

**Luiz Henrique Gama Dore de Araujo**

**Dinâmica de Populações na Rede Hidrográfica da Bacia  
Amazônica**

RECIFE-PE - MAR/2017

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO**  
**PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOMETRIA E ESTATÍSTICA APLICADA**

## **Dinâmica de Populações na Rede Hidrográfica da Bacia Amazônica**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biometria e Estatística Aplicada como exigência parcial à obtenção do título de Doutor.

**Área de Concentração: Modelagem Estatística e Computacional**

Orientador: Prof. Dr. Borko Stosic

RECIFE-PE - MAR/2017.

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE  
Biblioteca Central, Recife-PE, Brasil

A663d Araujo, Luiz Henrique Gama Dore de.  
Dinâmica de populações na rede hidrográfica da Bacia  
Amazônica / Luiz Henrique Gama Dore de Araujo. – 2017.  
72 f. : il.

Orientador: Borko Stosic.  
Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de  
Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biometria e  
Estatística Aplicada, Recife, BR-PE, 2017.  
Inclui referências e apêndice(s).

1. Dinâmica populacional 2. Persistência 3. Rede hidrográfica  
da bacia 4. Amazônica 5. Árvore binária 6. Equação de Fisher  
discreta I. Araujo, Luiz Henrique Gama Dore de. II. Stosic, Borko,  
orient. III. Título

CDD 004

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO**  
**PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOMETRIA E ESTATÍSTICA APLICADA**

**Dinâmica de Populações na Rede Hidrográfica da Bacia Amazônica**

Luiz Henrique Gama Dore de Araujo

Tese julgada adequada para obtenção do título de doutor em Biometria e Estatística Aplicada, defendida e aprovada por unanimidade em 24/03/2017 pela Comissão Examinadora.

Orientador:

---

Prof. Dr. Borko Stosic  
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Banca Examinadora:

---

Prof. Dr. César Augusto Rodrigo Castilho  
Universidade Federal de Pernambuco  
Departamento de Matemática

---

Prof. Dr. Pedro Hugo de Figueirêdo  
Universidade Federal Rural de Pernambuco  
Departamento de Física

---

Prof. Dr. Tatijana Stosic  
Universidade Federal Rural de Pernambuco  
Departamento de Estatística e Informática

---

Prof. Dr. Viviane Moraes de Oliveira  
Universidade Federal Rural de Pernambuco  
Departamento de Física

Dedico à minha esposa Manuela e ao meu filho Thales.

## **Agradecimentos**

Agradeço ao meu orientador Borko Stosic por ter me proposto um tema de pesquisa tão importante, profundo, desafiador, complexo e com muitas ramificações, pelo conhecimento que me transmitiu, pela consideração, pela paciência e confiança.

Agradeço à minha esposa Manuela pelas discussões acadêmicas que nos levaram a ter várias ideias para este trabalho e para trabalhos futuros. Agradeço-a pelo amor, carinho e amizade que tem por mim. Agradeço pela paciência que ela teve nos momentos de maior dificuldade.

*"A busca da verdade deve ser o objetivo de nossa atividade; é o único fim digno dela.*

*(...)*

*Entretanto, às vezes a verdade nos amedronta. E de fato sabemos que por vezes ela é decepcionante, é um fantasma que só nos aparece para fugir sem cessar, e que é preciso persegui-la até mais e mais adiante, sem jamais conseguir atingi-la."*

**Henri Poincaré**

## Resumo

Neste trabalho, propõe-se uma versão discreta da equação de reação-advecção-difusão de Fisher como modelo para o crescimento e dispersão de populações formadas por organismos de uma única espécie, cujo habitat pode ser representado por um grafo. O modelo consiste num sistema de equações diferenciais, o qual é denominado equação de Fisher discreta. São fornecidas as condições sob as quais uma população governada pela equação de Fisher discreta persiste ou não persiste. Como redes hidrográficas podem ser representadas como árvores binárias, a equação de Fisher pode ser aplicada na modelagem da evolução espaço temporal de populações distribuídas sobre redes hidrográficas. A partir da base de dados fornecida pela Agência Nacional de Águas, representa-se a rede hidrográfica da bacia Amazônica como uma árvore binária. Utilizando a equação de Fisher discreta como modelo, são realizadas simulações do processo de crescimento e dispersão de uma população composta por organismos de uma única espécie ao longo da rede hidrográfica da bacia Amazônica, vista como uma árvore binária. Em um dos cenários considerados nas simulações, observou-se o surgimento de um grupo de organismos que se isola dos demais durante o processo de dispersão. Com o passar do tempo, este grupo isolado pode passar a constituir uma espécie diferente da original. Tal situação é interessante do ponto de vista da filogeografia, a qual procura explicar a diversidade genética a partir de processos populacionais e demográficos, tais como os processos migratórios, e revela a capacidade de reproduzir fenômenos causadores da formação de novas espécies. Por fim, assumindo que um curso d'água (uma rede hidrográfica sem ramificações) e uma rede hidrográfica são representados por árvores de Cayley de graus 2 e 3, respectivamente, demonstra-se que populações com pouca capacidade de mobilidade podem persistir numa rede hidrográfica, porém não persistem num curso d'água, independentemente do seu tamanho. Este resultado fornece uma evidência da importância das ramificações de uma rede hidrográfica para a sobrevivência de espécies com pouca capacidade de mobilidade.

**Palavras-chave:** Dinâmica populacional; Persistência; Rede hidrográfica da bacia Amazônica; Árvore binária; Equação de Fisher discreta.

## Abstract

In this work, a discrete version of the Fisher's reaction-advection-diffusion equation is proposed as a model to the growth and dispersion of single species populations whose habitat can be represented by a graph. The model consists of a system of differential equation, and is termed discrete Fisher's equation. The conditions under which a population governed by the discrete Fisher's equation persists or do not persists, are given. Since hydrographic networks can be represented by binary trees, the discrete Fisher's equation can be applied in the modeling of the spatiotemporal evolution of populations distributed on hydrographic networks. From the database provided by the Brazilian National Water Agency, the hydrographic network of the Amazon basin is represented by a binary tree. Using the discrete Fisher's equation as a model, simulations of the growth and dispersion processes along the hydrographic network of the Amazon basin, seen as a binary tree, are performed. In one of the scenarios considered in the simulations, we observed the emergence of a group of organisms, isolated from rest during the dispersion. Over time, this isolated group may became a distinct species, different from the original. This situation is interesting from the point of view of phylogeography, which attempts to explain the genetic diversity as a result of population end demographic processes, like migration, and reveals the ability of the model in reproducing phenomena that mitigate the formation of new species. Finally, assuming that a water course (a hydrographic network without ramifications) and a hydrographic network are represented by Cayley trees of degrees 2 and 3, respectively, it is demonstrated that populations composed by organisms with poor mobility may persist in a hydrographyc network, but do not persist in a water course, independently of its length. This result provides an evidence of the importance of the hydorgraphic network ramification for the survival of species with poor mobility.

**Key words:** Population dynamics; Persistence; Hydrographic netowrk of the Amazon basin; Binary tree; discrete Fisher's equation.

# Lista de Figuras

1	Rede de drenagem fictícia e sua representação por uma árvore binária. . .	p. 22
2	Porção brasileira da rede hidrográfica da Bacia Amazônica. . . . .	p. 26
3	<i>Shape</i> da rede hidrográfica da Bacia Amazônica. . . . .	p. 28
4	Vértices da árvore binária correspondente à rede hidrográfica da Bacia Amazônica. . . . .	p. 31
5	Estações fluviométricas para as quais a velocidade média da correnteza encontra-se disponível. . . . .	p. 33
6	Erro quadrático médio obtido pelo método <i>leave-one-out</i> . . . . .	p. 34
7	Velocidades estimadas em km/h. . . . .	p. 35
8	(a) Maior autovalor da matriz do sistema vs coeficiente de difusão. (b) Curva de persistência. . . . .	p. 36
9	Dispersão populacional sob o cenário 1. . . . .	p. 39
10	Dispersão populacional sob o cenário 2. . . . .	p. 41
11	Dispersão populacional sob o cenário 3. . . . .	p. 43
12	Região isolada da rede hidrográfica. . . . .	p. 44
13	Dispersão populacional sob o cenário 4. . . . .	p. 46

# Lista de Tabelas

1	Cinco primeiros valores das dez variáveis utilizadas na identificação da árvore binária. . . . .	p. 29
2	Cinco primeiros valores das variáveis associadas aos vértices. . . . .	p. 32
3	Estatísticas sobre as velocidades estimadas (km/h). . . . .	p. 35
4	Cenários e os respectivos parâmetros . . . . .	p. 36
5	Quantidade de trechos por ordem de Horton-Strahler . . . . .	p. 40
6	Estatísticas dos tamanhos populacionais no cenário 3. . . . .	p. 42

# Sumário

<b>1</b>	<b>Introdução</b>	p. 1
<b>2</b>	<b>Objetivos</b>	p. 9
2.1	Geral . . . . .	p. 9
2.2	Específicos . . . . .	p. 9
<b>3</b>	<b>Um modelo para a distribuição de populações sobre grafos</b>	p. 10
3.1	Noções básicas sobre grafos . . . . .	p. 10
3.2	O princípio da conservação . . . . .	p. 13
3.3	A equação de Fisher discreta . . . . .	p. 14
3.4	Persistência populacional . . . . .	p. 16
3.5	Regiões habitáveis e subgrafos . . . . .	p. 19
<b>4</b>	<b>Equação de Fisher discreta sobre redes hidrográficas</b>	p. 21
4.1	Representação de redes hidrográficas e cursos d'água como árvores . . . . .	p. 21
4.2	Formulação da equação . . . . .	p. 23
<b>5</b>	<b>Crescimento e dispersão Populacionais na Rede Hidrográfica da Bacia Amazônica</b>	p. 25
5.1	Descrição e pré-processamento dos dados . . . . .	p. 27
5.2	Construção da matriz de dados dos vértices . . . . .	p. 30
5.3	Estimação das Velocidades da Correnteza . . . . .	p. 32
5.4	Simulações . . . . .	p. 35
<b>6</b>	<b>Sobre o papel das ramificações de uma rede hidrográfica na sustentação</b>	

<b>da vida</b>	p. 47
6.1 A Equação de Fisher discreta sobre árvores de Cayley . . . . .	p. 47
6.2 Persistência em redes hidrográficas e cursos d'água . . . . .	p. 51
<b>7 Considerações finais</b>	p. 52
<b>Apêndice A</b>	p. 54
<b>Referências</b>	p. 58

# 1 Introdução

Em ecologia, a dinâmica de populações tem como objeto de investigação o mecanismo pelo qual a distribuição espacial de organismos em seus habitats varia com o tempo. As interações dos organismos com eles próprios e com o meio ambiente dão origem aos processos de nascimento, morte e migração, os quais determinam a heterogeneidade espaço-temporal de uma população. Esses processos e seus impactos sobre a distribuição da população são governados pelo princípio da conservação. O princípio da conservação diz que a quantidade de matéria acumulada numa dada região é igual à quantidade de matéria que entra, menos a quantidade de matéria que sai, mais a quantidade de matéria criada, menos a quantidade de matéria destruída (ELNASHAIE; GARHYAN, 2003, p. 339).

No contexto de dinâmica de populações, o princípio da conservação pode ser enunciado da seguinte maneira: O tamanho populacional num determinado instante de tempo é igual ao saldo migratório mais o crescimento natural neste mesmo instante de tempo.

Seja  $\Omega \subseteq \mathbb{R}^2$  uma região que representa o habitat dos organismos que compõem uma determinada população.

O tamanho populacional é representado pela densidade populacional, isto é, pelo número de organismos por unidade de área. Seu valor em  $x \in \Omega$  e no instante de tempo  $t$  é denotado por  $\rho(x, t)$ .

O crescimento natural é o número de organismos que nascem por unidade de área menos o número de organismos que morrem por unidade de área. Seu valor em  $x \in \Omega$  e no instante de tempo  $t$  é denotado por  $n(x, t)$ .

O saldo migratório em  $x$  é o número de organismos por unidade de área que chegam a  $x$  menos o número de organismos por unidade de área que saem de  $x$ . Seu valor no instante de tempo  $t$  é denotado por  $m(x, t)$ .

De acordo com o princípio da conservação,

$$\rho(x, t) = m(x, t) + n(x, t). \quad (1.1)$$

Da equação (1.1), obtém-se

$$\frac{\partial \rho}{\partial t}(x, t) = \mu(x, t) + \eta(x, t), \quad (1.2)$$

onde  $\mu(x, t) = \frac{\partial m}{\partial t}(x, t)$  é denominada taxa de migração e  $\eta(x, t) = \frac{\partial n}{\partial t}(x, t)$  é denominada taxa de crescimento natural.

A taxa de migração  $\mu(x, t)$  pode ser expressa em termos do fluxo populacional  $J(x, t) = (J_1(x, t), J_2(x, t)) \in \mathbb{R}^2$ , o qual é um vetor que representa a magnitude, a direção e o sentido do movimento migratório. A quantidade  $|J_1(x, t)|$  é o número de organismos por unidade de área que saem de  $x$  na direção do eixo das abcissas. Se  $J_1(x, t) > 0$ , os organismos saem de  $x$  no sentido positivo do eixo das abcissas; se  $J_1(x, t) < 0$ , então os organismos saem de  $x$  no sentido negativo do eixo das abcissas. A coordenada  $J_2(x, t)$  tem o mesmo significado, exceto pelo fato de que o movimento ocorre na direção das ordenadas. De maneira geral, o número de organismos por unidade de área que saem de  $x$  na direção de um vetor unitário  $u \in \mathbb{R}^2$  é dado por  $|\langle J(x, t), u \rangle|$ , onde  $\langle \cdot, \cdot \rangle$  denota o produto interno, e o sinal de  $\langle J(x, t), u \rangle$  indica o sentido do movimento.

