{k(x - y) \cdot \chi\left(\frac{\bar{q}_x - \bar{q}_y}{\bar{q}_y}\right)}{\sum_{\substack{x=(i,j+w) \\ w=1,\dots,N-j}} k(x - y) \cdot \chi\left(\frac{\bar{q}_x - \bar{q}_y}{\bar{q}_y}\right)}, \quad (4.10)$$

onde $k(x - y)$ descreve a probabilidade de instalação para uma situação em que os recursos estão distribuídos homogeneamente, $\chi(z)$ é a função exigência e \bar{q}_r é a qualidade dos recursos disponíveis na célula r .

A célula na qual cada colônia irá se instalar será escolhida de acordo as probabilidades estabelecidas em (4.10). Para as direções norte, sul e oeste, as probabilidades de instalação são formuladas de maneira análoga.

4.5.4 Simulações

Implementamos as regras de movimentação de taxia por recursos existentes e taxia por recursos disponíveis juntamente com as regras para a dinâmica de reprodução das abelhas africanizadas. Realizamos as simulações em um reticulado 100×100 através do software Mathematica [Wolfran, 1988]. As regras foram aplicadas a partir de uma colônia liberada no centro do reticulado para várias formas hipotéticas da distribuição de qualidade no reticulado.

Para estas simulações também realizamos medidas do estoque total e da distância quadrática média ponderada, em cada iteração, como forma de avaliação e comparação das regras propostas.

(I) Qualidade Periódica

Vamos considerar uma distribuição radialmente periódica da qualidade, de maneira que cada elemento da matriz Q seja dado pela expressão

$$q_{ij} = 0.5 + 0.5 \text{Sen} \left[0.25 \left((i - 50)^2 + (j - 50)^2 \right)^{1/2} \right] \quad (4.11)$$

para cada nó (i, j) do reticulado. A figura 4.10(c) ilustra a distribuição dos recursos, sendo que a cor branca corresponde à qualidade mínima dos recursos e a cor preta corresponde à qualidade máxima. Consideramos a região de prospecção como tendo dimensão 17×17 células.

Para esta distribuição de qualidade, realizamos simulações com as duas regras de taxa propostas. A figura 4.10 ilustra os resultados obtidos para a regra de taxa simples. Os gráficos (a) e (b) da figura 4.10 ilustram a configuração espacial do estoque de mel para a vigésima e a quadragésima iterações, respectivamente. Podemos observar que ao final da quadragésima iteração apenas algumas colônias transpuseram a faixa de qualidade baixa atingindo a região com melhor potencial de recursos. A distância quadrática média cresce de maneira aproximadamente linear até a vigésima iteração, após o que observa-se uma diminuição na taxa de espalhamento decorrente da "barreira" de qualidade baixa [ver figura 4.10(d)]. Na figura 4.10(e) podemos observar a evolução do estoque total de mel da população. Podemos observar também uma diminuição na taxa de crescimento do estoque total a partir da vigésima iteração. Ao atingir a região de qualidade baixa, a população avança muito lentamente ocasionando aglomerações que acarretam uma diminuição na taxa de crescimento do estoque total.

Os gráficos das figuras 4.11 e 4.12 mostram os resultados obtidos com a regra de taxa por recursos disponíveis. Observamos neste caso, uma diferença significativa nos resultados obtidos para as duas regras de movimentação. A população que se movimenta por taxa com relação aos recursos disponíveis apresentou taxa de espalhamento e crescimento do estoque total consideravelmente superiores aos alcançados pela população que só considera os recursos existentes para se movimentar.

Como podemos notar pelo gráfico da figura 4.11(b), ao final da trigésima sexta iteração várias colônias transpuseram a região de qualidade baixa e atingiram a região de qualidade alta. A partir daí, a faixa de qualidade alta foi rapidamente colonizada. Isto é um resultado

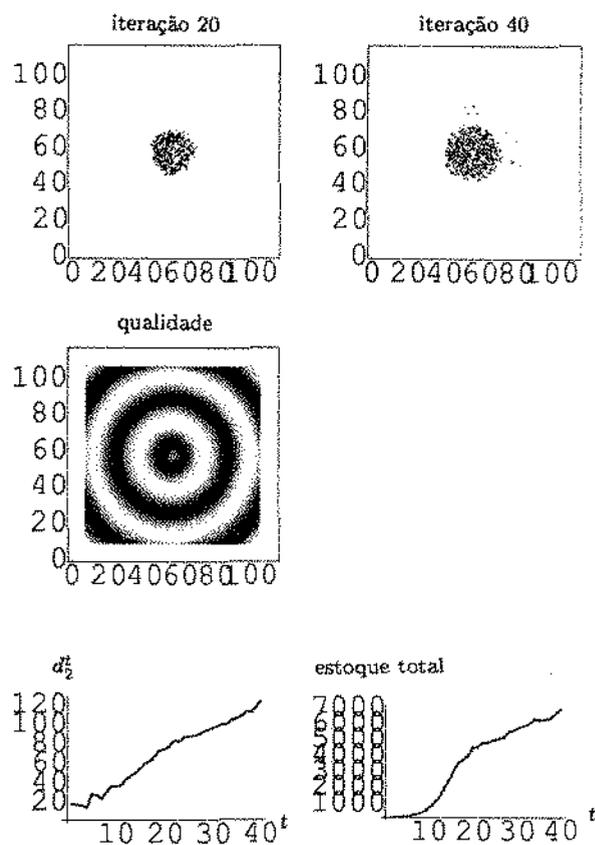


Figura 4.10: Resultados obtidos com a regra de movimentação de taxa simples. Os gráficos (a) e (b) no topo da figura mostram a configuração do estoque de mel da população ao final de 20 e 40 iterações, respectivamente. A figura (c) ao centro, ilustra a distribuição de qualidade no reticulado. Os gráficos (d) e (e) abaixo, ilustram a evolução da distância quadrática média e do estoque total, respectivamente.

