

Dinâmica de metapopulações em desequilíbrio: Uma abordagem por difusão variável e reação logística

Samuel H. M. Rodrigues¹, Zochil G. Arenas¹, Patrícia N. da Silva¹

¹COMPAT/UERJ - Rio de Janeiro, RJ - Brasil

shrodrigues.mat@outlook.com, zochil@ime.uerj.br, nunes@ime.uerj.br

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

1. Introdução

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

A Teoria de Metapopulações propõe que subpopulações de uma mesma espécie, distribuídas em locais isolados — também chamados de refúgios [Colombo and Anteneodo 2018] ou fragmentos de um *habitat* original [Assis et al. 2020] — podem interagir por meio da migração. A dinâmica dessas populações é influenciada por diversos fatores, como reprodução, competição por recursos (alimento e espaço) e predação. Nesse contexto, uma metapopulação, ou “população de populações”[Marini-Filho and Martins 2000], é entendida como um conjunto de subpopulações localizadas em fragmentos de habitat e interligadas por fluxos migratórios, podendo persistir ou ser extintas localmente[Pinto-Coelho 2000].

Para descrever esses fenômenos, utilizam-se modelos de metapopulação, que são ferramentas biológicas voltadas à representação da migração entre fragmentos [Harrison and Taylor 1997]. Tais modelos permitem investigar a dinâmica populacional em diferentes cenários ecológicos, auxiliando, por exemplo, na formulação de estratégias para a conservação de espécies. O foco principal está em compreender os mecanismos que promovem ou dificultam a persistência das subpopulações ao longo do tempo [Jorba-Cuscó et al. 2024].

A Figura 1 representa os fragmentos como círculos, cujo tamanho é proporcional ao tamanho de cada mancha. As manchas pintadas representam os fragmentos de

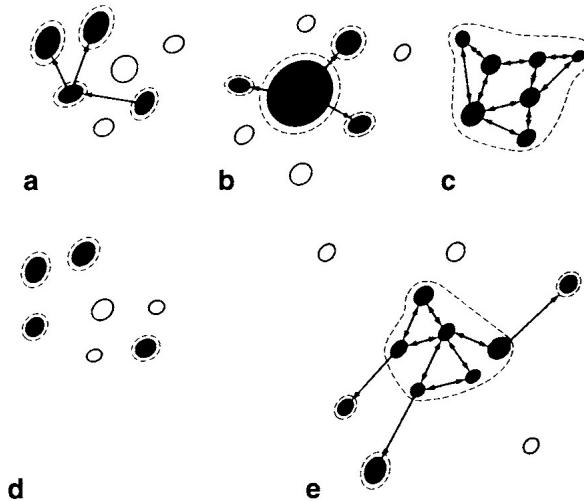


Figura 1. Figura retirada do artigo *Empirical Evidence for Metapopulation Dynamics* [Harrison and Taylor 1997]. Representação de modelos metapoplacionais onde: (a) clássico/Levins, (b) continente-ilha, (c) população em mancha (*patchy population*), (d) metapopulação em desequilíbrio (*nonequilibrium metapopulation*), (e) misto.

habitat [Pinto-Coelho 2000, Harrison and Taylor 1997] colonizados pelos indivíduos, enquanto os espaços em branco correspondem aos locais desocupados. As setas indicam o fluxo migratório, ou seja, a saída de indivíduos de um local para outro, podendo ou não haver trocas mútuas entre as subpopulações, como é o caso de (c) e (e).

Por fim, os tracejados ao redor de cada mancha representam as fronteiras ou limites de ocupação de cada local. Observa-se que, por maior que seja a subpopulação de cada mancha, ela nunca ocupa totalmente esses fragmentos. Pode-se dizer que há sempre algum fator (ou fatores) que impede a totalidade da ocupação do habitat. O objetivo deste trabalho é modelar a dinâmica de uma metapopulação em desequilíbrio (Figura 1.d) por meio de uma equação de difusão-reação, a fim de compreender em quais condições uma subpopulação pode se desenvolver em um fragmento com capacidade de suporte K , variável no tempo, e manter-se nesse ambiente.

2. Modelagem de metapopulação em desequilíbrio

Com base no modelo biológico de metapopulação em desequilíbrio (Figura 1.d), será proposta uma dinâmica metapoplacional considerando uma subpopulação completamente isolada. Supõe-se que os únicos processos biológicos atuantes sejam a difusão, o crescimento e a competição intraespecífica. Assim, desconsidera-se qualquer migração de indivíduos entre os fragmentos.