Sejam  $R \subset \Omega$  uma região de  $\Omega$  tal que  $x \in R$ ,  $\sigma_R$  a fronteira de  $R$  e  $u(y)$  o vetor unitário normal a  $\sigma_R$  em  $y \in \sigma_R$ . Supondo-se que  $u(y)$  aponta para fora de  $R$ , se um indivíduo sai de  $y$  no sentido positivo de  $u(y)$ , então este indivíduo sai de  $R$  e se um indivíduo sai de  $y$  no sentido negativo de  $u(y)$ , então este indivíduo está entra em  $R$ . Logo, pode-se definir o saldo migratório em  $R$  através de  $y$  como  $-\langle J(y, t), u(y) \rangle$ . Portanto, a integral de linha desta quantidade sobre  $\sigma_R$  fornece o saldo migratório em toda a região  $R$ . Ou seja, a quantidade

$$-\oint_{\sigma_R} \langle J(y, t), u(y) \rangle d\sigma_r \quad (1.3)$$

é o número de organismos por unidade de área que entram em  $R$  menos o número de organismos por unidade de área que saem de  $R$ . Pelo teorema da divergência, a integral (1.3) pode ser escrita como

$$-\iint_R (\nabla \cdot J)(x, t) dx_1 dx_2, \quad (1.4)$$

onde  $\nabla \cdot$  denota o operador divergência. Como  $m(x, t)$  é o saldo migratório por unidade de área em  $x \in \Omega$ , então o saldo migratório em  $R$  também é dado por

$$\iint_R m(x, t) dx_1 dx_2. \quad (1.5)$$

Das integrais (1.4) e (1.5), obtém-se  $\mu(x, t) = -(\nabla \cdot J)(x, t)$ . Ou seja, a taxa de migração é o negativo da divergência do fluxo populacional.

Dessa forma, a equação (1.2) pode ser escrita como

$$\frac{\partial}{\partial t}\rho(x, t) = -(\nabla \cdot J)(x, t) + \eta(x, t). \quad (1.6)$$

A equação (1.6) é conhecida como equação de conservação. A equação de conservação serve como base para a elaboração de modelos matemáticos para fenômenos que envolvem o transporte, a produção e a destruição de matéria. Detalhes sobre a equação de conservação e a interpretação de seus componentes podem ser vistos em Logan (2008, p. 20–25), Iannelli e Andrea (2014, p. 113–116) e Lewis et al. (2016, p. 61–63).

Supõe-se que  $\rho(x, t)$ ,  $\mu(x, t)$  e  $\eta(x, t)$  são funções continuamente diferenciáveis de  $x$  e de  $t$ . No restante deste capítulo, supõe-se que  $\Omega \subseteq \mathbb{R}^d$  com  $d \in \{1, 2, 3\}$  e adota-se as unidades de medida correspondentes a estes espaços.

Diferentes modelos populacionais podem ser obtidos adotando-se diferentes mecanismos de migração, de natalidade e de mortalidade (KOT, 2001, p. 269–274). Dois mecanismos de migração são difusão e a advecção (STOCKER, 2011, p. 53–57). O movimento por difusão ocorre quando o fluxo populacional obedece a primeira lei de Fick, a qual diz que o fluxo em um ponto  $x$  é proporcional ao negativo do gradiente da densidade populacional em  $x$ . Nesse caso, o fluxo populacional é dado por

$$J(x, t) = -D(\nabla\rho)(x, t), \quad (1.7)$$

onde  $D > 0$  é um número real denominado coeficiente de difusão e  $\nabla$  é o operador gradiente.

O movimento por advecção ocorre quando os organismos são transportados por algum material que se encontra em movimento. Nesse movimento, o organismo não depende energia. Por exemplo, organismos aquáticos podem ser transportados ao longo de um curso d'água pela correnteza. O vetor que representa a velocidade do material em movimento é denominado velocidade de advecção. O fluxo populacional resultante do movimento por advecção com velocidade constante é dado por

$$J(x, t) = \alpha\rho(x, t). \quad (1.8)$$

onde  $\alpha \in \mathbb{R}^d$  é a velocidade de advecção.

Se os organismos se movimentam por difusão e por advecção, então o fluxo populacional é a soma dos fluxos correspondentes aos dois movimentos, isto é,

$$J(x, t) = -D(\nabla\rho)(x, t) + \alpha\rho(x, t). \quad (1.9)$$

Substituindo-se (1.9) em (1.6), obtém-se

$$\frac{\partial \rho}{\partial t}(x, t) = D(\nabla^2 \cdot \rho)(x, t) - \alpha(\nabla \rho)(x, t) + \eta(x, t), \quad (1.10)$$

onde  $\nabla^2$  denota o operador de Laplace. A equação (1.10) é chamada equação de reação-advectação-difusão. No caso em que  $\alpha = 0$ , tal equação é conhecida como equação de reação-difusão.

Uma suposição bastante comum é a de que a taxa de crescimento natural segue uma função logística, isto é,

$$\eta(x, t) = r\rho(x, t) (1 - \rho(x, t)/K), \quad (1.11)$$

na qual  $r$  é denominada taxa de crescimento populacional per capita e  $K$  é a capacidade de carga (KOT, 2001, p. 6). De acordo com (1.11), a taxa de crescimento natural per capita  $r(1 - \rho(x, t)/K)$  decai na medida em que a densidade populacional se aproxima da capacidade de carga.

Substituindo (1.11) em (1.10), obtém-se

$$\frac{\partial \rho}{\partial t}(x, t) = D(\nabla^2 \cdot \rho)(x, t) - \alpha(\nabla \rho)(x, t) + r\rho(x, t) (1 - \rho(x, t)/K). \quad (1.12)$$

A versão unidimensional da equação (1.12) com  $\alpha = 0$  é conhecida como equação de reação-difusão de Fisher por ter sido primeiramente proposta por Fisher (1937) como um modelo para propagação de um gene com uma mutação benéfica ao longo de uma população sobre  $\mathbb{R}$ .

Dois importantes fenômenos ecológicos que podem ser modelados por equações de reação-advectação-difusão são a propagação de frentes de migração e a persistência de uma população (VOLPERT; PETROVSKII, 2009; CANTRELL; COSNER, 2003).

Seja  $\mathbb{R}_+^d = \{x = (x_1, \dots, x_d)^T \in \mathbb{R}^d; x_i \geq 0, i = 1, \dots, d\}$ . Para o que se segue,  $\rho(x, \cdot) : [0, \infty) \rightarrow \mathbb{R}_+$  é a solução de (1.12) com valor inicial  $\rho(x_0, 0) > 0$  e  $\rho(x, 0) = 0$  para todo  $x \neq x_0$ .

A propagação de frentes de migração está relacionada à forma como a região habitada por uma espécie se expande com passar do tempo. Assumindo-se que  $\Omega = \mathbb{R}^d$  e  $\alpha = 0$ , pode-se mostrar que, com o passar do tempo, a fronteira entre a região habitada e a região não habitada avança a uma velocidade aproximadamente igual a  $\sqrt{4rD}$  (MURRAY, 2002, p. 443; HOLMES et al., 1994). Isto equivale a dizer que a população se expande radialmente em  $\mathbb{R}^d$  com velocidade  $\sqrt{4rD}$ .

A persistência de uma população corresponde à sua capacidade de não ser extinta. Se  $\rho(x, t)$  se mantém positiva quando  $t \rightarrow \infty$ , ou seja,  $\lim_{t \rightarrow \infty} \rho(x, t) > 0$ , diz-se que a população persiste ou que a população é persistente. Considera-se que, se  $\lim_{t \rightarrow \infty} \rho(x, t) = 0$ , então a população se encontra em risco iminente de extinção e, neste caso, diz-se que a população não persiste ou que a população não é persistente.

No cenário descrito acima, a região habitada se expande indefinidamente e isto implica que a população é persistente. No cenário em que  $\Omega = \mathbb{R}$  e  $\alpha > 0$ , os organismos encontram-se submetidos a um movimento por advecção, e isto influencia negativamente a capacidade de persistência. Pode-se mostrar que a população é persistente se, e somente se,  $D \geq \frac{\alpha^2}{4r}$  (RYABOV; BLASIUS, 2008).

A questão da persistência populacional é importante nos casos em que  $\Omega$  é uma região limitada fora da qual as condições são hostis, tornando impossível a sobrevivência do organismo. Sejam  $\Omega$  uma região limitada e  $\partial\Omega$  a fronteira de  $\Omega$ . A hostilidade do meio externo a  $\Omega$  pode ser expressa assumindo-se que  $\rho(x, t) = 0$  para todo  $x \in \partial\Omega$ . Nesse caso, é razoável supor que quanto maior a região  $\Omega$ , maior a capacidade de persistência da população. Também é razoável supor que uma população não é capaz de persistir em regiões “muito pequenas”. Com isso em mente, pode-se definir o tamanho mínimo do habitat  $\Omega$  como sendo o menor tamanho que  $\Omega$  deve ter para garantir a persistência da população que habita esta região.

Supondo-se  $d = 1$ ,  $\Omega$  é um intervalo limitado. Nesse caso, pode-se mostrar que a população persiste se, e somente se

$$l \geq \pi \sqrt{\frac{D}{r - \frac{\alpha^2}{4D}}}, \quad (1.13)$$

onde  $l$  denota o comprimento de  $\Omega$  (RYABOV; BLASIUS, 2008). A quantidade  $\pi \sqrt{\frac{D}{r - \frac{\alpha^2}{4D}}}$  é o tamanho mínimo do habitat  $\Omega$ . Se o comprimento de  $\Omega$  é inferior a  $\pi \sqrt{\frac{D}{r - \frac{\alpha^2}{4D}}}$ , então a extinção da população é iminente. Quanto maior a velocidade de advecção, maior o comprimento mínimo do intervalo  $\Omega$  capaz de assegurar a persistência da população.

Se  $d = 2$  e  $\Omega$  é um quadrado de lado  $l$ , então a população persiste se, e somente se

$$l \geq \sqrt{\frac{2\pi^2}{r - \frac{\alpha_1^2}{4D} - \frac{\alpha_2^2}{4D}}}, \quad (1.14)$$

onde  $\alpha^T = (\alpha_1, \alpha_2)$  é a velocidade de advecção (RYABOV; BLASIUS, 2008). Quanto maior a velocidade de advecção, maior deve ser o comprimento mínimo do lado do quadrado  $\Omega$ .

No caso bidimensional, não apenas o tamanho de  $\Omega$ , mas também a sua geometria, determinam a capacidade de persistência da população (HOLMES et al., 1994). Por exemplo, se  $\Omega$  é um retângulo de lados  $l_1$  e  $l_2$  e  $\alpha = 0$ , então a população persiste se, e somente se

$$A_R \geq \sqrt{(l_1^2 + l_2^2) \frac{\pi^2 D}{r}}, \quad (1.15)$$

onde  $A_R$  denota a área de  $\Omega$  (LEWIS et al., 2016, p. 78). Se  $l_1 = l_2 = l$ , então  $\Omega$  é um quadrado. Neste caso, a população persiste se, e somente se

$$A_S \geq \sqrt{2l^2 \frac{\pi^2 D}{r}}, \quad (1.16)$$

onde  $A_S$  denota a área de  $\Omega$ . Se  $l_1 = 1$ ,  $l_2 = 2$  e  $l = \sqrt{2}$ , então as áreas nas duas situações são iguais a 2. Entretanto, se  $D = 0,09$  e  $r = 1$ , então a população persiste na região quadrada, mas não persiste na região retangular. De fato, sob estas condições, o tamanho mínimo do habitat quadrado é, aproximadamente,  $1,88 < 2 = A_S$ , enquanto que o tamanho mínimo do habitat retangular é, aproximadamente,  $2,11 > 2 = A_R$ . Pode-se concluir que no caso bidimensional é preciso levar em conta a geometria do habitat.

Uma versão mais geral da equação (1.10) pode ser obtida assumindo-se que os seus parâmetros variam espacialmente. Sejam  $D(x)$ ,  $\alpha(x)$ ,  $r(x)$  e  $K(x)$  funções que cujos valores são o coeficiente de difusão, a velocidade de advecção, a taxa de crescimento per capita e a capacidade de carga, respectivamente, em cada ponto  $x \in \mathbb{R}^d$ . Neste caso, a equação de reação-advecção-difusão com taxa de crescimento natural logística fica dada por

$$\frac{\partial \rho}{\partial t}(x) = (\nabla \cdot J)(x) + r(x)\rho(x) \left(1 - \rho(x)/K(x)\right) \quad (1.17)$$

onde  $J$  é o fluxo populacional

$$J(x, t) = -D(x)(\nabla \rho)(x) + \alpha(x)\rho(x). \quad (1.18)$$

Neste trabalho, a equação (1.17) com o fluxo dado por (1.18) é chamada de equação de Fisher.

Cantrell e Cosner (2003) fornece um estudo aprofundado sobre persistência populacional com base em equações de reação-advecção-difusão (1.17). Em Shigesada e Kohkichi (1997), Petrovskii e Bai-Lian (2006) e Lewis et al. (2016), encontram-se análises bastante abrangentes sobre aspectos teóricos e práticos das equações de reação-advecção-difusão como modelos para o processo de invasão de habitats por espécies exóticas, incluindo tópicos sobre propagação de frentes de migração e persistência populacional.

As equações de conservação (1.6) e a equação de Fisher (1.17) formam a base para diversos modelos populacionais os quais descrevem fenômenos como persistência e propagação de frentes de migração. Entretanto, tais modelos assumem que a população encontra-se distribuída sobre uma região do  $\mathbb{R}^d$ .

Existem situações nas quais o habitat é representado por uma estrutura discreta. Organismos de água doce habitam rios e outros tipos de cursos d'água e corpos hídricos, os quais se conectam, formando uma rede hidrográfica. Tais redes hidrográficas podem ser representadas por árvores binárias (ZALIAPIN et al., 2010; LI et al., 2010). Nesta representação, os elos correspondem aos corpos hídricos que compõem a rede e os pontos que conectam os corpos hídricos, bem como os pontos localizados na fronteira da rede, correspondem aos vértices.

No caso em que o habitat é formado por um único curso d'água, este pode ser representado simplesmente por um intervalo real. Neste caso, as equações (1.6) e (1.17) podem ser utilizadas. Anholt (1995), Speirs e Gurney (2001), Pachepsky et al. (2005), Lutscher et al. (2010) abordam as questões da persistência populacional e do tamanho mínimo do habitat, no caso de populações distribuídas ao longo de um único curso d'água, a partir de equações de reação-advecção-difusão unidimensionais.