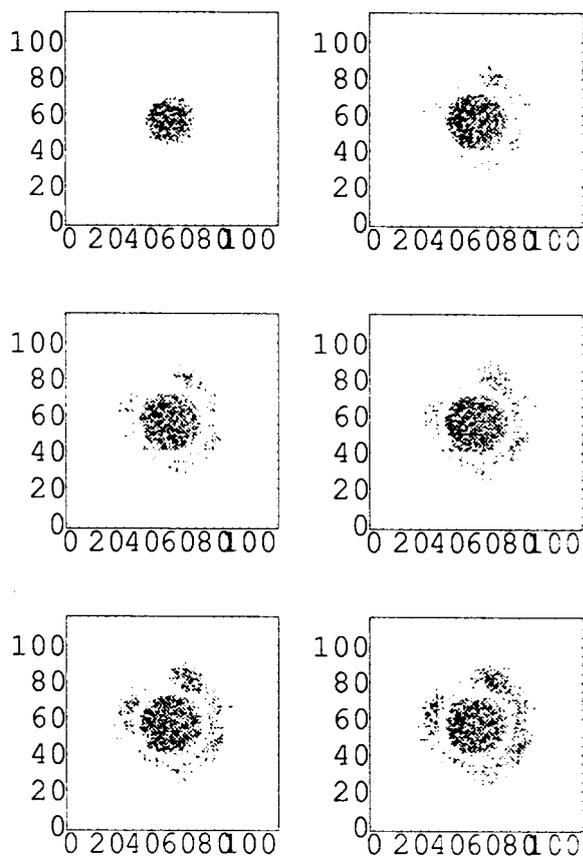


Figura 4.11: *Configuração espacial do estoque de mel da população que se movimenta por taxa com relação aos recursos disponíveis. Os gráficos correspondem às iterações 20, 36, 37, 38, 39 e 40.*

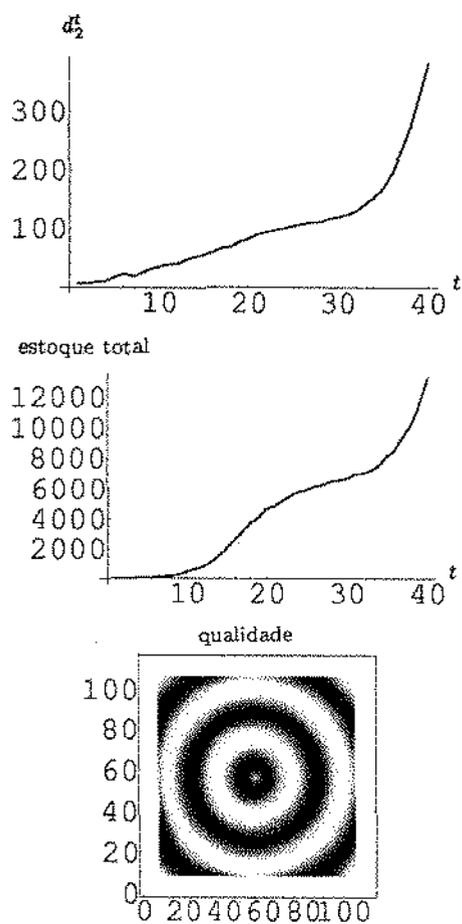


Figura 4.12: A figura (a) no topo da página mostra a evolução da distância quadrática média para a regra de movimentação de taxa por recursos disponíveis. O gráfico (b) mostra, para a mesma regra, a evolução do estoque total da população.

de uma percepção da densidade populacional que favorece a escolha de regiões ainda não colonizadas. Os gráficos (a) e (b) da figura 4.12 ilustram respectivamente, a variação da distância quadrática média e do estoque total de mel.

A figura 4.13 apresenta uma comparação da evolução da distância quadrática média e do estoque total para as duas regras de instalação das colônias. As duas regras apresentam aproximadamente a mesma dinâmica na fase inicial em que a população está se espalhando numa região com bons recursos. No entanto, à medida que a faixa de qualidade baixa é atingida a população que percebe a densidade populacional e se movimenta no sentido contrário às aglomerações, apresenta uma evolução consideravelmente mais rápida de colonização e crescimento de seu estoque.

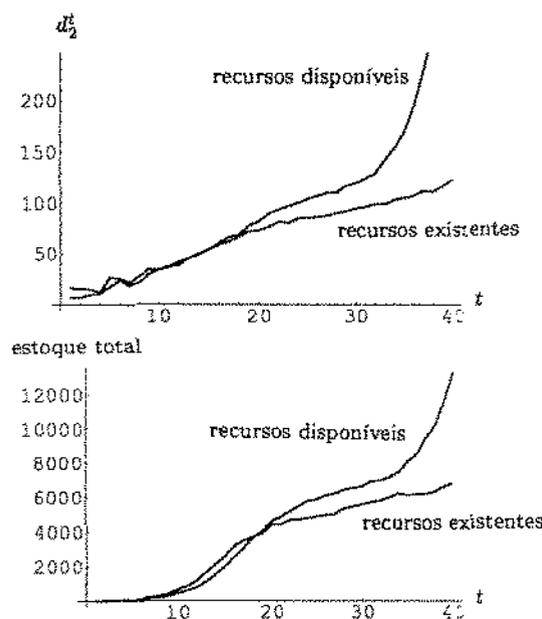


Figura 4.13: O gráfico (a) mostra a evolução da distância quadrática média e o gráfico (b) a evolução do estoque total, para as duas regras de movimentação.