Na ausência de migração entre os fragmentos, a população remanescente pode diminuir ao longo do tempo e chegar à extinção, devido à falta de recursos necessários para sua manutenção. Isso indica que o ambiente não é viável para sustentar a população nesse horizonte temporal. Nessa condição, a população é incapaz de estabelecer um equilíbrio entre ocupação e uso dos recursos, o que leva à extinção local. Diante disso, busca-se entender em quais circunstâncias essa metapopulação pode atingir esse equilíbrio e permanecer no ambiente.

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

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

com $(x, t) \in [0, L] \times [0, +\infty)$ e N_0 o tamanho inicial da população. Esta equação descreve a variação da densidade populacional $\rho(x, t)$, com um coeficiente de difusão $D(x, K)$ e uma fonte $f(x, t, \rho)$.

No modelo (1), as condições de contorno indicam que a densidade populacional é nula nos extremos do fragmento de habitat considerado, um intervalo de comprimento L . Esta condição é chamada de fronteira absorvente (*absorbing boundary*) [Colombo and Anteneodo 2018, Brauer et al. 2019], que supõe que os indivíduos que deixam o ambiente morrem imediatamente ou perdem de forma permanente a capacidade de retornar. Por sua vez, a condição inicial representa que os indivíduos estão uniformemente distribuídos no fragmento de habitat no instante inicial.

Nesse problema será considerado que a difusão é variável, representada por uma função na forma

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

na qual D_0 é uma constante positiva e \bar{x} é o ponto do intervalo onde a difusão é maior. Nesse caso, será considerado o ponto médio do intervalo de x . A motivação dessa escolha é baseada nas alterações sofridas pelos ambientes à medida que o tempo avança [Coleman et al. 1979, Bassanezi and Gomes 2021], as quais influenciam a velocidade de espalhamento. Com esta expressão, busca-se representar uma situação populacional que privilegie a concentração no interior, reduzindo a densidade conforme os indivíduos se aproximem dos extremos do fragmento.

Também será considerada uma função de reação que corresponde à função logística, amplamente estudada e utilizada na modelagem de sistemas físicos e biológicos, na forma

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

Essa função representa o crescimento limitado da população na presença de outros indivíduos da mesma população, devido à competição intraespecífica entre esses indivíduos [Bassanezi and Ferreira 1988, Coleman et al. 1979].

2.1. Periodicidade

Em geral, observa-se que indivíduos de muitas espécies têm como característica a reprodução periódica e que locais isolados, como ilhas, também apresentam momentos de maior ou menor viabilidade como moradia. Outro fator, que combina aspectos geográficos e climáticos, é a diminuição da área de habitat segura em lugares gelados.

Isso porque, devido ao aquecimento global, esses locais têm seu tamanho total reduzido ou perigosamente transformado. Por outro lado, fatores climáticos como o aumento e a diminuição da temperatura são condições sazonais que também impactam a dinâmica populacional [Bassanezi and Gomes 2021], influenciando diretamente o aumento da natalidade ou da mortalidade de uma população.

De modo a descrever cenários de oscilações periódicas no ambiente e no crescimento da população, na análise da equação (1) serão consideradas a capacidade suporte K e a taxa de crescimento r como funções periódicas [Coleman et al. 1979, Bassanezi and Gomes 2021]. Assim, estas funções são definidas da seguinte forma

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

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

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

3. Metodologia

O método de Crank-Nicolson (CN) consiste em discretizar o domínio e calcular o valor da função num nível intermediário entre os tempos t_j e t_{j+1} , como ilustra-se na Figura 2.

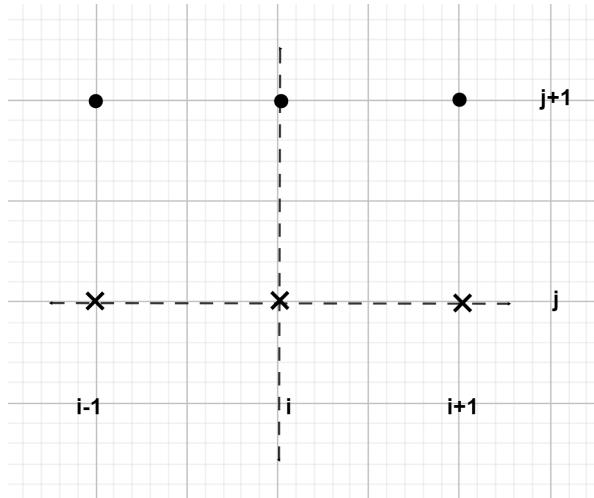


Figura 2. Malha com os índices dos pontos da discretização.