No caso em que o habitat é formado por uma rede hidrográfica, os modelos matemáticos devem levar em conta a estrutura de árvore que tais redes possuem.

Ramirez (2012) e Sarhad et al. (2014) propõem modelos que consideram os trechos de curso d'água entre confluências como segmentos contínuos e, a partir destes modelos, estabelecem condições sob as quais uma população persiste ou não persiste. Tais modelos assumem que a população se distribui continuamente ao longo dos vértices e dos elos da árvore binária. Assumindo que as populações se concentram nos vértices (ou nos elos) da árvore binária que representa a rede hidrográfica, Casagrandi et al. (2007), Mari et al. (2011) e Mari et al. (2014) propõem modelos para a invasão de mexilhões zebra ao longo da rede hidrográfica da bacia do rio Mississippi. Essa abordagem permite incorporar aos modelos a heterogeneidade espacial do habitat variando-se os parâmetros que controlam a dispersão e o crescimento populacional de vértice para vértice. Com base em equações de reação-advecção-difusão, Campos et al. (2006) e Bertuzzo et al. (2007) desenvolvem modelos através dos quais pode-se calcular a velocidade de propagação da frente de migração ao longo do curso d'água principal de uma rede hidrográfica. Bertuzzo et al. (2008), Bertuzzo et al. (2009) e Mari et al. (2011) propõem modelos para a disseminação da cólera, nos quais as redes hidrográficas atuam como corredores ecológicos.

O presente trabalho propõe uma versão discreta da equação de Fisher com o objetivo de estudar o crescimento e a dispersão de populações distribuídas ao longo da rede hidrográfica da bacia Amazônica, vista como uma árvore binária. A equação de Fisher discreta corresponde a um sistema de equações diferenciais autônomo, e pode ser utilizada como modelo para populações cujo habitat pode ser representado por um grafo.

O trabalho se encontra organizado da seguinte maneira.

No capítulo 3, encontra-se a maioria dos resultados teóricos necessários para a aplicação da equação de Fisher discreta como modelo para populações distribuídas sobre grafos. Na seção 3.1, são introduzidas definições e terminologia relativas a grafos utilizadas no decorrer deste trabalho. Na seção 3.2 e 3.3, são apresentadas as versões discretas da equação de conservação, da equação de reação-advecção-difusão e da equação de Fisher. Na seção 3.4, são deduzidos os critérios para persistência ou extinção de uma população governada pela equação de Fisher discreta. Na seção 3.5, a equação de Fisher discreta é formulada assumindo-se que o habitat possui restrições.

No capítulo 4, explica-se como uma rede hidrográfica pode ser convertida em uma árvore binária e formula-se a equação de Fisher para redes hidrográficas.

No capítulo 5, são realizadas as simulações do processo de crescimento e dispersão populacionais ao longo da rede hidrográfica da bacia Amazônica. A seção 5.1 explica como extrair da base de dados da Agência Nacional de Águas (ANA), a árvore binária que representa a rede hidrográfica da bacia Amazônica. A seção 5.2 mostra o procedimento utilizado para estimar a velocidade do fluxo da água em cada um dos vértices que compõem a árvore binária. Tais velocidades são utilizadas posteriormente nas simulações. A seção 5.3 contém os resultados das simulações, incluindo análises e mapas de calor, os quais descrevem a evolução temporal da distribuição da população ao longo da rede hidrográfica.

Como um resultado adicional, no capítulo 6, utiliza-se a equação de Fisher discreta para demonstrar a importância das ramificações das redes hidrográficas na sustentação da vida aquática.

O capítulo 7 apresenta algumas considerações finais e perspectivas para trabalhos futuros.

## 2 Objetivos

### 2.1 Geral

Simular o processo de crescimento e dispersão de uma população composta por organismos aquáticos de uma única espécie ao longo da rede hidrográfica da Bacia Amazônica.

### 2.2 Específicos

1. Desenvolver uma versão discreta da equação de Fisher que possa ser utilizada como modelo para o crescimento e dispersão populacionais sobre redes hidrográficas;
2. Estudar o comportamento assintótico da equação de Fisher discreta;
3. Estabelecer as condições sobre as quais uma população governada pela equação de Fisher discreta persiste ou não persiste;
4. A partir da base de dados da Agência Nacional de Águas (ANA), obter a árvore binária que representa a rede hidrográfica da Bacia Amazônica;
5. A partir da base de dados da ANA, estimar as velocidades médias da correnteza ao longo da rede hidrográfica da Bacia Amazônica;
6. Desenvolver um programa para obter soluções numéricas da equação de Fisher discreta;
7. Utilizar o programa desenvolvido para simular o crescimento e dispersão populacionais ao longo da rede Hidrográfica da bacia Amazônica sob vários cenários;
8. Analisar os resultados das simulações;
9. Gerar mapas de calor exibindo a evolução espaço temporal da população.

## 3 Um modelo para a distribuição de populações sobre grafos

Este capítulo apresenta uma versão discreta da equação de Fisher. Demonstra-se que a equação de Fisher discreta possui certas propriedades as quais permitem utilizá-la como modelo para o crescimento e a dispersão de populações cujos habitats podem ser representados por grafos. São estabelecidas as condições sob as quais uma população governada pela equação de Fisher discreta persiste ou não persiste. Por fim, a equação de Fisher discreta é formulada levando-se em conta a existência de restrições no habitat.

### 3.1 Noções básicas sobre grafos

Um grafo direcionado é um par ordenado  $G = (V, E)$  no qual  $V$  é um conjunto enumerável cujos elementos são chamados de vértices e  $E$  é um conjunto de pares ordenados de vértices distintos chamados de arcos (BANG-JENSEN; GUTIN, 2008). Os vértices são denotados por  $v_i$ , onde  $i \in \mathbb{Z}_+$  e  $\mathbb{Z}_+$  é o conjunto dos números inteiros positivos. O arco  $(v_i, v_j)$  é denotado por  $(i, j)$ . Se  $(i, j) \in E$ , então  $v_i$  e  $v_j$  são ditos serem vizinhos. Neste caso, escreve-se  $i \sim j$ . O grau de um vértice é a quantidade de vizinhos que ele tem. A ordem de  $G$ , a qual é denotada por  $|G|$ , é o seu número de vértices. Dependendo da sua ordem,  $G$  pode ser finito ou infinito.

De acordo com a definição acima, um grafo direcionado não possui arcos múltiplos, arcos paralelos e nem laços (BANG-JENSEN; GUTIN, 2008, p. 3).

Se  $(i, j) \in E \Rightarrow (j, i) \in E$ , então  $G$  é dito ser simétrico. Se  $G$  é simétrico, então o conjunto  $\{(i, j), (j, i)\}$ , o qual é denotado por  $\{i, j\}$ , é dito ser um elo de  $G$ .

Se  $|G| = n$ , então a matriz de adjacência de  $G$  é a matriz  $M$  de dimensões  $n \times n$  cujo elemento  $m_{ij}$  situado na sua  $i$ -ésima linha e na sua  $j$ -ésima coluna é igual a 1 se  $(i, j) \in E$  e 0 se  $(i, j) \notin E$ . Se  $G$  é simétrico, então  $M$  é simétrica.

Um grafo direcionado  $C = (V, E)$  tal que  $|C| = n$ ,  $V = \{v_1, v_2, \dots, v_n\}$  e  $E = E' = \{(1, 2), (2, 3), \dots, (n-1, n)\}$  ou  $E = E'' = \{(2, 1), (3, 2), \dots, (n, n-1)\}$ , é dito ser um caminho entre  $v_1$  e  $v_n$ . Se  $E = E'$ , então  $C$  é um caminho de  $v_1$  para  $v_n$ . Se  $E = E''$ , então  $C$  é um caminho de  $v_n$  para  $v_1$ . Se  $E = E' \cup \{(n, 1)\}$  ou  $E = E'' \cup \{(1, n)\}$ , então  $C$  é dito ser um ciclo.

Um subgrafo direcionado de  $G$  é um grafo direcionado cujos vértices pertencem a  $V$  e cujos arcos pertencem a  $E$ . Um caminho em  $G$  é um subgrafo direcionado de  $G$  que também é um caminho. Se entre quaisquer dois vértices de  $G$  existe um caminho, então  $G$  é dito ser conectado. Se  $G$  é conectado, então cada vértice de  $G$  possui ao menos um vizinho.

Se  $G = (V, E)$  é um grafo direcionado conectado e sem ciclos, então  $G$  é dito ser uma árvore direcionada. Neste caso, existe um único caminho de  $v_i$  para  $v_j$  e um único caminho de  $v_j$  para  $v_i$ . Além disso, se  $|G| = n$ , então  $G$  possui  $n - 1$  elos.

Seja  $G$  uma árvore direcionada. Se um dos vértices de  $G$  é destacado,  $G$  é dita ser enraizada. Tal vértice é a raiz de  $G$ . Se o caminho  $C$  da raiz para o vértice  $v_i$  contém  $k$  vértices, então  $v_i$  é dito ser um vértice do nível  $k$ . O conjunto de tais vértices é dito ser o nível  $k$  de  $G$ . Pode-se ver que  $C$  possui um vértice de cada nível, do 1 até o  $k$ . O vértice de nível  $k - 1$  de  $C$  é dito ser o pai de  $v_i$  e  $v_i$  é dito ser seu filho. Todo vértice possui um único pai.

Os vértices de uma árvore direcionada  $G$  enraizada podem ser classificados como vértices internos, externos e raiz. Os vértices internos são aqueles que possuem filhos e são diferentes da raiz e os vértices externos são aqueles que não possuem filhos. A fronteira de uma árvore direcionada  $G$  é definida como sendo o conjunto formado pelos vértices externos de  $G$  e pela sua raiz.

Seja  $G$  uma árvore direcionada enraizada. Se os vértices internos de  $G$  e a raiz possuem um filho, então  $G$  é um caminho. Se os vértices de  $G$  possuem no máximo dois filhos, então  $G$  é dita ser uma árvore direcionada binária. Se cada vértice interno de  $G$  possui dois filhos, então  $G$  é dita ser uma árvore direcionada binária completa.

Seja  $G$  uma árvore direcionada binária enraizada com ordem  $n$  tal que a raiz possui apenas um filho. Conforme já mencionado, o número de elos de  $G$  é  $n - 1$ . Sejam  $n_0$  o número de vértices externos,  $n_1$  o número de vértices internos com um filho e  $n_2$  o número de vértices internos com dois filhos. Então,  $n = n_0 + n_1 + n_2 + 1$  e a matriz de adjacência de  $G$  possui  $n_0 + 2n_1 + 3n_2 + 1$  elementos não nulos. Cada um dos  $n_1$  vértices internos com um filho corresponde a um elo, cada um dos  $n_2$  vértices internos com 2 filhos

corresponde a dois elos e a raiz corresponde a um elo. Logo,  $n - 1 = n_1 + 2n_2 + 1$ ,  $n_2 = (n - n_1 - 2)/2$  e  $n_0 = n_2 + 1 = (n - n_1)/2$ . Daí, obtém-se que a matriz de adjacência de  $G$  possui  $(n - n_1)/2 + 2n_1 + 3(n - n_1 - 2)/2 + 1 = 2(n - 1)$  elementos não nulos. Para valores grandes de  $n$ , a matriz de adjacência de  $G$  é altamente esparsa. Por exemplo, se  $n = 10.000$ , então menos de 0,02% dos elementos da matriz de adjacência não são nulos.

Se a raiz de  $G$  possui  $k - 1$  filhos, seus vértices internos possuem  $k$  vizinhos e seus vértices externos são do mesmo nível  $m$ , então  $G$  é dita ser uma árvore de Cayley de grau  $k$  e nível  $m$  (OSTILLI, 2012). Tal estrutura também é conhecida como árvore de Bethe de grau  $k$  e nível  $m$  (ROJO; SOTO, 2005). Neste caso, denota-se  $G$  por  $B_{(k,m)}$ .

Uma função  $\nu : V \rightarrow \mathbb{R}$  é denominada função vértice sobre  $G$  e seu valor em  $v_i$  é denotado por  $\nu_i$ . Uma função  $\alpha : E \rightarrow \mathbb{R}$  é denominada função arco sobre  $G$  e seu valor em  $(i, j)$  é denotado por  $\alpha_{ij}$ . Se  $G$  é simétrico e  $\alpha_{ij} = \alpha_{ji}$  para todo  $(i, j)$  e  $(j, i)$  em  $E$ , então  $\alpha$  é dita ser simétrica.

Seja  $G = (V, E)$  um grafo direcionado e  $w$  uma função arco positiva. O trio  $(V, E, w)$  é dito ser um grafo direcionado e ponderado com função peso  $w : E \rightarrow \mathbb{R}_+$ .

Seja  $G = (V, E, w)$  um grafo direcionado, ponderado e conectado e sejam  $\nu$  e  $\alpha$  funções vértice e arco sobre  $G$ , respectivamente. A derivada de  $\nu$  na direção de  $(i, j)$  é definida como

$$(d\nu_j)_i = \sqrt{w_{ij}}(\nu_j - \nu_i) \quad (3.1)$$

e a divergência de  $\alpha$  em  $v_i$  é definida como

$$(\nabla \cdot \alpha)_i = \sum_{j; i \sim j} \sqrt{w_{ij}}(\alpha_{ij} - \alpha_{ji}). \quad (3.2)$$

Detalhes sobre os operadores diferenciais definidos acima e suas propriedades podem ser vistos em (ELMOATAZ et al., 2008).

No restante deste capítulo, o grafo direcionado e ponderado  $G = (V, E, w)$  é assumido ser simétrico e conectado e  $|G| = n$ . Os vértices de  $G$  representam posições no  $\mathbb{R}^2$  e o elo  $\{i, j\}$  corresponde ao trajeto entre os vértices  $v_i$  e  $v_j$ . O valor de  $w$  em  $(i, j)$  é definido como  $w_{ij} = \frac{1}{l_{ij}^2}$ , onde  $l_{ij}$  é o comprimento de  $\{i, j\}$ .

## 3.2 O princípio da conservação

Supõe-se que  $G$  representa uma região habitada por organismos de uma mesma espécie e que tais organismos habitam apenas as posições correspondentes aos vértices.