(II) Qualidade Periódica - "Faixas Estreitas"

Nesta simulação vamos considerar uma qualidade radialmente periódica porém com período menor. Isto é, com faixas de qualidade alta e faixas de qualidade baixa mais

estretas, em comparação às utilizadas na simulação anterior [ver figura 4.14(c)], sendo que consideramos a região de prospecção com a mesma dimensão.

Nosso objetivo neste teste não é comparar as duas regras de instalação mas observar se faixas de qualidade baixa mais estreitas são mais facilmente transpostas quando utilizamos a regra de taxa simples. A qualidade em cada nó (i, j) do reticulado é dada pela expressão

$$q_{ij} = 0.5 + 0.5 \text{Sen} \left[0.5 \left((i - 50)^2 + (j - 50)^2 \right)^{1/2} \right]. \quad (4.12)$$

A figura 4.14 ilustra os resultados obtidos nesta simulação. Os gráficos 4.14(a) e 4.14(b) ilustram a configuração espacial da população segundo seu estoque de mel na vigésima e quadragésima iterações, respectivamente. Por estes gráficos podemos constatar um espalhamento mais rápido que o anterior, no qual as faixas de regiões desfavoráveis eram maiores. Isto se deve ao fato de haver uma variação maior da qualidade dentro do raio de prospecção das escoterias, que podem "perceber" o gradiente de qualidade e migrar no sentido das regiões melhores. O gráfico (d) da figura 4.14 ilustra a variação da distância quadrática média e o gráfico (e) ilustra a evolução do estoque total.

(III) Qualidade Padrão "Caixa de Ovo"

Novamente vamos comparar as duas regras de taxa, agora numa situação em que a distribuição espacial da qualidade segue um padrão "caixa de ovo" como ilustrado no gráfico (c) da figura 4.15. A qualidade em cada nó do reticulado é dada pela expressão

$$q_{ij} = 0.5 + 0.25 \left[\text{Sen} \left(\frac{\pi i}{6} \right) + \text{Cos} \left(\frac{\pi i}{6} \right) \right]. \quad (4.13)$$

Os resultados obtidos com a regra de instalação por taxa simples são mostrados na figura 4.15. Os gráficos 4.15(a) e 4.15(b) mostram a configuração espacial do estoque de mel da população na vigésima e trigésima iterações, respectivamente.

A figura 4.16 mostra a configuração espacial da população segundo seu estoque de mel nas iterações: 20, 26, 27, 28, 29, 30 para a regra de taxa por recursos disponíveis.

Uma comparação da evolução da distância quadrática média e do estoque total alcançados pela população através das duas regras de instalação pode ser observada na figura 4.17 (a) e (b), respectivamente. Para este caso os resultados obtidos com as duas regras de instalação mostraram uma pequena diferença nas medidas realizadas. A distância

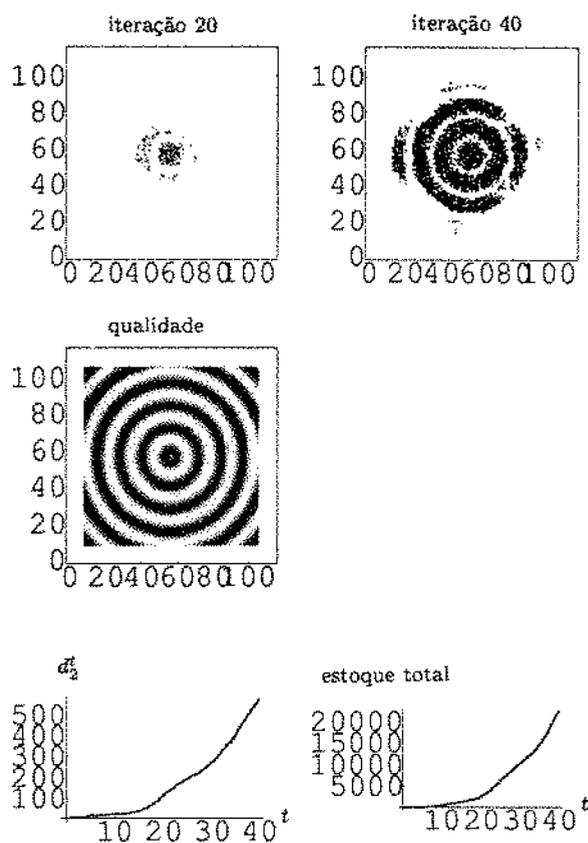


Figura 4.14: Resultados obtidos com a regra de movimentação de taxa simples. Os gráficos (a) e (b) no topo da figura mostram a configuração do estoque de mel da população ao final de 20 e 40 iterações, respectivamente. A figura (c) ao centro, ilustra a distribuição de qualidade no reticulado. Os gráficos (d) e (e) abaixo, ilustram a variação da distância quadrática média e do estoque total, respectivamente.