Os pontos pretos na malha (Figura 2) são os pontos a serem calculados no tempo $t_{j+1} = (j + 1)k$, em função dos pontos dados no tempo $t_j = jk$, onde $k = \Delta t$ é o passo da discretização e $j = 0, 1, 2, \dots, M$. Os pontos em formato de “×” representam os dados conhecidos quando se particiona o intervalo de x . Portanto, são conhecidos os valores da função nos pontos (x_{i-1}, t_j) , (x_i, t_j) e (x_{i+1}, t_j) e calculados os demais através da resolução de um sistema de equações, conforme será mostrado adiante. Outra particularidade desse método é que, caso haja outras funções dependentes do tempo inseridas na equação, elas são calculadas no tempo intermediário $t_{j+1/2} = (j + 1/2)k$, ou seja, um ponto que não pertence à malha.

Aplicando a derivada parcial em relação a x no lado direito da igualdade na equação do modelo (1) e omitindo os argumentos, a equação se expande na forma

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

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

$$D_x = \frac{\partial D}{\partial x} = 2D_0 K(t)(\bar{x} - x) e^{-K(x-\bar{x})^2} \quad (7)$$

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

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

com i tomando valores de 0 a N e j , de 0 a M .

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

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

onde

$$\begin{aligned} A_{i,j+1/2} &= -\lambda D_x \frac{j+1/2}{i} - \gamma D_i^{j+1/2}, \quad B_{i,j+1/2} = 2\gamma D_i^{j+1/2}, \\ C_{i,j+1/2} &= \lambda D_x \frac{j+1/2}{i} - \gamma D_i^{j+1/2}. \end{aligned} \quad (10)$$

e as constantes λ e γ são tais que

$$\lambda = \frac{k}{4h}, \quad \gamma = \frac{k}{2h^2}. \quad (11)$$

A discretização representada na equação (9), da qual será obtida a solução numérica, pode ser escrita através do seguinte esquema matricial:

$$P \rho^{j+1} = Q \rho^j + f^j \quad (12)$$

onde P e Q são matrizes quadradas tridiagonais de ordem M , na forma

$$P = \begin{bmatrix} 1 + B_{1,j+1/2} & A_{1,j+1/2} & 0 & \cdots & 0 \\ C_{2,j+1/2} & 1 + B_{2,j+1/2} & A_{2,j+1/2} & \cdots & \vdots \\ 0 & C_{3,j+1/2} & 1 + B_{3,j+1/2} & \cdots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 1 + B_{M-1,j+1/2} \end{bmatrix} \quad (13)$$

e

$$Q = \begin{bmatrix} 1 - B_{1,j+1/2} & -A_{1,j+1/2} & 0 & \cdots & 0 \\ -C_{2,j+1/2} & 1 - B_{2,j+1/2} & -A_{2,j+1/2} & \cdots & \vdots \\ 0 & -C_{3,j+1/2} & 1 - B_{3,j+1/2} & \cdots & \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 1 - B_{M-1,j+1/2} \end{bmatrix} \quad (14)$$

Além disso, a função de reação corresponde a um vetor coluna de $(M - 1)$ coordenadas cujo i -ésimo termo é dado por

$$f_i^j = kr^{j+1/2} \rho_i^j \left(1 - \frac{\rho_i^j}{K^{j+1/2}} \right). \quad (15)$$

4. Resultados

A partir da discretização do modelo (1), por meio do esquema numérico (9), foram realizadas simulações com base na resolução do sistema não linear representado pela forma matricial (12). Essas simulações permitiram analisar a influência de cada parâmetro do modelo sobre a dinâmica da população, ainda que sem considerar explicitamente suas unidades de medida. A resolução do sistema foi feita utilizando a biblioteca *Numpy* e todas as imagens foram geradas utilizando a biblioteca *Matplotlib.pyplot*, ambas bibliotecas do Python. Para as simulações foram usados os passos $h = 2 \cdot 10^{-3}$ (espaço) e $k = 4.0 \cdot 10^{-2}$ (tempo). Os códigos desenvolvidos são abertos e podem ser acessados na plataforma GitHub¹.