O tamanho da população num vértice  $v_i$  é a quantidade de organismos neste vértice e seu valor no instante  $t$  é denotado por  $\rho_i(t)$ .

O saldo migratório em  $v_i$  é a quantidade de organismos que entram em  $v_i$  menos a quantidade de organismos que saem de  $v_i$  num dado instante de tempo. A taxa de migração em  $v_i$  é a taxa de variação do seu saldo migratório. O valor da taxa de migração em  $v_i$  no instante  $t$  é denotado por  $\mu_i(t)$ . Sua unidade de medida é organismos/tempo.

O crescimento natural em  $v_i$  é a taxa de natalidade menos a taxa de mortalidade instantâneas em  $v_i$  e seu valor no instante  $t$  é denotado por  $\eta_i(t)$ . Sua unidade de medida é organismos/tempo.

Supõe-se que  $\rho_i(t)$ ,  $\mu_i(t)$  e  $\eta_i(t)$  são funções continuamente diferenciáveis de  $t$ .

De acordo com o princípio da conservação, a taxa de variação de  $\rho_i$  no instante  $t$  é igual a  $\mu_i(t)$  mais  $\eta_i(t)$ . Isto é,

$$\frac{\partial \rho_i}{\partial t} = \mu_i(t) + \eta_i(t), \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.3)$$

O fluxo populacional  $F : E \times \mathbb{R}_+ \rightarrow \mathbb{R}_+$  é a função cujo valor no arco  $(i, j)$  e no instante de tempo  $t$  é tal que  $F_{ij}(t)/l_{ij}$  é a taxa de organismos que se movem na direção de  $(i, j)$  no instante  $t$ . A taxa de migração em  $v_i$  é dada por

$$\mu_i(t) = \sum_{j: i \sim j} (-F_{ij}(t)/l_{ij} + F_{ji}(t)/l_{ij}) = -(\nabla \cdot F(t))_i. \quad (3.4)$$

Substituindo (3.4) em (3.3), obtém-se

$$\frac{\partial \rho_i}{\partial t}(t) = -(\nabla \cdot F(t))_i + \eta_i(t), \quad i = 1, \dots, n. \quad (3.5)$$

O sistema de equações (3.5) é a equação de conservação discreta sobre  $G$ . A equação de conservação discreta pode ser obtida diretamente a partir da equação de conservação contínua (1.6). Para isso, basta assumir que a variável  $x$  na equação de conservação contínua representa um vértice de  $G$  ao invés de um ponto em  $\mathbb{R}^d$  e substituir o operador divergência contínuo pelo operador divergência discreto.

### 3.3 A equação de Fisher discreta

A equação de Fisher discreta corresponde à equação de conservação discreta acrescida da suposição de que fluxo populacional é devido ao movimento por difusão e do movimento por advecção dos organismos.

No movimento por difusão,  $F_{ij}(t)$  é dado por

$$F_{ij}(t) = -D_{ij}(d\rho_j(t))_i, \quad (3.6)$$

onde  $D_{ij} = D_{ji}$  é uma constante positiva denominada coeficiente de difusão. O coeficiente de difusão é medido em  $\frac{\text{distância}^2}{\text{tempo}}$ . A equação (3.6) é uma versão discreta da primeira lei de Fick. De fato, de acordo com a primeira lei de Fick contínua, o fluxo de organismos numa dada direção é proporcional ao negativo do gradiente da densidade populacional nesta direção. A equação (3.6) diz que o fluxo líquido na direção  $(i, j)$  é proporcional ao negativo da derivada do tamanho populacional na direção  $(i, j)$ .

No movimento por advecção, os organismos são transportados por algum material com o qual eles estão continuamente em contato e que se move a uma determinada velocidade na direção de cada um dos arcos de  $G$ . Se o material se move na direção  $(i, j)$  com velocidade  $\alpha_{ij}$ , então a taxa de organismos que são transportados nesta direção por este material é  $F_{ij}/l_{ij} = \frac{\alpha_{ij}(t)}{l_{ij}}\rho_i(t)$ . Portanto, no movimento por advecção, o fluxo populacional na direção  $(i, j)$  e no instante  $t$  é dado por

$$F_{ij}(t) = \alpha_{ij}\rho_i(t). \quad (3.7)$$

O valor de  $F_{ij}$  correspondente à atuação conjunta dos dois movimentos é

$$F_{ij}(t) = -\frac{D_{ij}}{l_{ij}}(\rho_j(t) - \rho_i(t)) + \alpha_{ij}\rho_i(t). \quad (3.8)$$

Substituindo (3.8) em (3.4), obtém-se

$$-(\nabla \cdot F(t))_i = \left( -\sum_{j:i\sim j} \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} - \sum_{j:i\sim j} \frac{\alpha_{ij}}{l_{ij}} \right) \rho_i(t) + \sum_{j:i\sim j} \left( \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} + \frac{\alpha_{ji}}{l_{ij}} \right) \rho_j(t). \quad (3.9)$$

Finalmente, substituindo (3.9) na equação de conservação discreta (3.5), obtém-se

$$\frac{\partial \rho_i}{\partial t}(t) = \left( -\sum_{j:i\sim j} \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} - \sum_{j:i\sim j} \frac{\alpha_{ij}}{l_{ij}} \right) \rho_i(t) + \sum_{j:i\sim j} \left( \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} + \frac{\alpha_{ji}}{l_{ij}} \right) \rho_j(t) + \eta_i(t), \quad (3.10)$$

para todo  $i = 1 \cdots, n$ .

O sistema de equações (3.10) é uma versão discreta da equação reação-advecção-difusão (1.17).

Assumindo-se que o crescimento natural em  $v_i$  é governado pela função logística

$$\eta_i(t) = r_i \rho_i(t) \left( 1 - \frac{\rho_i(t)}{K_i} \right) = r_i \rho_i(t) - \frac{r_i}{K_i} \rho_i(t)^2, \quad (3.11)$$

na qual  $r_i$  é a taxa de crescimento populacional per capita e  $K_i$  é a capacidade de carga, obtém-se

$$\begin{aligned} \frac{\partial \rho_i}{\partial t}(t) &= \left( r_i - \sum_{j:i \sim j} \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} - \sum_{j:i \sim j} \frac{\alpha_{ij}}{l_{ij}} \right) \rho_i(t) + \sum_{j:i \sim j} \left( \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} + \frac{\alpha_{ji}}{l_{ij}} \right) \rho_j(t) - \\ &- \frac{r_i}{K_i} \rho_i(t)^2, \quad i = 1, \dots, n. \end{aligned} \quad (3.12)$$

Seja  $A$  a matriz  $n \times n$  cujo elemento situado na  $i$ -ésima linha e  $j$ -ésima coluna é

$$a_{ij} = \begin{cases} r_i - \sum_{j:i \sim j} \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} - \sum_{j:i \sim j} \frac{\alpha_{ij}}{l_{ij}} & \text{se } i = j \\ \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} + \frac{\alpha_{ji}}{l_{ij}} & \text{se } i \sim j \\ 0 & \text{outro caso.} \end{cases} \quad (3.13)$$

Sejam  $\rho(t)$  e  $g(\rho(t))$  os vetores de dimensão  $n$  cujos elementos são  $\rho_i(t)$  e  $g_i(\rho_i(t)) = \frac{r_i}{K_i} \rho_i(t)^2$ , respectivamente. O sistema (3.12) pode ser escrito como

$$\frac{\partial \rho}{\partial t}(t) = A\rho(t) - g(\rho(t)). \quad (3.14)$$

A equação (3.14) é a equação de Fisher discreta sobre  $G$  com parâmetros  $D_{ij}$ ,  $\alpha_{ij}$ ,  $r_i$ ,  $K_i$  e  $l_{ij}$ , são os parâmetros da equação. A matriz  $A$  é dita ser a matriz da equação de Fisher discreta.

A equação de Fisher discreta pode ser escrita como

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = f(\rho), \quad (3.15)$$

onde  $f(\rho) = A\rho - g(\rho)$ ,  $\rho^T = (\rho_1, \dots, \rho_n)$  e  $\frac{\partial \rho_i}{\partial t} = f_i(\rho)$ .

O jacobiano do sistema (3.15) é dado por

$$J(\rho) = \frac{\partial f}{\partial \rho}(\rho) = A - 2 \cdot \text{diag} \left\{ \frac{r_i}{K_i} \rho_i, i = 1, \dots, n \right\}, \quad (3.16)$$

onde  $\text{diag} \{x_i, i = 1, \dots, n\}$  denota a matriz diagonal  $n \times n$  cujo elemento situado na  $i$ -ésima linha e na  $i$ -ésima coluna é  $x_i$ ,  $i = 1, \dots, n$ .

É fácil ver que  $f$  é continuamente diferenciável em  $\mathbb{R}^n$ . Logo, o sistema (3.15) possui uma única solução local, a qual assume o valor  $x$  no instante  $t = 0$ . Isto é, existe uma única função  $\phi(\cdot, x) : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^n$  contínua e diferenciável em  $\mathbb{R}$  tal que  $\frac{\partial \phi}{\partial t}(x, t) = f(\phi(x, t))$  e  $\phi(0, x) = x$ , a qual é dita ser a solução de (3.15) com valor inicial  $x$ . A função  $\phi(\cdot, x)$  descreve a evolução temporal do tamanho populacional em cada vértice de  $G$ . A  $i$ -ésima componente de  $\phi(t, x)$ , a qual é denotada por  $\phi_i(t, x)$ , é o tamanho populacional em  $v_i$  no instante de tempo  $t$ .

Os elementos não necessariamente nulos de  $A$  são os elementos da sua diagonal e os elementos em comum com a matriz de adjacência de  $G$ . Se a matriz de adjacência possui  $n'$  elementos não nulos, então  $A$  possui no máximo  $n + n'$  elementos não nulos. Conforme visto na seção 3.1, se  $G$  é uma árvore binária cuja raiz possui apenas um filho, então  $n' = 2(n - 1)$ . Sendo assim,  $A$  possui, no máximo,  $3n - 2$  elementos não nulos. Portanto, para valores grandes de  $n$ ,  $A$  é altamente esparsa. Pode-se ver pela expressão (3.16) que, nesse caso, o jacobiano do sistema também é altamente esparsa.

### 3.4 Persistência populacional

Sejam  $x^T = (x_1, \dots, x_n)$  e  $y^T = (y_1, \dots, y_n)$  dois vetores em  $\mathbb{R}^n$ . Escreve-se  $x \leq y$  quando  $x_i \leq y_i$  para todo  $i \in \{1, \dots, n\}$ ,  $x < y$  quando  $x \neq y$  e  $x_i \leq y_i$  para todo  $i \in \{1, \dots, n\}$  e  $x \ll y$  quando  $x_i < y_i$  para todo  $i \in \{1, \dots, n\}$ . As expressões  $x \leq 0$  ( $x \geq 0$ ),  $x < 0$  ( $x > 0$ ) e  $x \ll 0$  ( $x \gg 0$ ) têm significados análogos. Se  $x \gg 0$ ,  $x$  é dito ser estritamente positivo.

Um ponto  $\rho^* \in \mathbb{R}^n$  é um ponto de equilíbrio do sistema (3.15) se  $f(\rho^*) = 0$  ou, equivalentemente,  $\phi(t, \rho^*) = \rho^*$  para todo  $t \geq 0$ . É fácil ver que  $0$  é um ponto de equilíbrio.

Pela expressão (3.13), pode-se ver que os elementos de  $A$  fora da sua diagonal são não negativos. Portanto,  $A$  é uma matriz quasi positiva (SMITH, 1995, p. 60). Consequentemente,  $J(\rho)$  é também uma matriz quasi positiva para todo  $\rho \in \mathbb{R}^n$ . Logo, o sistema (3.15) é cooperativo (SMITH, 1995, p. 33).

Pela observação 3.1.1 em Smith (1995, p. 33),  $f$  satisfaz a condição de Kamke, pois o domínio de  $f$  é convexo e o sistema (3.15) é cooperativo. Isto é, se  $x \leq y$  e  $x_i = y_i$ , então  $f_i(x) \leq f_i(y)$ . Portanto,  $\phi(t, \cdot)$  é uma função monótona, isto é, se  $<_r$  denota uma das relações  $\geq$ ,  $<$  ou  $\ll$ , então  $x <_r y$  implica  $\phi(t, x) <_r \phi(t, y)$ , para todo  $t \geq 0$ . Em particular, se  $x \geq 0$ , então  $\phi(t, x) \geq \phi(t, 0) = 0$  para todo  $t > 0$ , pois  $0$  é um ponto de equilíbrio. Logo, se  $x \geq 0$ ,  $\phi(t, x)$  é limitada inferiormente por  $0$  para todo  $t > 0$ .

O conjunto  $\gamma^+(x) = \{\phi(t, x); t \geq 0\}$  é dito ser a órbita positiva de  $x$ . Pelo que foi demonstrado acima, se  $x \in \mathbb{R}_+^n$ , então  $\gamma^+(x) \subset \mathbb{R}_+^n$ . Portanto,  $\mathbb{R}_+^n$  é um conjunto positivamente invariante. É fácil ver que se  $\rho^*$  é um ponto fixo, então  $\gamma^+(x) = \{\rho^*\}$ .

**Lema 3.4.1.** Se  $0 <_r f(x)$  ou  $f(x) <_r 0$ , então  $0 \leq \lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, x) = \rho^*$  onde  $\rho^*$  é um ponto de equilíbrio. Para todo  $x \geq 0$ ,  $0 \leq \lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, x) \leq \rho^*$ .

*Demonstração.* Pela proposição 3.2.1 em Smith (1995, p. 34), se  $0 <_r f(x)$ , então  $\phi(t, x)$  é não crescente em  $t$ . Logo,  $\phi(t, x) \leq \phi(0, x) = x$  para todo  $t \geq 0$ . Como  $\phi(t, x) \geq 0$  para todo  $t \geq 0$ ,  $\gamma^+(x)$  é limitada e, portanto, tem fecho compacto. Logo, pela proposição 3.2.1 em Smith (1995, p. 34),  $\lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, x) = \rho^*$  onde  $\rho^*$  é um ponto de equilíbrio.