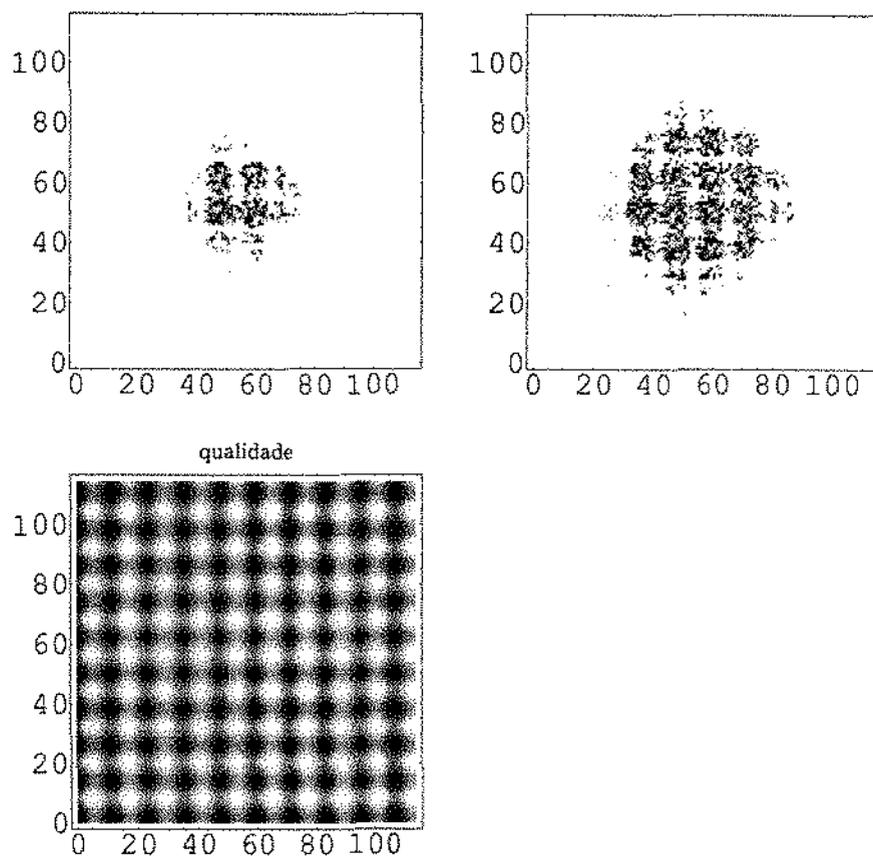


Figura 4.15: Os gráficos (a) e (b) mostram a configuração espacial do estoque de mel da população que se movimenta por *taxia* com relação aos recursos existentes, nas iterações 20 e 30. O gráfico (c) mais abaixo, ilustra a distribuição de qualidade no reticulado.

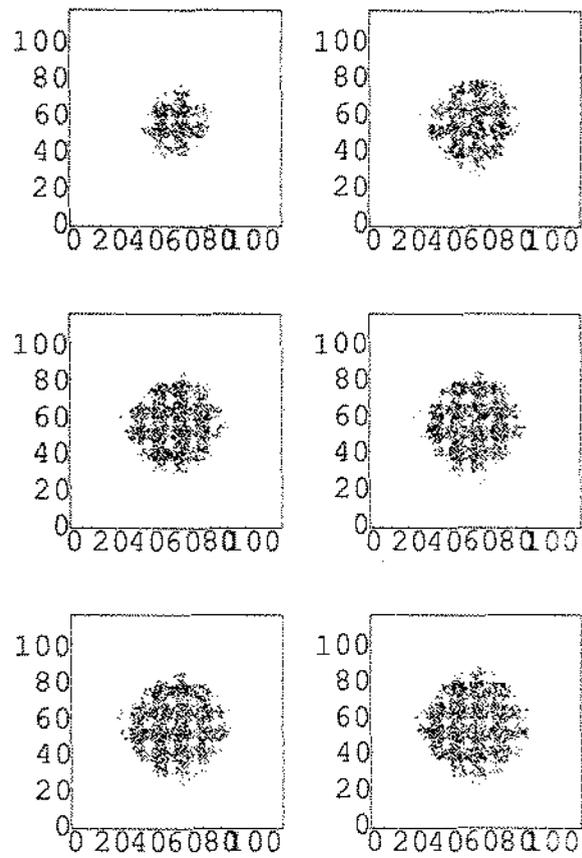


Figura 4.16: *Configuração espacial do estoque de mel da população que se movimenta por taxa com relação aos recursos disponíveis nas iterações 20, 26, 27, 28, 29 e 30.*