Em relação a difusão variável, os quatro parâmetros que provocam alteração na forma como os indivíduos se espalham no fragmento são D_0 , k_1 , k_2 e p_K . Pode-se verificar que D_0 contribui para a velocidade de difusão, pois, quanto maior o valor desse parâmetro, mais rápido a densidade decresce e se homogeneiza. Na capacidade suporte (4), k_1 contribui para a redução da velocidade de difusão. Isso faz com que a densidade populacional decresça mais lentamente, possibilitando a persistência da população. O parâmetro k_2 provoca aumento e diminuição da capacidade suporte, a depender do período de oscilação p_K . Quanto maior o valor desse parâmetro, maior a diferença entre a capacidade suporte máxima do ambiente ($K = k_1 + k_2$) e a capacidade suporte mínima ($K = k_1 - k_2$).

Na função de reação (3), os seis parâmetros que provocam alteração na forma como a população aumenta ou diminui são k_1 , k_2 , p_K , r_1 , r_2 e p_r . Os parâmetros k_1 , k_2 e p_K da capacidade suporte limitam o crescimento e o decrescimento da população e, consequentemente, contribuem para que haja alguma estabilização da densidade populacional ao longo do tempo. A depender do fator limitante

$$1 - \frac{\rho(x, t)}{K(t)} \quad (16)$$

da função de reação, pode-se observar o crescimento da população à medida que a capacidade suporte supera os valores da densidade em cada ponto do intervalo, ou seja, quando

¹<https://github.com/MukRodrigues/Simulacao-difusao-reacao>

$K(t) > \rho(x, t)$ (considerando que a taxa de crescimento é estritamente positiva). Caso contrário, observa-se decrescimento, quando $K(t) < \rho(x, t)$.

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

O crescimento da população indica que o ambiente oferece condições adequadas para sua manutenção. Isso significa que os recursos disponíveis são suficientes para sustentar os indivíduos, mesmo diante da competição intraespecífica. Por outro lado, o declínio populacional sugere que essa competição se intensifica a ponto de tornar o ambiente inviável, principalmente devido à elevada densidade de indivíduos no fragmento. Assim, a competição intraespecífica surge como o principal fator limitante ao crescimento populacional nesse contexto.

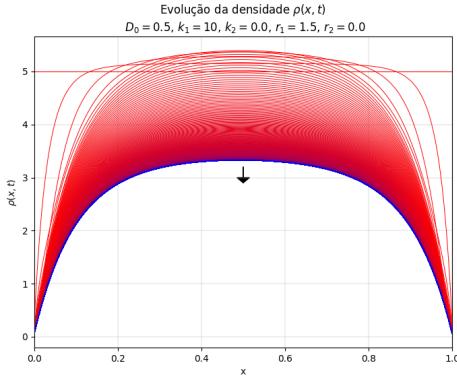
Os resultados das simulações gráficas da solução numérica (9) podem ser observados na Figura 3. Essa figura apresenta quatro simulações onde se considera diferentes cenários de difusão variável e crescimento logístico. Ela ilustra como a taxa de crescimento r (5) e a capacidade suporte K (4) atuam juntamente com o coeficiente básico de difusão D_0 para descrever cenários de evolução da densidade. Em todas elas verifica-se a persistência da subpopulação, ou seja, no intervalo de tempo $[0, 20]$ a densidade não é reduzida a zero.

A Subfigura 3.(a) apresenta uma seta preta indicando a tendência da densidade diminuir, a partir da distribuição inicial da densidade $\rho(x_i, 0) = 5$. As Subfiguras 3.(b), 3.(c) e 3.(d) apresentam duas setas indicando o efeito de regressão da densidade. Em cada subfigura, as curvas que transitam do vermelho para o azul indicam a densidade calculada em diferentes instantes de tempo, de modo que as curvas vermelhas estão mais próximas do tempo inicial $t_0 = 0$, enquanto as curvas azuis estão mais próximas do tempo final da simulação².