Seja  $x \geq 0$ . O limite de  $f(y)$  quando  $y$  tende para infinito é

$$\lim_{y \rightarrow \infty} f(y) = \lim_{y \rightarrow \infty} \left[ \left( A \cdot \text{diag} \left\{ \frac{1}{y_1}, \dots, \frac{1}{y_n} \right\} - \text{diag} \left\{ \frac{r_1}{K_1}, \dots, \frac{r_n}{K_n} \right\} \right) h(y) \right] = -\infty,$$

onde  $h(y)^T = (y_1^2, \dots, y_n^2)$ . Ou seja, para todo  $x \geq 0$ , pode-se encontrar um  $y \geq x$  tal que  $f(y) \leq 0$ . Pela monotonicidade de  $\phi(t, \cdot)$ ,  $\phi(t, x) \leq \phi(t, y) \leq y$  para todo  $t \geq 0$ . Logo, pelo que foi demonstrado acima,  $\lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, x) \leq \lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, y) = \rho^*$ , pois  $f(y) \geq 0$ . Em particular, se  $0 <_r f(x)$ , pela proposição 3.2.1 em Smith (1995, p. 34),  $\lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, x) = \rho^*$ , onde  $\rho^*$  é um ponto de equilíbrio.  $\square$

Segue-se do fato de  $\phi(t, x)$  ser limitada que  $\phi(t, x)$  é definida em todo  $t \geq 0$ .

A matriz  $A$  é dita ser irredutível se, para todo  $I \subset N = \{1, \dots, n\}$ , existe  $i \in I$  e  $j \in N \setminus I$  tais que  $a_{ij} \neq 0$  (SMITH, 1995, p. 56). Como  $G$  é conectado, todo vértice  $v_i$  possui ao menos um vizinho  $v_j$ . Pela expressão (3.13),  $a_{ij} = \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} + \alpha_{ji} l_{ij}$ . Como  $D_{ij} > 0$ , então, para todo  $i$ , existe um  $j$  tal que  $a_{ij} > 0$ . Portanto  $A$  é irredutível e o sistema (3.15) é cooperativo e irredutível.

Seja  $\lambda_{max}$  o autovalor de  $A$  com maior parte real e seja  $u$  o autovetor de  $A$  correspondente a  $\lambda_{max}$ .

**Lema 3.4.2.** Se  $A$  é quasi positiva, então  $\lambda_{max}$  é um número real e  $u > 0$ . Se  $A$  é quasi positiva e irredutível, então

i)  $u \gg 0$  e qualquer autovetor  $w > 0$  de  $A$  é um múltiplo positivo de  $u$ ;

ii) se  $\lambda_{max} < 0$ , então  $-A^{-1} \gg 0$ , isto é, todos os elementos de  $-A^{-1}$  são positivos.

*Demonstração.* Smith (1995, p. 60).  $\square$

O teorema a seguir é o principal resultado desta seção.

**Teorema 3.4.3.** *Seja  $\phi(t, x)$  a solução de (3.15) com valor inicial  $\phi(0, x) = x > 0$ .*

*i) Se  $\lambda_{max} < 0$ , então  $\lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, x) = 0$ .*

*ii) Se  $\lambda_{max} > 0$ , então existe um ponto de equilíbrio  $\rho^* \gg 0$  e  $\lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, x) = \rho^*$ .*

*Demonstração.* Suponha que  $\lambda_{max} < 0$  e que  $\rho^* \geq 0$  é um ponto de equilíbrio. Neste caso,  $\rho^*$  satisfaz  $0 \leq \rho^* = A^{-1}g(\rho^*)$ . Pelo lema 3.4.2,  $A^{-1} \ll 0$ . Logo,  $\rho^* = A^{-1}g(\rho^*) \leq 0$ , pois  $g(\rho) \geq 0$ . Portanto,  $0 \leq \rho^* = A^{-1}g(\rho^*) \leq 0$ , isto é,  $\rho^* = 0$ . Pelo lema 3.4.1,  $0 \leq \lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, x) \leq \rho^* = 0$ . Logo,  $\lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, x) = 0$ .

A prova do item (ii) pode ser feita assumindo-se que  $x \gg 0$ , ao invés de  $x > 0$ . De fato, como (3.15) é cooperativo e irredutível, pelo teorema 4.1.1 em Smith (1995),  $\phi(t, x)$  é fortemente monótona. Isto é, se  $x < y$ , então  $\phi(t, x) \ll \phi(t, y)$  para todo  $t > 0$ . Em particular, para qualquer  $\delta > 0$ ,  $x > 0 \Rightarrow x_\delta = \phi(\delta, x) \gg 0$ . Logo  $\lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, x) = \lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t + \delta, x) = \lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, x_\delta)$ .

O jacobiano de (3.15) em zero é  $J(0) = A$ . Como  $A$  é uma matriz irredutível e quasi-positiva,  $\lambda_1 > 0$ ,  $u \gg 0$  and  $\gamma^+(x)$  tem fecho compacto para qualquer  $x$ , o teorema 4.3.3 em (SMITH, 1995) garante que existe um ponto de equilíbrio  $\mu^*$  tal que  $\mu^* \gg 0$ . Ainda de acordo com este teorema, existe um  $\epsilon > 0$  tal que, se  $\delta \in [0, \epsilon)$ , então  $\lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, \delta u) = \mu^*$ .

Assumindo que  $x \gg 0$ , é possível escolher um  $\delta \in [0, \epsilon)$  tal que  $\delta u \leq x$ , o que implica a dizer que  $\phi(t, \delta u) \leq \phi(t, x)$ . Pelo que foi demonstrado no parágrafo anterior e pelo lema 3.4.1,  $0 \ll \mu^* = \lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, \delta u) \leq \lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, x) \leq \rho^*$ , onde  $\rho^*$  é um ponto de equilíbrio.

Ambos  $\mu^*$  e  $\rho^*$  são pontos de equilíbrio estritamente positivos. Como  $f$  satisfaz a condição de Kamke,  $f$  é quasi crescente (KENNAN, 2001). Além disso, se  $\rho^* \gg 0$  é um ponto de equilíbrio e  $0 < \epsilon < 1$ , então

$$f(\epsilon \rho^*) = \epsilon A \rho^* - \epsilon^2 g(\rho^*) > \epsilon A \rho^* - \epsilon g(\rho^*) = \epsilon f(\rho^*) = 0.$$

Portanto,  $f$  é estritamente radialmente quasi côncava (KENNAN, 2001). Pelo teorema 3.1 em Kennan (2001), existe um único ponto de equilíbrio estritamente positivo. Logo,  $\mu^* = \rho^*$  e, portanto,  $\lim_{t \rightarrow \infty} \phi(t, x) = \rho^*$ .  $\square$

Seja  $P$  uma população cujo crescimento e dispersão populacionais são governados pela equação de Fisher discreta com matriz  $A$ . De acordo com o teorema 3.4.3, se  $\lambda_{max} > 0$ , então é persistente e se  $\lambda_{max} < 0$ , então a extinção de  $P$  é eminente.

### 3.5 Regiões habitáveis e subgrafos

Diz-se que o vértice  $v_i$  não é habitável se  $\rho_i(t) \equiv 0$ . Isto pode, representar, por exemplo, o fato de que as condições em  $v_i$  são tão hostis que tornam impossível a sobrevivência dos organismos neste vértice.

Seja  $v_i$  um vértice habitável e  $v_j$  um vizinho de  $v_i$  não habitável. A taxa de organismos que saem de  $v_j$  para  $v_i$  é

$$a_{ij}\rho_j(t) = \left( \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} + \frac{\alpha_{ji}}{l_{ij}} \right) \rho_j(t) = 0.$$

Entretanto, a taxa de organismos que saem de  $v_i$  para  $v_j$  é

$$\left( \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} + \frac{\alpha_{ij}}{l_{ij}} \right) \rho_i(t) \geq 0.$$

Portanto, não há fluxo de organismos de  $v_j$  para  $v_i$ , porém há fluxo de  $v_i$  para  $v_j$ . Isto significa que, de acordo com a equação de Fisher, os organismos podem migrar para um ambiente hostil, mas não podem retornar para um ambiente favorável.

Pode-se ver que, se  $A_{(j)}$  é a matriz  $A$  sem a  $j$ -ésima linha e sem a  $j$ -ésima coluna e  $\rho_{(j)}$  é o vetor  $\rho$  sem a  $j$ -ésima coordenada, então

$$f(\rho) = A\rho - g(\rho) = A_{(j)}\rho_{(j)} - g(\rho_{(j)}) = f(\rho_{(j)}),$$

onde  $g_{(j)}(\rho)$  é o vetor  $g(\rho)$  sem a  $j$ -ésima coordenada e  $f(\rho_{(j)})$  é o vetor  $f(\rho)$  sem a  $j$ -ésima coordenada. Se o subgrafo  $G'$  que corresponde a  $G$  sem o vértice  $v_j$  possui as mesmas propriedades que  $G$ , então  $A_{(j)}$  é a matriz da equação de Fisher sobre  $G'$ . O vetor  $\rho_{(j)}$  contém os tamanhos populacionais no vértices de  $G'$ .

Seja  $G'$  seja um subgrafo de  $G$  tal que (i)  $G'$  possui as mesmas propriedades de  $G$  e (ii) todos os vértices de  $G$  que não fazem parte de  $G'$  não são habitáveis. O subgrafo  $G'$  é uma região de  $G$  fora da qual os organismos não conseguem sobreviver. Pelo que foi exposto acima, se  $v_i$  é um vértice não habitável, então  $a_{ij} = 0$  para todo  $j$  e se  $v_i$  é habitável, então  $a_{ij}$  é dado por

$$a_{ij} = \begin{cases} r_i - \sum_{j:i \sim j} \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} - \sum_{j:i \sim j} \frac{\alpha_{ij}}{l_{ij}} & \text{se } i = j \\ \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} + \frac{\alpha_{ji}}{l_{ij}} & \text{se } i \sim j \text{ e } v_j \text{ é habitável} \\ 0 & \text{outro caso.} \end{cases} \quad (3.17)$$

Seja  $I$  o conjunto dos índices dos vértices de  $G$  que pertencem a  $G'$ . Para cada  $i \in I$ , descarta-se a  $i$ -ésima linha e a  $i$ -ésima coluna de  $A$ . Seja  $A_{(I)}$  a matriz que resulta desta operação. Seja  $\rho_{(I)}$  o vetor  $\rho$  sem as coordenadas correspondentes aos índices em  $I$ . Pode-se ver que

$$f(\rho) = \frac{\partial \rho}{\partial t} = A\rho - g(\rho) = A_{(I)}\rho_{(I)} - g(\rho_{(I)}) = f(\rho_{(I)}), \quad (3.18)$$

onde  $g(\rho_{(I)})$  e  $f(\rho_{(I)})$  são os vetores  $g(\rho)$  e  $f(\rho)$  sem as coordenadas correspondentes aos índices em  $I$ , respectivamente. A equação de Fisher discreta para  $G' \subset G$  é definida como

$$\frac{\partial \rho_{(I)}}{\partial t} = A_{(I)}\rho_{(I)} - g(\rho_{(I)}) = f(\rho_{(I)}), \quad (3.19)$$

Como  $G'$  possui as mesmas propriedades que  $G$ , todos os resultados sobre a equação de Fisher discreta obtidos neste capítulo aplicam-se à equação (3.19). Seja  $n_I$  o número de vértices de  $G'$ . A equação (3.19) corresponde a um sistema de equações diferenciais contendo  $n - n_I$  equações. A equação (3.19) descreve a evolução temporal da distribuição de uma população sobre  $G$  com a restrição de que os organismos que compõem a população não conseguem sobreviver nos vértices cujos índices pertencem a  $I$ .

## 4 Equação de Fisher discreta sobre redes hidrográficas

Este capítulo apresenta uma formulação da equação de Fisher discreta para populações sobre redes hidrográficas, assumindo que tais redes constituem uma árvore binária. Um rede hidrográfica apresenta propriedades tais como, o fluxo da água ao longo dos seus cursos d'água e a existência de uma foz, as quais dão aos elementos da matriz da equação uma forma diferente daquela apresentada no capítulo 2. A equação também é formulada considerando-se que a fronteira da árvore que representa a rede hidrográfica não é habitável.

### 4.1 Representação de redes hidrográficas e cursos d'água como árvores

Uma rede hidrográfica é representada por uma árvore direcionada, binária, ponderada e enraizada. Os elementos que compõem a rede tais como cursos d'água e confluências se correspondem com os vértices e elos da árvore conforme descrito em Zaliapin et al. (2010). Cada vértice interno da árvore corresponde a uma confluência entre cursos d'água e os elos representam os próprios cursos. O elo que conecta um vértice interno  $v_i$  ao seu filho corresponde a um curso d'água. Cada vértice externo pode corresponder a uma nascente ou simplesmente a um ponto que limita a rede. A raiz da árvore corresponde à foz da rede hidrográfica. Portanto, o deslocamento no sentido de um vértice pai para um de seus filhos equivale a um deslocamento no sentido de montante da rede hidrográfica, enquanto o deslocamento de um vértice filho para o seu pai equivale a um deslocamento no sentido de jusante, isto é, a favor do fluxo da água. Considera-se que apenas um curso d'água deságua na foz e, portanto, a raiz da árvore possui um único filho. O valor da função peso no elo  $\{i, j\}$  é  $w_{ij} = 1/l_{ij}^2$ , onde  $l_{ij}$  é o comprimento do curso d'água correspondente a  $\{i, j\}$ .

A Figura 1(a) é o desenho de uma pequena rede hidrográfica fictícia, enquanto que a Figura 1(b) é sua representação como árvore binária. Neste exemplo, a árvore contém 18 vértices. Os vértices se encontram codificados de acordo com uma árvore de busca binária. As setas indicam o sentido de jusante.

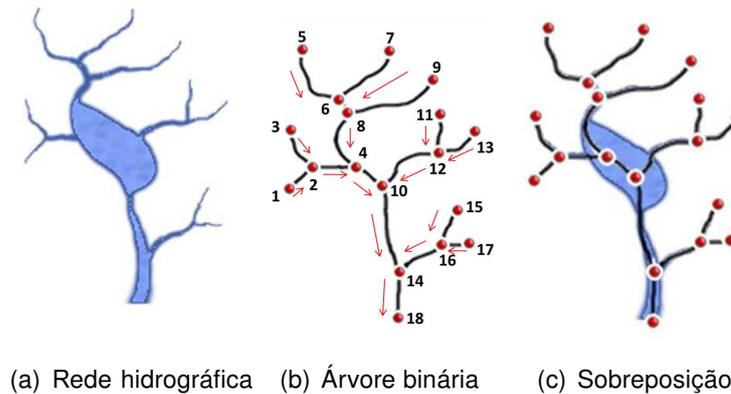


Figura 1: Rede de drenagem fictícia e sua representação por uma árvore binária.