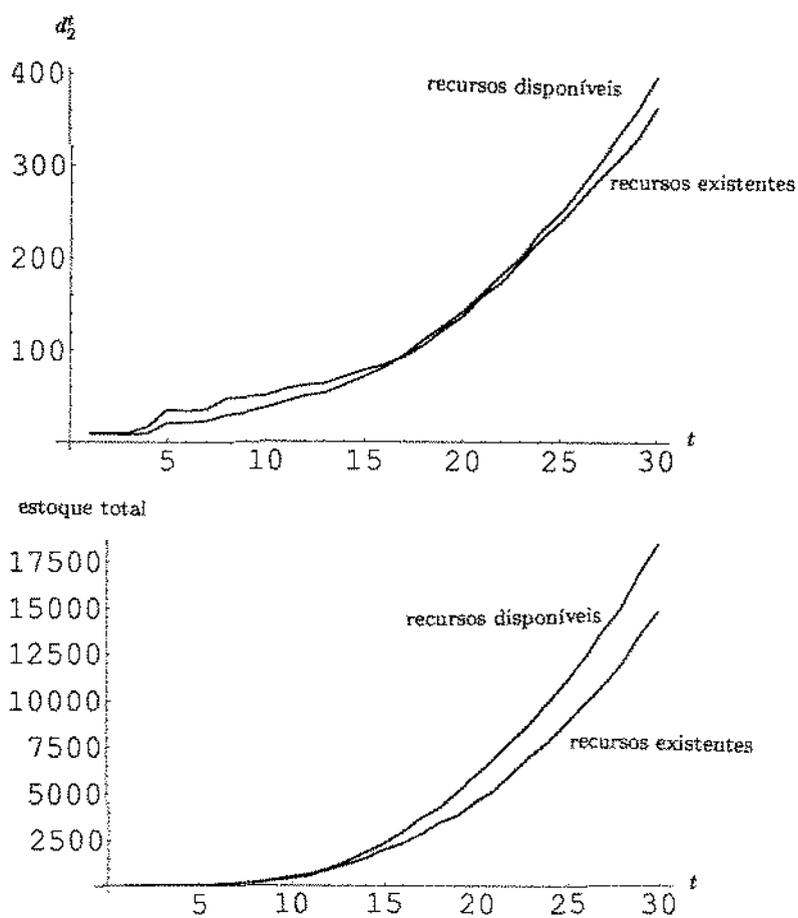


Figura 4.17: O gráfico (a) mostra a evolução da distância quadrática média e o gráfico (b) a evolução do estoque total, para as duas regras de movimentação.

quadrática média na fase inicial apresentou valores mais baixos na simulação que considera taxia por recursos disponíveis no entanto para tempos maiores assumiu uma taxa maior e conseqüentemente a população que se movimenta de acordo com este processo colonizou regiões maiores que a população que se movimenta por taxia simples.

A comparação da evolução do estoque total da população mostrou um crescimento bastante lento no início do processo para as duas regras de movimentação. Passada a fase inicial, a população que se movimenta em busca dos recursos disponíveis aumentou seu estoque a taxas superiores que a população que se movimenta por taxia simples. Como a taxia por recursos disponíveis favorece a colonização de novas áreas, permite um maior crescimento da população pois evitando as aglomerações, a população não fica restrita aos efeitos inibidores do crescimento da capacidade suporte.

4.6 Comentários

As possibilidades de simulação de casos específicos e de alterações nas regras de movimentação e de crescimento são intermináveis, o que faz deste tipo de modelos, fonte inesgotável de experimentação.

No modelo construído para uma distribuição homogênea de recursos, a população cresce e se expande, colonizando novas áreas. Nos testes realizados observamos:

- (i) Vôos mais longos favorecem a expansão e o crescimento da população;
- (ii) A distância quadrática média e o estoque total da população crescem de maneira não linear. O estoque total cresce lentamente no início do processo de colonização, quando a densidade populacional ainda é baixa, em decorrência da perda de estoque durante o trajeto e da necessidade de reposição deste estoque para a reprodução;
- (iii) O estoque total (e conseqüentemente a população) cresce mais rapidamente quando se considera que os enxames se instalam em posições mais espalhadas do que quando a instalação se concentra ao redor de poucas posições.

Nos modelos de taxia por recursos, a população cresce e assume uma distribuição espacial não homogênea, com densidades maiores nas posições de qualidade alta. Observamos que a escala de percepção e de variação da qualidade estão diretamente relacionados à taxa de expansão da população. A taxia direciona a população para áreas de qualidade alta,

desse modo, faixas de qualidade baixa muito largas são transpostas com mais dificuldade que faixas estreitas. Quando incluímos o efeito da percepção da densidade populacional, isto é, da disponibilidade, as colônias atravessam as faixas de qualidade baixa mais facilmente, mostrando que esta é uma estratégia eficiente para a expansão e crescimento da população.

Conclusões

Ao formularmos um modelo para descrever o processo de dispersão das abelhas africanizadas, primeiramente analisamos as principais características da biologia destes insetos e as escalas espaciais e temporais envolvidas em sua dinâmica para então decidirmos pela formulação a ser adotada. O seu padrão de crescimento e dispersão nos levaram a descartar uma modelagem através das equações de reação-difusão, optamos por uma formulação alternativa via equações funcionais a diferenças com operadores integrais contínuos no espaço.

A partir desta formulação, construímos três modelos para descrever a dispersão de abelhas africanizadas. Em um primeiro modelo consideramos uma distribuição homogênea de recursos. Formulamos um segundo modelo onde consideramos os recursos distribuídos de maneira heterogênea e assim, descrevemos o fenômeno de taxia dos enxames com relação aos recursos existentes em cada posição. Finalmente, construímos um terceiro modelo que considera a taxia com relação recursos disponíveis em cada posição.

Realizamos várias simulações numéricas através das quais pudemos obter informações sobre a solução dos modelos, como o surgimento de ondas de invasão, em diversas situações. Algumas delas nas quais dificilmente poderíamos ter obtido algum resultado analítico. As simulações foram realizadas com o objetivo de avaliar o comportamento qualitativo dos modelos propostos e sua conveniência na representação do problema considerado e não com o intuito de reproduzir quantitativamente o espalhamento das abelhas africanizadas a partir de sua liberação, em 1957.