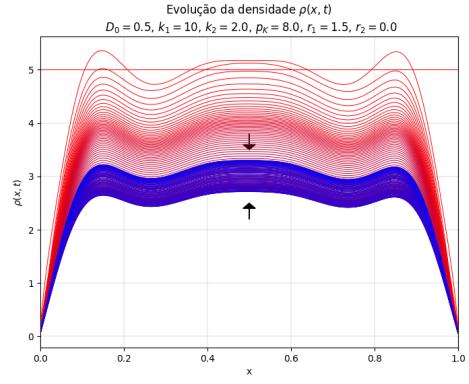
Em 3.(a) é ilustrado um cenário de diminuição da densidade. Consideraram-se as funções r e K constantes, isto é, com $r_2 = k_2 = 0$. Observa-se uma tendência de homogeneização da densidade ao longo do tempo. Nos instantes iniciais, pode haver um aumento da concentração de indivíduos no interior do espaço. Esse comportamento reflete a ação da competição intraespecífica, que desacelera o crescimento populacional à medida que o tempo avança.

De forma semelhante, a Subfigura 3.(b) também apresenta um cenário de diminuição da densidade. Neste caso, a taxa de crescimento é constante e a capacidade suporte varia ao longo do tempo ($k_2 \neq 0$). Nota-se a sobreposição das curvas de den-

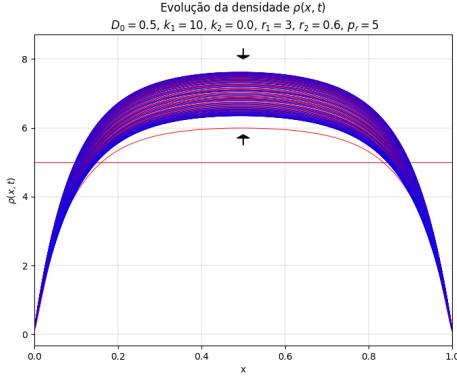
²Parâmetros das simulações: (a) $D_0 = 0.5, k_1 = 10, k_2 = 0, r_1 = 1.5, r_2 = 0$, (b) $D_0 = 0.5, k_1 = 10, k_2 = 2, p_k = 8, r_1 = 1.5, r_2 = 0$, (c) $D_0 = 0.5, k_1 = 10, k_2 = 0, r_1 = 3, r_2 = 0.6, p_r = 5$, (d) $D_0 = 0.5, k_1 = 10, k_2 = 2, p_k = 8, r_1 = 3, r_2 = 0.6, p_r = 5$.



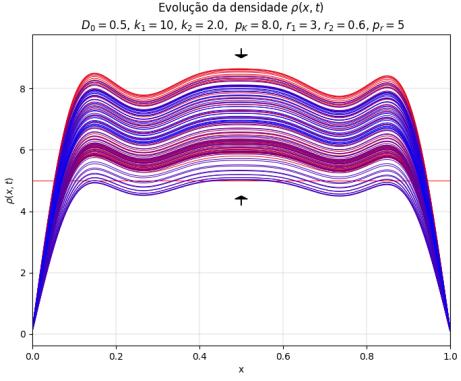
(a) Diminuição da densidade: r e K constantes.



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



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



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

Figura 3. Resultados da simulação numérica da equação de difusão-reação (1) com fonte logística usando o Método de Crank-Nicolson. Variação da densidade populacional entre os instantes $t_0 = 0$ e $T = 20$.

sidade nas regiões em azul do gráfico. Esse efeito é causado pela oscilação periódica da capacidade suporte, que permite a permanência da população, mesmo com a redução inicial da densidade.

Inicialmente, a densidade tende a se homogeneizar, mas não completamente. O ambiente ainda oferece condições suficientes para evitar a extinção local, apesar da competição intraespecífica. Quando as curvas estão mais próximas entre si (em vermelho e azul), a capacidade suporte atinge seu valor máximo ($K = k_1 + k_2$). Já quando as curvas estão mais espaçadas, a capacidade suporte atinge o valor mínimo ($K = k_1 - k_2$).

Os dois últimos cenários, representados em 3.(c) e 3.(d), mostram aumento da densidade populacional, considerando a taxa de crescimento r variável ($r_2 \neq 0$). O parâmetro r_1 é o principal responsável por esse aumento em ambas as subfiguras. A elevação de r_1 de 1,5 (em 3.a) para 3 (em 3.c) resultou em maior concentração de indivíduos no interior do intervalo, como evidenciado pelas curvas de densidade mais elevadas.

Esse crescimento, no entanto, continua sendo limitado pela capacidade suporte. O parâmetro r_2 introduz oscilações periódicas em r , promovendo variações na taxa de

crescimento. Isso leva ao reaparecimento do efeito de sobreposição das curvas de densidade — ou regressão — observado anteriormente em 3.(b). À medida que a densidade cresce, reduções periódicas em r podem ocorrer. Caso essas reduções sejam suficientemente fortes para que a difusividade (2) supere o crescimento, a regressão torna-se visível nas curvas de densidade.