Pode-se notar que a rede hidrográfica na Figura 1(a) possui um corpo hídrico que não é necessariamente um curso d'água podendo ser, por exemplo, um lago ou um açude. Na realidade, além dos cursos d'água, uma rede hidrográfica pode conter diversos outros tipos de corpos hídricos. É possível também que alguns cursos d'água bifurquem, isto é, que se dividam em dois ou mais cursos d'água, criando assim cursos d'água distributários dos cursos d'água originais. Em casos como este, modifica-se a rede hidrográfica substituindo-se, por exemplo, tais corpos hídricos por linhas artificiais, de maneira a torná-la uma árvore binária. A Agência Nacional de Águas (ANA) fornece um manual que contém uma descrição detalhada do procedimento de extração das redes hidrográficas brasileiras a partir de modelos de elevação digital e do procedimento de conversão de tais redes em árvores binárias (ANA, 2007).

Um curso d'água corresponde a uma rede hidrográfica sem ramificações, isto é, sem afluentes, sub afluentes, etc. Neste trabalho, representa-se um curso d'água por um caminho. Ou seja, um curso d'água é representado por uma árvore direcionada cujos vértices internos possuem um filho. Equivalentemente, um curso d'água contendo  $m$  pontos é representado por uma árvore de Cayley de grau dois e nível  $m$ . A árvore direcionada (ou caminho) que representa um curso d'água contém apenas um vértice externo, o qual é dito ser a sua cabeceira do curso d'água. A raiz da árvore é dita ser a foz do curso d'água.

## 4.2 Formulação da equação

Seja  $G = (V, E, w)$  uma árvore direcionada binária completa ponderada e enraizada que representa uma rede hidrográfica.

O movimento por advecção em  $G$  ocorre devido ao fluxo da água. Os arcos  $(i, j)$  e  $(j, i)$  de  $G$  representam as duas direções nas quais um mesmo curso d'água, o qual é representado pelo elo  $\{i, j\}$ , pode ser percorrido. Dessa forma,  $\alpha_{ij}$  é a velocidade com a qual a água corre na direção  $(i, j)$ . Sabe-se que a água corre apenas na direção de um vértice filho para o seu pai. Ou seja, se  $v_j$  é pai de  $v_i$ , então  $\alpha_{ij} \geq 0$  e se  $v_j$  é filho de  $v_i$ , então  $\alpha_{ij} = 0$ . Portanto, sem que haja confusão, pode-se denotar a velocidade da correnteza em  $v_i$  por  $\alpha_i$ .

Neste trabalho, considera-se que a foz da rede hidrográfica representa um ambiente inóspito. Portanto, a raiz de  $G$  é um vértice não habitável.

O pai do vértice  $v_i$  é denotado por  $v_{i_1}$ . Se  $v_i$  é um vértice interno, então  $v_{i_2}$  e  $v_{i_3}$  denotam seus dois filhos (quando houver). Seja  $a_{ij}$  o elemento da matriz  $A$  da equação de Fisher discreta. De acordo com (3.13), se  $v_i$  é um vértice interno, então

$$a_{ij} = \begin{cases} r_i - \frac{D_{ii_1}}{l_{ii_1}^2} - \frac{\alpha_i}{l_i} - \frac{D_{ii_2}}{l_{ii_2}^2} & \text{se } i = j \text{ e } v_i \text{ tem um filho} \\ r_i - \frac{D_{ii_1}}{l_{ii_1}^2} - \frac{\alpha_i}{l_i} - \frac{D_{ii_2}}{l_{ii_2}^2} - \frac{D_{ii_3}}{l_{ii_3}^2} & \text{se } i = j \text{ e } v_i \text{ tem dois filhos} \\ \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} & \text{se } j = i_1 \text{ e } v_{i_1} \text{ não é a raiz} \\ \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} + \frac{\alpha_j}{l_{ij}} & \text{se } j = i_2 \text{ ou } j = i_3 \\ \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} + \frac{\alpha_j}{l_{ij}} & \text{se } v_i \text{ tem dois filhos e } j = i_3 \\ 0 & \text{caso contrário,} \end{cases} \quad (4.1)$$

e, se  $v_i$  é um vértice externo, então

$$a_{ij} = \begin{cases} r_i - \frac{D_{ii_1}}{l_{ii_1}^2} - \frac{\alpha_i}{l_i} & \text{se } i = j \\ \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} & \text{se } j = i_1 \\ 0 & \text{caso contrário,} \end{cases} \quad (4.2)$$

Pode-se ver que existe difusão de todo vértice para o seu pai. A difusão do vértice pai para o vértice filho ocorre em todos os vértices com exceção do vértice cujo pai é a raiz, pois, conforme visto na seção 3.5, não existe fluxo de um vértice não habitável para um vértice habitável. Além disso, pode-se ver pela expressão (4.2) que organismos localizados em vértices externos podem permanecer nele ou retornar para o vértice pai. Portanto, quando a população atinge a fronteira da rede hidrográfica ela é refletida. Nesse

caso, diz-se que  $G$  possui fronteira reflexiva.

Supondo-se agora que a fronteira de  $G$  não é habitável, o elemento  $a_{ij}$  da matriz da equação de Fisher discreta sobre  $G$  é

$$a_{ij} = \begin{cases} r_i - \frac{D_{ii_1}}{l_{ii_1}^2} - \frac{\alpha_i}{l_i} - \frac{D_{ii_2}}{l_{ii_2}^2} & \text{se } i = j \text{ e } v_i \text{ tem um filhos} \\ r_i - \frac{D_{ii_1}}{l_{ii_1}^2} - \frac{\alpha_i}{l_i} - \frac{D_{ii_2}}{l_{ii_2}^2} - \frac{D_{ii_3}}{l_{ii_3}^2} & \text{se } i = j \text{ e } v_i \text{ tem dois filhos} \\ \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} & \text{se } v_{i_1} \text{ não é a raiz e } j = i_1 \\ \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} + \frac{\alpha_j}{l_{ij}} & \text{se } j = i_2 \text{ e } i_2 \text{ não é exteno} \\ \frac{D_{ij}}{l_{ij}^2} + \frac{\alpha_j}{l_{ij}} & \text{se } v_i \text{ tem dois filhos, } j = i_3 \text{ e } i_3 \text{ não é externo} \\ 0 & \text{caso contrário,} \end{cases} \quad (4.3)$$

Pode-se ver que existe fluxo dos vértices internos na direção dos seus filhos. Entretanto, se um vértice  $v_i$  possui um filho  $v_j$  na fronteira, então não existe fluxo de  $v_j$  para  $v_i$ . Um indivíduo num vértice com um filho na fronteira pode permanecer no vértice, retornar para um vértice interno, ou migrar para um vértice na fronteira. Nesse último caso, o indivíduo não retorna à rede hidrográfica. Em outras palavras, quando a população atinge a fronteira, ela é absorvida. Nesse caso, dizemos que  $G$  possui fronteira absorvente.

Tanto no caso em que a fronteira de  $G$  é reflexiva quanto no caso em que sua fronteira é absorvente, o subgrafo  $G'$  formado pelos vértices habitáveis de  $G$  é uma árvore direcionada binária completa. No primeiro caso,  $G'$  corresponde  $G$  sem a raiz. A matriz da equação de Fisher discreta sobre  $G'$  é obtida eliminando-se as linhas e as colunas de  $A$  correspondentes aos vértices não habitáveis, conforme descrito na seção 3.5. Seja  $I$  o conjunto dos índices dos vértices não habitáveis e  $A_{(I)}$  a matriz que resulta desta operação, a equação de Fisher discreta sobre  $G'$  é dada por

$$\frac{\partial \rho_{(I)}}{\partial t} = A_{(I)} \rho_{(I)} - g(\rho_{(I)}), \quad (4.4)$$

onde  $\rho_{(I)}$  e  $g(\rho_{(I)})$  são os vetores  $\rho$  e  $g(\rho)$  sem as coordenadas com índices em  $I$ .

A equação (4.4) descreve a evolução temporal da distribuição de uma população sobre  $G$  com fronteira reflexiva ou com fronteira absorvente, dependendo dos índices em  $I$ . Se a fronteira de  $G$  é reflexiva, então  $I$  contém apenas o índice da raiz e a equação (4.4) corresponde a um sistema de equações diferenciais composto por  $n - 1$  equações. Conforme visto na seção 3.1, para valores grandes de  $n$ , o jacobiano deste sistema é altamente esparso.

## 5 Crescimento e dispersão Populacionais na Rede Hidrográfica da Bacia Amazônica

Neste capítulo, a equação de Fisher discreta é utilizada para simular o crescimento e a dispersão de uma população formada por organismos aquáticos de uma única espécie ao longo da porção brasileira da rede hidrográfica da Bacia Amazônica. A Figura 2 exibe um mapa com os principais corpos hídricos que compõem a rede.

A Agência Nacional de Águas (ANA) dispõe de um conjunto de dados no qual a rede hidrográfica da bacia Amazônica é representada por trechos de curso d'água, os quais se conectam de acordo com uma árvore direcionada binária. Utilizando as informações contidas neste conjunto de dados, são identificados os vértices, os elos e a raiz da árvore, bem como o comprimento dos elos, o pai e os filhos de cada vértice e suas coordenadas geográficas.

As simulações são realizadas sob quatro cenários distintos, os quais correspondem a uma combinação de valores dos parâmetros da equação de Fisher discreta. Em um dos cenários, a velocidade da correnteza é nula e em outro é positiva e constante. Nos outros dois, a velocidade da correnteza em cada vértice é estimada a partir de dados também fornecidos pela ANA.

Os conjuntos de dados fornecidos pela ANA são obtidos através do portal **HidroWeb** cujo endereço é <http://hidroweb.ana.gov.br>. Esse portal encontra-se em processo de reformulação e ao usuário é permitido escolher entre acessar a versão antiga ou a versão nova do portal. Neste trabalho, utiliza-se a versão antiga do HidroWeb.

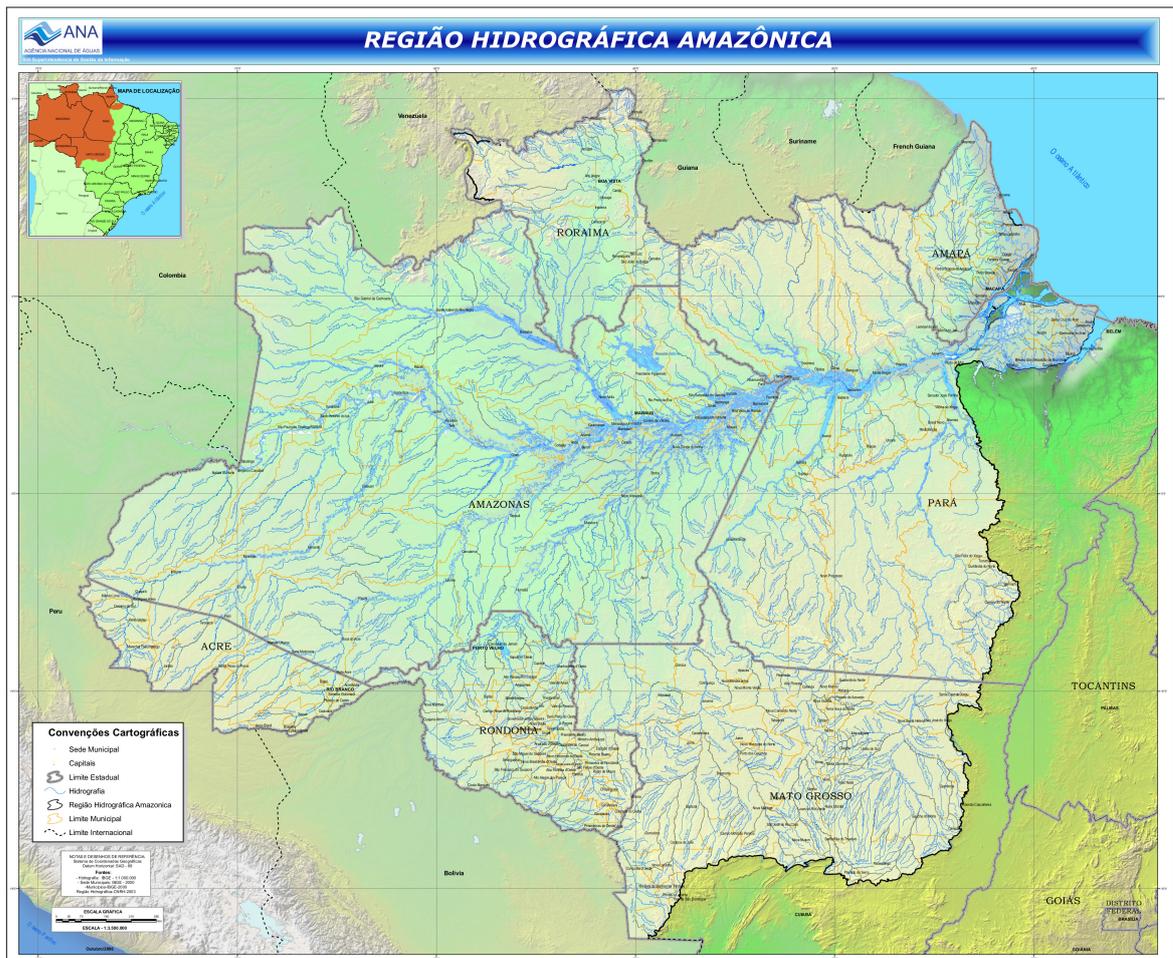


Figura 2: Porção brasileira da rede hidrográfica da Bacia Amazônica.

## 5.1 Descrição e pré-processamento dos dados

Esta seção descreve a obtenção e a preparação dos dados para o uso posterior nas simulações. Todos os procedimentos de leitura e pré-processamento dos dados foram executados através de programas escritos em linguagem R (R CORE TEAM, 2015).