As diversas situações consideradas nas simulações nos mostraram que o modelo apresenta uma boa representação do fenômeno de dispersão de abelhas africanizadas, podendo ser aplicado a outras espécies que apresentem gerações sem sobreposição e dispersão de

longo alcance.

As simulações realizadas com os modelos de taxia mostraram primeiramente, que as modificações introduzidas no núcleo de redistribuição são adequadas para descrever o fenômeno de taxia: as soluções apresentam distribuição espacial da população não homogênea com maiores densidades nas posições de qualidade alta. A frente de avanço da população neste modelo apresenta um refreamento em locais onde a qualidade dos recursos é baixa, como de fato ocorreu no avanço das abelhas africanizadas pela região da floresta amazônica onde a alta umidade dificultou o seu espalhamento e proporcionou chance para que poucas colônias se desenvolvessem [Taylor, 1977]. Por outro lado, em regiões favoráveis para o seu desenvolvimento, há uma aceleração do avanço da população, fato também constatado na literatura sobre a biologia destas abelhas [Taylor, 1977; Otis, 1991] e condizentes com o fenômeno de taxia.

As simulações com os modelos de taxia também sugerem que os abandonos podem beneficiar o crescimento e a expansão da população, favorecendo a travessia de regiões com poucos recursos florais e condições ambientais desfavoráveis. Finalmente observamos por estas simulações que a percepção da densidade populacional por parte das escoteiras propociona um espalhamento mais rápido da população e um conseqüente aumento na densidade populacional total.

É importante observar que estas conclusões são válidas para a faixa de parâmetros utilizadas nas simulações e não nos permitem uma generalização dos resultados para outras situações. Uma generalização pode ser obtida através de um estudo teórico qualitativo das equações e constitui um importante tema para trabalhos futuros a este.

Os modelos discretos de simulação apresentados no Capítulo 4 nos ofereceram um retorno visual qualitativo para o espalhamento da população em domínio bidimensional, que poderia ser obtido através dos modelos anteriores com um enorme custo computacional. E mais que isto, nos proporcionaram uma corroboração extra à formulação do processo de taxia proposto e um indício forte da importância do estoque de mel na descrição da dinâmica da população.

Há muitos aspectos do problema de dispersão e colonização das abelhas africanizadas que ainda podem ser estudados e abordados. As possibilidades de simulação numérica dos modelos já propostos são intermináveis, as especulações sobre os efeitos dos parâmetros

e a descrição de situações específicas oferecem um sem fim de oportunidades. O processo de colonização e repartição de sítios ainda não foram tratados e oferecem um interessante objeto de estudo podendo ser abordados através dos Diagramas de Voronoi [Hamilton, 1971; Okabe et al., 1989].

Bibliografia

1. Allen, E. J., Allen, L. J. S. and Xiaoning, G. (1996): Dispersal and Competition Models for Plants. *Journal of Mathematical Biology*, **34**: 455-481.
2. Andersen, M. (1991): Properties of Some Density-Dependent Integrodifference Equation Population Models. *Mathematical Biosciences*, **104**: 135-157.
3. Andow, D. A., Kareiva, P. M., Levin, S. A. and Okubo, A. (1993): Spread of Invading Organisms: Patterns of Spread. *Landscape Ecology*, **4**: 177-188.
4. Barth, F. G. (1991): "Insects and Flowers: the biology of a partnership". Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
5. Bassanezi, R. C. e Ferreira Jr, W. C. (1988): "Equações Diferenciais com Aplicações". Editora Harbra, São Paulo.
6. Brian, M. V. (1983): "Social Insects - Ecology and Behavioural Biology". Chapman and Hall.
7. Britton, N. F. (1986): "Reaction-Diffusion Equations and Their Applications to Biology". Academic Press.
8. Chandrasekhar, S. (1943): Stochastic Problems in Physics and Astronomy. *Rev. Modern Phys.*, **15**:1-91.
9. Durrett, R. and Levin, S. A. (1994a): The Importance of Being Discrete (and Spatial). *Theoretical Population Biology*, **46**: 363-394.

10. Durrett, R. and Levin, S. A. (1994b): Stochastic Spatial Models: A User's Guide to Ecological Applications. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **343**: 329-350.
11. Edelstein-Keshet, L. (1986): Mathematical Theory for Plant-Herbivore Systems. *J. Math. Biol.*, **24**: 25-58.
12. Edelstein-Keshet, L. (1988): "Mathematical Models in Biology". Random House.
13. Ermentrout, G. B. and Edelstein-Keshet, L. (1993): Cellular Automata Approaches to Biological Modeling. *J. theor. Biol.*, **160**: 97-133.
14. Ferreira Jr, W. C. (1993): Modelos Matemáticos para Dinâmica de Populações Distribuídas em Espaços de Aspecto com Interações Não Locais: Paradigmas de Complexidade. Tese de Doutorado, Matemática Aplicada, IMECC, UNICAMP.
15. Ferreira Jr., W. C. (1995): Notas de aula: Equações Diferenciais Parciais Aplicadas. IMECC, UNICAMP.
16. Ferreira Jr., W. C. (1996): Notas de aula: Tópicos em Biomatemática. IMECC, UNICAMP.
17. Fife, P. C. (1979): "Mathematical Aspects of Reacting and Diffusing Systems". Springer-Verlag, New York.
18. Fisher, R. A. (1937): The Wave of Advantageous Genes. *Ann. Eugenics*, **7**: 353-369.
19. Fletcher, D. J. C. (1978): The African Bee, *Apis mellifera adansonii*, in Africa. *Ann. Rev. Entomol.*, **23**:151-71.
20. Gonçalves, L. S. (1974): The Introduction of the African Bees (*Apis mellifera adansonii*) into Brazil and Some Comments on their Spread in South America. *American Bee Journal*, **114** (11): 414-416.
21. Hamilton, W. D. (1971): Geometry for the Selfish Herd. *J. Theor. Biol.*, **31**: 295-311.
22. Hardin, D. P., Takác, P. and Webb, G. F. (1990): Dispersion Population Models Discrete in Time and Continuous in Space. *Journal of Mathematical Biology*, **28**: 1-20.