O último cenário, ilustrado em 3.(d), inclui também variação da capacidade suporte ($k_2 \neq 0$). Observam-se, nesse caso, comportamentos oscilatórios semelhantes aos das subfiguras 3.(b) e 3.(c), com efeito de regressão mais intenso e permanência da população no fragmento ao longo do tempo.

5. Conclusão e Discussão

Neste trabalho foi utilizado o conceito de difusão para descrever a dinâmica de uma metapopulação em desequilíbrio, considerando-se a variação populacional e o espalhamento de indivíduos pelo ambiente. Para isso, foi estudada uma equação de diferencial parcial de difusão-reação (1). Foi utilizada uma função de difusão variável (2) e uma função de reação logística (3) para considerar as alterações ambientais no comportamento da população. Devido à natureza não linear do modelo, foi preciso o uso do método de discretização de *Crank-Nicolson* para encontrar a solução numérica da equação de difusão-reação.

Para o modelo estudado foram verificadas as circunstâncias nas quais ocorre o espalhamento dos indivíduos em um fragmento de habitat isolado, assim como a sobrevivência dos indivíduos em cada fragmento. A partir dos resultados encontrados foi possível verificar que a presença da fonte logística provoca crescimento da densidade de população limitado pela competição intraespecífica. Constatou-se que o modelo permite descrever crescimento limitado e persistência.

Observou-se, por exemplo, que em ambientes com alta oscilação da capacidade suporte e taxa de crescimento periódica, pode haver alternância entre fases de expansão e retração populacional, levando a efeitos de “regressão” cíclica na densidade. Por outro lado, quando esses parâmetros mantêm-se estáveis e suficientemente altos, a subpopulação tende à persistência, mesmo sob difusão significativa. Em relação aos parâmetros dessas funções periódicas, deve-se ter atenção para garantir funções K e r limitadas e, ainda, restringir a capacidade suporte K a valores não negativos, pelo próprio significado biológico que esse fator tem.

Do ponto de vista da ecologia aplicada, esses resultados ajudam a identificar condições mínimas para a manutenção de populações isoladas em paisagens fragmentadas. Isso pode orientar ações como a delimitação de áreas prioritárias para restauração ecológica, a gestão da heterogeneidade ambiental e a definição de limites de viabilidade populacional em unidades de conservação. Como perspectiva futura, propõe-se incorporar mecanismos de migração e conectar múltiplos fragmentos, aproximando o modelo de contextos ecológicos mais realistas e complexos.

Agradecimentos

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

Referências

- Assis, L. M. E., Assis, R. A., and Fonseca, O. J. T. (2020). Um estudo teórico de dinâmica entre fragmentos de habitat. *Biomatemática*, 30:55–92.
- Bassanezi, R. and Ferreira, W. (1988). *Equações Diferenciais com Aplicações*. Harbra, São Paulo.
- Bassanezi, R. and Gomes, D. (2021). Periodicidade em dinâmica populacional com incertezas. 30:1–19.
- Brauer, F., Castillo-Chavez, C., and Feng, Z. (2019). *Mathematical Models in Epidemiology*. Texts in Applied Mathematics. Springer New York.
- Coleman, B. D., Hsieh, Y.-H., K., and P., G. (1979). On the optimal choice of r for a population in a periodic environment. *Mathematical Biosciences*, 46(1-2):71–85.
- Colombo, E. H. and Anteneodo, C. (2018). Nonlinear population dynamics in a bounded habitat. *Journal of Theoretical Biology*, 446.
- Harrison, S. P. and Taylor, A. D. (1997). Empirical evidence for metapopulation dynamics. In *Metapopulation Biology*, pages 27–42, San Diego. Academic Press.
- Jorba-Cuscó, M., Oliva-Zúniga, R. I., Sardanyés, J., and Pérez-Palau, D. (2024). Optimal dispersal and diffusion-enhanced robustness in two-patch metapopulations: origin’s saddle-source nature matters. *Theory in Biosciences*, 143(1):79–95.
- Marini-Filho, O. J. and Martins, R. P. (2000). Teoria de metapopulações, novos princípios na biologia da conservação. *Ciência Hoje*, 27:22–29.
- Pinto-Coelho, R. M. (2000). *Fundamentos em ecologia*. Série biomédica. Artmed Ed.