Os dados relativos à estrutura da rede hidrográfica da Bacia Amazônica encontram-se na pasta **Bacia1.zip**, a qual pode ser baixada através do portal HidroWeb acessando-se os links **Mapas** → **Baixar Bacias** localizados na página principal deste portal.

Nesse conjunto de dados, a rede hidrográfica encontra-se dividida em segmentos denominados  **cursos d'água** e cada curso d'água é dividido em subsegmentos denominados **trechos de curso d'água**.

O *shapefile* **Hidrografia 100000.shp** na pasta Bacia1.zip contém as linhas poligonais que definem os trechos de curso d'água, bem como os valores de 32 variáveis (ou atributos) referentes aos 75.756 trechos de curso d'água que compõem a rede. A rede hidrográfica da bacia Amazônica gerada a partir do *shape* Hidrografia 100000.shp pode ser visualizada na Figura 3. A descrição das 32 variáveis pode ser vista em ANA (2006). Este trabalho fez uso de apenas 10 variáveis, as quais encontram-se descritas a seguir.

- **cotrecho**: código do trecho de curso d'água;
- **cocursodag**: código do curso d'água onde o trecho se insere;
- **nucomptrec**: comprimento do trecho de curso d'água;
- **nudistcdag**: distância ao longo do curso d'água da foz do trecho à foz do curso d'água onde ele se insere;
- **norio**: Nome do corpo d'água no trecho propriamente dito, obtido na carta do milionésimo, já sistematizado;
- **nutrjus**: código do trecho imediatamente a jusante da confluência; código do trecho no qual o curso d'água deságua;
- **nulongnopa**: longitude em graus decimais da foz do trecho de curso d'água;
- **nulatnopa**: latitude em graus decimais da foz do trecho de curso d'água;
- **nulongnode**: longitude em graus decimais da cabeceira do trecho de curso d'água;
- **nulatnode**: latitude em graus decimais da cabeceira do trecho de curso d'água.

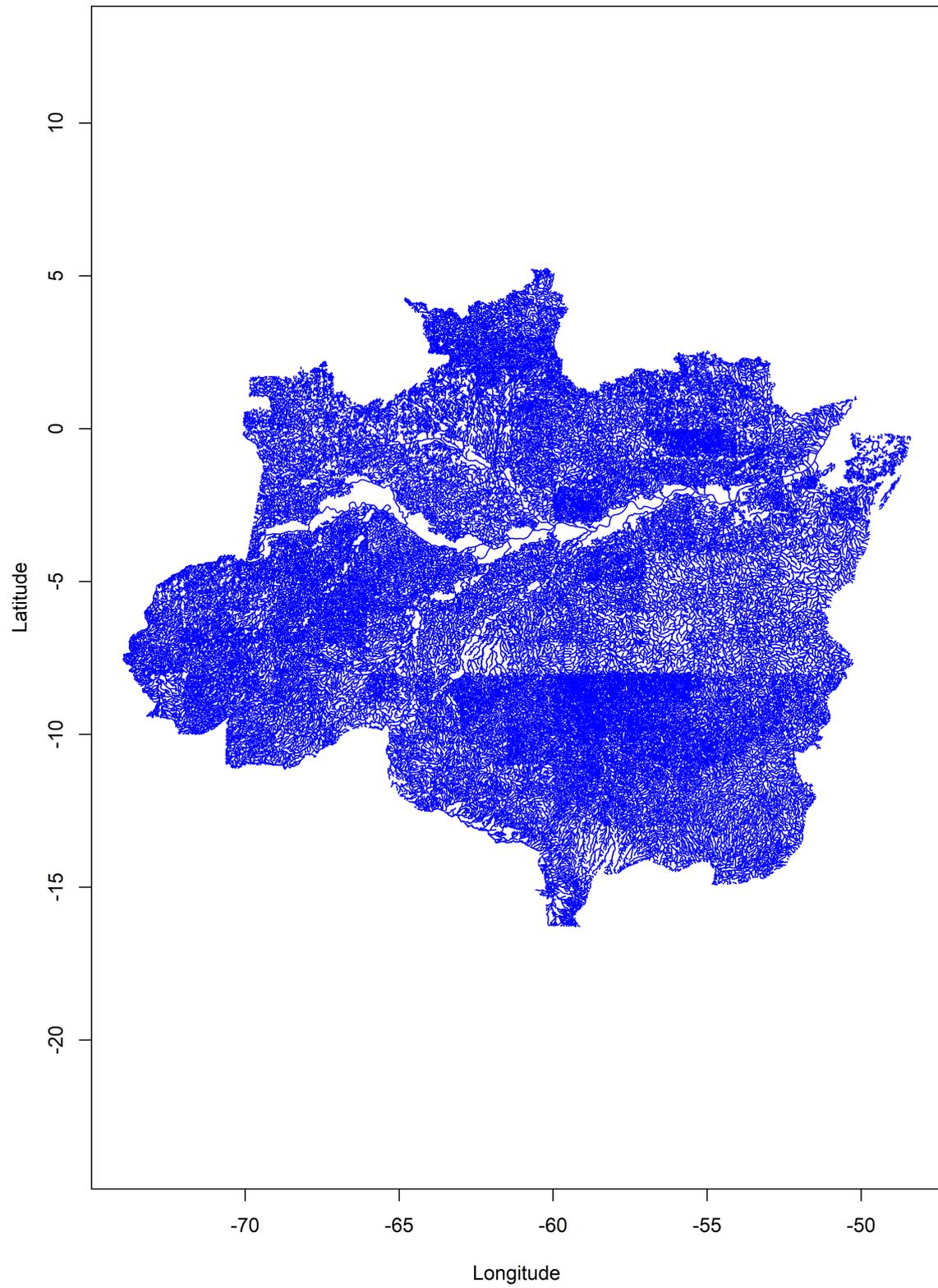


Figura 3: *Shape* da rede hidrográfica da Bacia Amazônica.

Os cinco primeiros valores dessas variáveis podem ser visualizados na Tabela 1.

Tabela 1: Cinco primeiros valores das dez variáveis utilizadas na identificação da árvore binária.

cotrecho	cocursodag	nucomptrec	nudistcdag	norio	nutrjus	nulongnopa	nulatnopa	nulongnode	nulatnode
90961	3966992	11,27	0,00	<NA>	90948	-53,23	2,33	-53,31	2,34
91045	396994	4,51	0,00	Queriniutu	91055	-53,25	2,21	-53,28	2,19
91055	396	25,57	315,96	Queriniutu	-9999	-53,05	2,18	-53,25	2,21
91062	396	4,31	341,53	<NA>	-9999	-53,25	2,21	-53,26	2,17
91064	396	8,03	307,92	Queriniutu	-9999	-52,98	2,17	-53,05	2,18

As variáveis **cotrecho** e **cocursodag** são números que identificam unicamente os trechos e os cursos d'água, respectivamente.

A cabeceira de um trecho é o ponto do trecho localizado mais à montante e a foz de um trecho é o seu ponto localizado mais à jusante. A cabeceira de um curso d'água é o ponto do curso localizado mais à montante e a foz do curso é o seu ponto localizado mais à jusante. O trecho cabeceira de um curso é aquele cuja cabeceira é igual à cabeceira do curso. O trecho foz de um curso é aquele cuja foz é igual à foz do curso.

O valor da variável **nudistcdag** correspondente a um determinado trecho de curso d'água é a distância entre a foz deste trecho e a foz do curso d'água ao qual ele pertence. O trecho cabeceira de um curso d'água  $X$  possui o maior valor de **nudistcdag** dentre aqueles que pertencem a  $X$ , enquanto que o valor de **nudistcdag** correspondente ao trecho foz de  $X$  é o menor.

Se a cabeceira de um trecho  $x$  é igual à foz de um trecho  $y$ , então  $y$  deságua em  $x$ . Um caminho de trechos é uma sequência de trechos de curso d'água  $x = x_1, \dots, x_m = y$  tal que, para todo  $i \geq 1$   $x_i$  deságua em  $x_{i+1}$ . Dois trechos  $x$  e  $y$  são ditos serem conectados se existe um caminho de trechos entre eles.

Os trechos que compõem um determinado curso d'água podem ser ordenados de maneira a formarem um caminho de trechos. Seja  $x = x_1, \dots, x_m = y$  o caminho correspondente ao curso d'água  $X$ . Os trechos  $x$  e  $y$  são os trechos cabeceira e foz do curso d'água, respectivamente. O curso d'água  $X$  deságua no mesmo trecho em que seu trecho foz  $y$ , deságua. O valor da variável **nutrjus** é o código do trecho no qual  $y$  deságua. Se **nutrjus** assume o valor -9999, então  $y$  e, conseqüentemente,  $X$  deságuam numa foz da rede hidrográfica, o que significa dizer que a rede hidrográfica não se estende além do curso d'água  $X$  (ou do trecho  $y$ ). A foz de um curso d'água pode ser uma confluência ou uma foz da rede hidrográfica.

## 5.2 Construção da matriz de dados dos vértices

A ANA construiu seu conjunto de dados de forma que todos os trechos de curso d'água desaguam em, no máximo, um outro trecho e, dado um trecho  $x$ , existem no máximo dois outros trechos que desaguam em  $x$  (ANA, 2006, 2007). Essas duas propriedades garantem que a rede hidrográfica corresponda a uma árvore direcionada binária. Os elementos que compõem a árvore, isto é, a raiz e os demais vértices, seus pais, seus filhos e os elos, podem ser obtidos a partir das dez variáveis descritas na seção 5.1. Tais elementos são obtidos executando-se as seguintes etapas:

- 1) **Ordenação os trechos de curso d'água dentro de cada curso d'água.** Nesta etapa, os trechos de curso d'água são postos em ordem crescente com relação à variável *cocursodag* e os trechos que compõem um mesmo curso d'água são postos em ordem decrescente com relação à variável *nudistcdag*. Dessa forma, trechos em sequência e do mesmo curso d'água correspondem a um caminho de trechos.
- 2) **Identificação do trecho de curso d'água no qual cada trecho deságua.** Seja  $x_1, \dots, x_m$  a sequência de trechos correspondente a um curso d'água  $X$ . Com a ordenação fixada na etapa 1), para cada  $i = 1, \dots, m - 1$ ,  $x_i$  deságua em  $x_{i+1}$ . O código do trecho no qual  $x_m$  deságua é o valor da variável *nutrjus*.
- 3) **Identificação e exclusão dos trechos de curso d'água que não se conectam ao rio Amazonas.** Cruzando-se os valores das variáveis *norio* e *cocursodag*, pode-se ver que o rio Amazonas faz parte do curso d'água com código 4. Este curso d'água é dito ser o **curso d'água principal** da rede hidrográfica. Um trecho  $x$  se conecta ao rio Amazonas se existe um caminho de trechos  $x = x_1, \dots, x_m$  tal que  $x_m$  faz parte do curso d'água 4. Nesta etapa, os trechos que não se conectam ao rio Amazona são excluídos.
- 4) **Identificação dos elementos da árvore binária.** A raiz é a foz do rio Amazonas, a qual é a foz do curso d'água principal. Os demais vértices são as cabeceiras dos trechos de curso d'água. Isto é, a cabeceira  $v_x$  do trecho  $x$  é um vértice. Se  $x$  deságua em  $y$ , então  $v_y$  é o pai de  $v_x$ . Consequentemente,  $v_x$  é filho de  $v_y$ . O trecho do qual  $v_x$  é a cabeceira é o elo que conecta  $v_x$  a  $v_y$ .

Ao executar essas etapas, obtém-se 73.987 trechos que se conectam ao rio Amazonas. Os vértices da árvore binária correspondente à rede hidrográfica da bacia Amazônica podem ser vistos na figura 4.

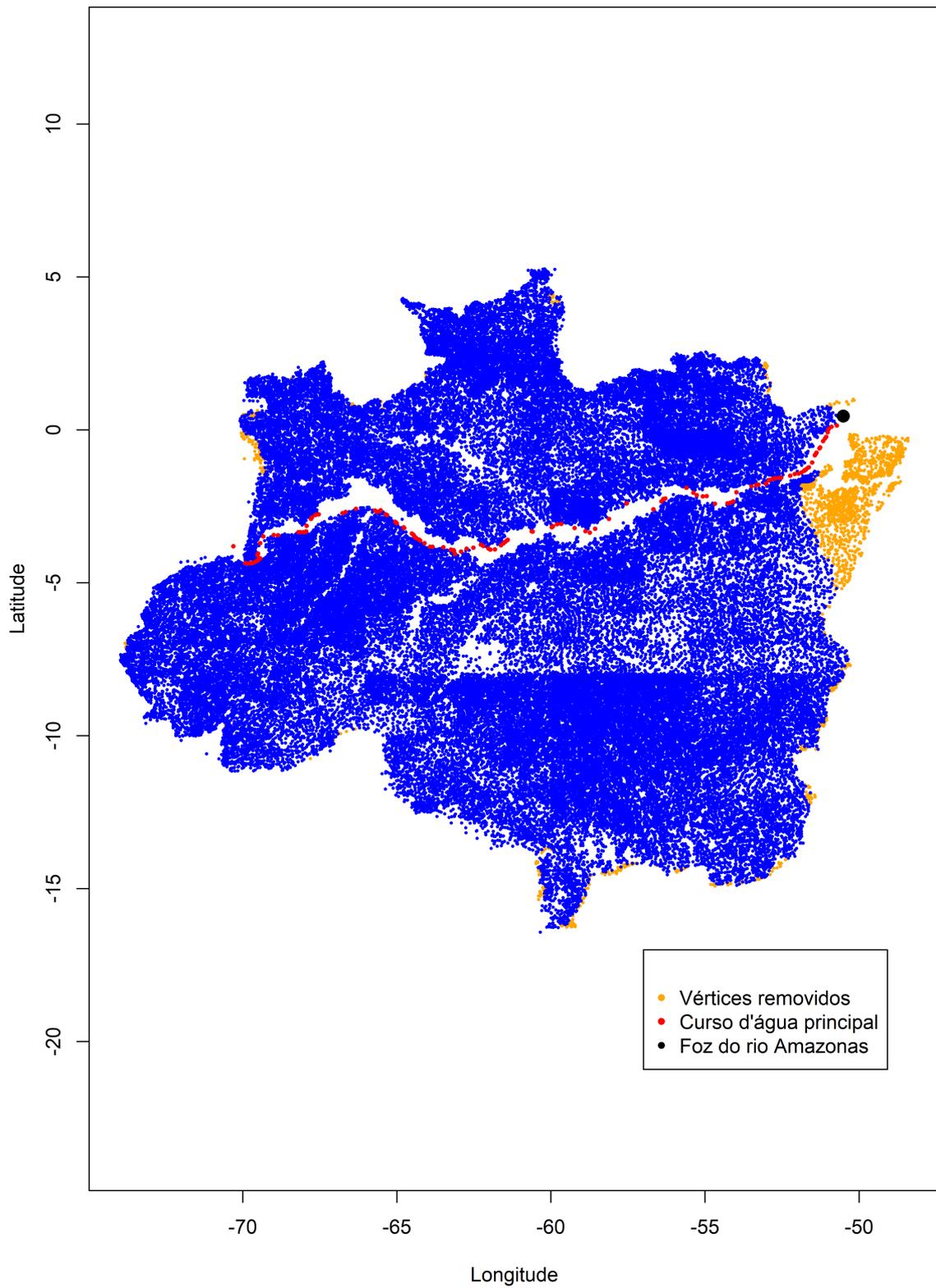


Figura 4: Vértices da árvore binária correspondente à rede hidrográfica da Bacia Amazônica.