23. Hart, D. R. and Gardner, R. H. (1997): A Spatial Model for the Spread of Invading Organisms Subject to Competition. *Journal of Mathematical Biology*, **35**: 935-948.
24. Hassel, M. P., Comins, H. N., May, R. M. (1991): Spatial structure and chaos in insect populations. *Nature*, **353**: 255-258.
25. Heinrich, B. (1979): "Bumblebee Economics". Harvard University Press.
26. Heinrich, B. and Esch, H. (1994): Thermoregulation in Bees. *American Scientist*, **82**: 164-170.
27. Holmes, E. E., Lewis, M. A., Banks, J. E. and Veit, R. R. (1994): Partial Differential Equation in Ecology: Spatial Interactions and Population Dynamics. *Ecology*, **75**(1): 17-29.
28. Hoppensteadt, F. C. (1975): "Mathematical Theories of Populations: Demographics, Genetics and Epidemics". CBMS Lectures, Vol. 20. Philadelphia: SIAM Publications.
29. Kareiva, P. (1990): Population Dynamics in Spatially Complex Environments: Theory and Data. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **330**: 175-190.
30. Keller, E. F. and Segel, L. A. (1970): Initial of Slime Mold Aggregation Viewed as a Instability. *J. theor. Biol.*, **26**: 399-415.
31. Keller, E. F. and Segel, L. A. (1971): Model for Chemotaxis. *J. theor. Biol.*, **30**: 225-234.
32. Kermack, W. O. and McKendrick, A. G. (1927): Contributions to the Mathematical Theory of Epidemics. *Proc. Roy. Soc. A*, **115**: 700-721.
33. Kerr, W. E., del Rio, S. L., Barrionuevo, M. D. (1982): Distribuição da Abelha Africanizada em seus Limites ao Sul. *Ciência e Cultura*, **34** (11): 1439-1442.
34. Kolmogorov, A., Petrovsky, I. et Picounov, N. (1937): Étude de L'équation de la Diffusion avec Croissance de la Quantité de Matière et son Application à un Problème Biologique. *Moscow Univ. Bull. Ser. Internat. Sec. A*, **1**: 1-25.

35. Kot, M. (1992): Discrete-time travelling waves: Ecological examples. *Journal of Mathematical Biology*, **30**: 413-430.
36. Kot, M., Lewis, M. A. and van den Driessche, P. (1996): Dispersal Data and the Spread of Invading Organisms. *Ecology*, **77**: 2027-2042.
37. Kot, M. and Schaffer (1986): Discrete-Time Growth-Dispersal Models. *Mathematical Biosciences*, **80**: 109-136.
38. Levin, S. A. (1992): The Problem of Pattern and Scale in Ecology. *Ecology*, **73**(6): 1943-1967.
39. Levin, S. A. and Segel, L. A. (1982): Models of the Influence of Predation on Aspect Diversity in Prey Populations. *J. Math. Biol.*, **14**: 542-548.
40. Levin, S. A. and Segel, L. A. (1985): Pattern Generation in Space and Aspect. *SIAM Rev.*, **27**: 45-67.
41. Lin C. C. and Segel, L. A. (1988): "Mathematical Applied to Deterministic Problems in the Natural Sciences". SIAM, Philadelphia.
42. Ludwig, D., Aronson, D. G. and Weinberger, H. F. (1979): Spatial Patterning of the Spruce Budworm. *J. Math. Biol.*, **8**: 217-258.
43. Lui, R. (1989): Biological Growth and Spread Modeled by Systems of Recursions. I. Mathematical Theory. *Mathematical Biosciences*, **93**: 269-295.
44. Markoff, A. A. (1912): "Wahrscheinlichkeitsrechnung", Teubner, Leipzig.
45. McKendrick, A. G. (1926): Application of Mathematics to Medical Problems. *Proc. Edin. Math. Soc.*, **44**: 98-130.
46. Mollison, D. (1972): Possible Velocities for a Simple Epidemic. *Adv. Appl. Probab.*, **4**: 233-258.
47. Molofsky, J. (1994): Population Dynamics and Pattern Formation in Theoretical Populations. *Ecology*, **75**(1): 30-39.

48. Murray, J. D. (1989): "Mathematical Biology". Springer-Verlag, Berlin.
49. Neubert, M. G., Kot, M. and Lewis, M. A. (1995): Dispersal and Pattern Formation in a Discrete-Time Predator-Prey Model. *Theoretical Population Biology*, 48: 7-43.
50. Odell, G. M. (1980): Biological Waves. In L. A. Segel (ed), "Mathematical Models in Molecular and Cellular Biology". Cambridge University Press, Cambridge.
51. Okabe, A., Boots, B. and Sueihara, K. (1989): "Spatial Tessellations Concepts and Applications of Voronoi Diagrams". J. Wiley.
52. Okubo, A. (1980): "Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models". Springer-Verlag, Berlin.
53. Otis, G. W. (1982): Population Biology of the Africanized Honey Bee. In P. Jaisson (ed.), "Social Insects in The Tropics", vol 1. Univ. Paris - Nord.
54. Otis, G. W. (1991): Population Biology of the Africanized Honey Bee. In Spivak M., Fletcher D. J. C. and Breed M. (ed.), "The "African" Honey Bee". Westview Press, Boulder, San Francisco, Oxford.
55. Ratnieks, F. L. (1991): Africanized Bees: Natural Selection For Colonizing Ability. In Spivak M., Fletcher D. J. C. and Breed M. (ed.), "The "African" Honey Bee". Westview Press, Boulder, San Francisco, Oxford.
56. Ricker, W. E. (1954): Stock and Recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.*, 11: 559-623.
57. Rodrigues, L. A. D. (1998): O Acaso e a Decisão: Modelos Matemáticos para Dispersão Populacional. Tese de Doutorado, Matemática Aplicada, IMECC, UNICAMP.
58. Roubik, D. W. (1991): Aspects of Africanized Honey Bee Ecology in Tropical America. In Spivak M., Fletcher D. J. C. and Breed M. (ed.), "The "African" Honey Bee". Westview Press, Boulder, San Francisco, Oxford.

59. Roubik, D. W. (1989): "Ecology and Natural History of Tropical Bees". Cambridge University Press.
60. Seeley, T. D. and Visscher, P. K. (1985): Survival of honeybees in cold climates: the critical timing of colony growth and reproduction. *Ecological Entomology*, **10**: 81-88.
61. Seeley, T. D. (1985): The information-center strategy of honeybee foraging. *Fortsch. Zool.*, **31**:75-90.
62. Seeley, T. D. (1989): The Honey Bee Colony as a Superorganism. *Am. Sci.*, **77**: 546-553.
63. Seeley, T. D. (1995): "The Wisdom of the Hive - The Social Physiology of Honey Bee Colonies". Harvard University Press.
64. Segel, L. A. (ed) (1980): "Mathematical Models in Molecular and Cellular Biology". Cambridge University Press, Cambridge.
65. Segel, L. A. (1984): *Modelling Dynamic Phenomena in Molecular and Cellular Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
66. Shigesada, N., Kawasaki, K. and Teramoto, E. (1986): Traveling Periodic Waves in Heterogeneous Environments. *Theoretical Population Biology*, **30**: 143-160.
67. Shigesada, N., Kawasaki, K. and Takeda, Y. (1995): Modeling Stratified Diffusion in Biological Invasions. *American Naturalist*, **146**: 229-251.
68. Shigesada, N. (1984): Spatial Distribution of Rapidly Dispersing Animals in Heterogeneous Environments. In Levin, S. A. and Hallam, T. T. (ed). "Lectures Notes in Biomathematics 54: Mathematical Ecology", pp. 478-491. Springer-Verlag.
69. Shigesada, N. and Kawasaki, K. (1997): "Biological Invasions: Theory and Practice". Oxford University Press.
70. Skellam, J. G. (1951): Random Dispersal in Theoretical Populations. *Biometrika*, **38**: 196-218.

71. Stevens, S. S. (1970): Neural Events and the Psychophysical Law. *Science*, **170**: 1043-1050.
72. Taylor, O. R. (1977): The Past and Possible Future Spread of Africanized Honey Bees in the Americas. *Bee World*, **58**: 19-30.
73. Van den Bosh, F., Metz, J. A. J., Diekmann, O. (1990): The Velocity of Spatial Population Expansion. *Journal of Mathematical Biology*, **28**: 529-565.
74. Veit, R. R. and Lewis, M. A. (1996): Dispersal, Population Growth, and the Allee Effect: Dynamics of the House Finch Invasion of Eastern North America. *The American Naturalist*, **148**: 255-274.
75. Von Foerster, J. (1959): Some Remarks on Changing Populations. In Stohlman, F. (ed.), "The Kinetics of Cell Proliferation". Grune & Stratton, New York, 382-407.
76. Weinberger, H. F. (1978): Asymptotic Behavior of a Model of Population Genetics. In Chadam, J. (ed.), "Non-Linear Partial Differential Equations and Applications". Lecture Notes in Math., Vol. 648: 47-98.
77. Weinberger, H. F. (1982): Long-Time Behavior of a Class of Biological Models. *SIAM J. Math. Anal.*, **13**: 353-396.
78. Wilson, E. O. (1971): "The Insect Societies". The Belknap of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
79. Winston, M. L. (1987): "The Biology of the Honey Bee". Harvard University Press.
80. Winston, M. L. (1991): The Inside Story: Internal Colony Dynamics of Africanized Bees. In Spivak M., Fletcher D. J. C. and Breed M. (ed.), "The "African" Honey Bee ". Westview Press, Boulder, San Francisco, Oxford.
81. Winston, M. L. (1992): The Biology and Management of Africanized Honey Bee. *Annu. Rev. Entomol.*, **37**: 173-93.