Os vértices recebem rótulos de 1 até 73.948 e suas informações são armazenadas numa tabela contendo seis colunas. Os cinco primeiros registros dessa tabela encontram-se na Tabela 2. Os rótulos dos vértices identificam a posição do vértice na tabela. Cada linha corresponde a um vértice e cada coluna a uma variável. A primeira coluna é o **comprimento do elo** que conecta o vértice ao seu pai. As segunda e terceira colunas são as **longitude** e a **latitude**, respectivamente, do vértice. As quarta, quinta e sexta coluna são índices do **pai**, do **filho 1** e do **filho 2** do vértice. Se um vértice não tem filhos, seus campos filho 1 e filho 2 recebem o código -9999. Se um vértice tem apenas um filho, então o campo filho 1 recebe o índice do seu único filho e seu campo filho 2 recebe o código -9999. Além disso, como a raiz não possui pai, seu campo pai recebe o código -9999.

Tabela 2: Cinco primeiros valores das variáveis associadas aos vértices.

Comprimento do elo	Longitude	Latitude	Pai	Filho 1	Filho 2
0,78	-69,92	-4,35	2	10268	37014
13,68	-69,91	-4,35	3	1	35470
5,40	-69,79	-4,37	4	2	30297
3,22	-69,74	-4,36	5	3	30295
9,95	-69,71	-4,36	6	4	60900

### 5.3 Estimação das Velocidades da Correnteza

As velocidades da correnteza em cada um dos vértices da rede hidrográfica da bacia Amazônica foram estimadas com base nas séries temporais das velocidades da correnteza observadas em diversas estações fluviométricas localizadas na bacia Amazônica. A ANA disponibiliza através do HidroWeb uma base de dados que contém as velocidades medidas em m/s para cada estação. O procedimento de aquisição destes dados é descrito a seguir.

Primeiramente, obtém-se os códigos que identificam cada uma das estações na bacia Amazônica e suas coordenadas geográficas. Isto é feito acessando-se os **links Dados Hidrológicos** → **Estações** na página principal do HidroWeb. Estes **links** levam a um formulário no qual pode-se informar o tipo da estação e o código da bacia hidrográfica na qual ela está localizada. O tipo da estação é **Fluviométrica** e o código da bacia Amazônica é **1**. Em seguida, informa-se o formato do arquivo que contém os dados das estações: **ACCESS** ou **TXT**. O formato utilizado neste trabalho é o **ACCESS**. Feito isso, o arquivo é baixado acessando-se o **link** gerado no topo do formulário. A tabela **Estacao** contida neste arquivo **ACCESS** contém o código e as coordenadas geográficas. Pode-se ver por esta tabela que existem 1.285 estações fluviométricas na bacia Amazônica.

Os links **Dados Hidrológicos** → **Séries Históricas** na página principal do HidroWeb levam a um formulário no qual pode-se informar o código da estação cujos dados são pretendidos. Após informar o código e clicar no botão **Listar**, uma tabela é gerada acima do formulário. O campo **Código** desta tabela é um *link* que leva a uma página contendo informações sobre a estação. A caixa **Consultar série de:** nesta página contém as tabelas de dados disponíveis para a estação. A série temporal de velocidades médias da correnteza está contida na tabela **Resumo de Descarga**. Esta tabela pode não estar disponível em algumas estações. Feito isso, informa-se o formato da tabela, o qual pode ser ACCESS ou TXT, e clica-se no botão correspondente. No topo da página, é gerado um link através do qual uma pasta compactada contendo a tabela RESUMODESC pode ser baixada. O Nome da tabela é **RESUMODESC**. A coluna 10 desta tabela, a qual é rotulada como **VelMedia**, contém as observações da velocidade média para a estação cujo código foi informado inicialmente.

Neste trabalho, desenvolveu-se um programa em linguagem R que verifica a disponibilidade da tabela RESUMODESC para cada estação e baixa as pastas compactadas que contém estas tabelas, caso estejam disponíveis. Também foi desenvolvido um programa em linguagem R, o qual calcula as médias das velocidades em cada uma das tabelas baixadas.

Das 1.285 estações fluviométricas, 442 contém a tabela RESUMODESC e em duas destas estações, a tabela não contém a velocidade média, resultando em 440 estações. Os pontos de cor vermelha na Figura 5 correspondem às posições destas estações.

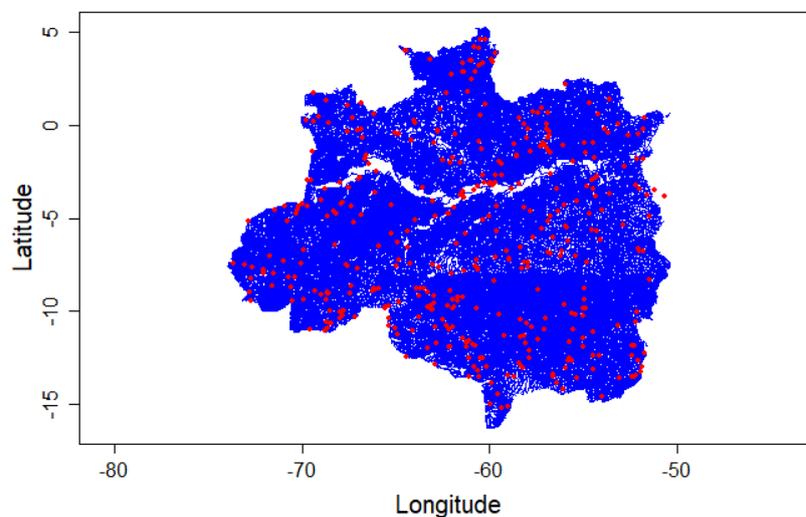


Figura 5: Estações fluviométricas para as quais a velocidade média da correnteza encontra-se disponível.

A partir da amostra composta pelas 440 velocidades médias calculadas para cada estação, obteve-se as estimativas das velocidades em cada vértice da rede aplicando-se estimador de Nadaraya-Watson com núcleo Gaussiano (KVAM; VIDA KOVIC, 2007).

Para cada vértice  $v_i$ , o peso  $\omega_{ij}$  da estação  $e_j$  com relação a  $v_i$  é definido como

$$\omega_{ij} = \frac{\psi(d_{ij}; h)}{\sum_{j=1}^m \psi(d_{ij}; h)}, \quad (5.1)$$

onde  $d_{ij}$  é a distância geográfica entre  $v_i$  e  $e_j$ ,  $\psi(d_{ij}; h) = \exp\left(-\frac{d_{ij}^2}{2h^2}\right)$  e  $h$  é o parâmetro de suavidade. Seja  $\bar{\alpha}_j$  a velocidade observada em  $e_j$ . A estimativa da velocidade em  $v_i$  é dada por

$$\hat{\alpha}_i = \sum_{j=1}^m \omega_{ij} \bar{\alpha}_j. \quad (5.2)$$

Pode-se ver que o estimador é uma média ponderada das velocidades observadas. O valor de  $h$  regula o peso que cada observação tem sobre a estimativa num determinado ponto; quanto maior o valor de  $h$ , maior o peso de observações distantes; quanto menor o valor de  $h$ , menor o peso das observações distantes.

O valor de  $h$  é obtido pelo método *leave-one-out* (SIMONOFF, 1996). Neste método, para cada ponto no qual a velocidade é observada, calcula-se a estimativa da velocidade no ponto a partir do conjunto de dados sem este ponto. O valor de  $h$  é aquele que minimiza o erro quadrático médio obtido por esse procedimento. A Figura 6 contém o gráfico do erro quadrático médio para cada  $h = 100, 200, 300, \dots, 1000$ . Pode-se ver que erro quadrático médio tem um mínimo local em  $h = 600$ . Este foi o valor adotado no presente trabalho.

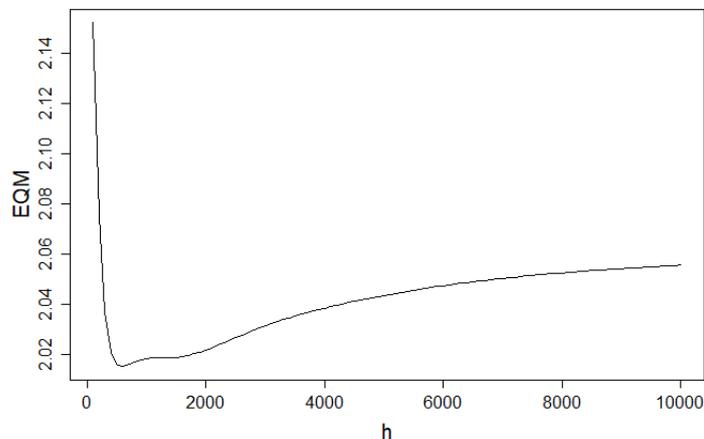


Figura 6: Erro quadrático médio obtido pelo método *leave-one-out*.

A Tabela 3 contém um resumo estatístico das velocidades estimadas, convertidas para km/h. O mapa de calor na Figura 7 mostra a distribuição espacial das estimativas.

Tabela 3: Estatísticas sobre as velocidades estimadas (km/h).

Mínimo	1º Quartil	Mediana	Média	2º Quartil	Máximo
0,32	1,75	2,29	2,51	2,79	25,21

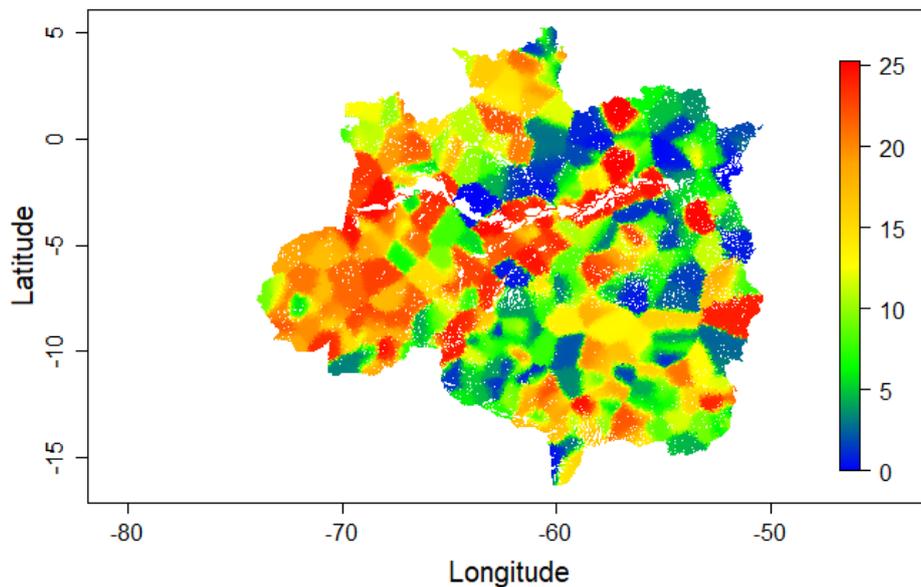


Figura 7: Velocidades estimadas em km/h.

## 5.4 Simulações

Nesta seção, utiliza-se a equação de Fisher discreta para simular o processo crescimento e dispersão populacionais ao longo da rede Hidrográfica da bacia Amazônica, assumindo-se que a rede hidrográfica possui bordas reflexivas.

Conforme visto na seção 3.4, a população cujo comportamento é governado pela equação de Fisher discreta é persistente se o maior autovalor da matriz da equação é positivo. Como a matriz da equação de Fisher discreta não depende da capacidade de carga, pode-se concluir que o fato da população ser ou não ser persistente independe da capacidade de carga. Isto significa que, fixados os comprimentos dos elos, os quais correspondem aos comprimentos dos trechos de curso d'água, a persistência populacional depende apenas do coeficiente de difusão e da taxa de crescimento natural percapita.

A Figura 8(a) exibe os valores do maior autovalor em função do coeficiente de difusão e da taxa de crescimento natural percapita. Pode-se ver que o autovalor se comporta como função crescente dos dois parâmetros. A curva na Figura 8(b), denominada curva de persistência, representa os valores da taxa crescimento natural percapita e do coeficiente de difusão para os quais o autovalor é igual a zero. Qualquer combinação desses dois parâmetros acima da curva resulta num autovalor positivo; qualquer combinação abaixo da curva resulta num autovalor negativo. Pode-se ver que, quanto menor a taxa de crescimento natural percapita, maior deve ser o coeficiente de difusão. Isto ocorre por conta da ação do fluxo da água. Devido ao fluxo, os organismos são continuamente arrastados para a foz. A perda da população num dado ponto é compensada pela reprodução, a qual é determinada pela taxa de crescimento populacional percapita, ou pela capacidade de nadar contra o fluxo, a qual é determinada pelo coeficiente de difusão. Sendo assim, populações com baixa taxa de natalidade precisam ter elevada capacidade de nado para conseguirem se fixar em algum ponto da rede hidrográfica.

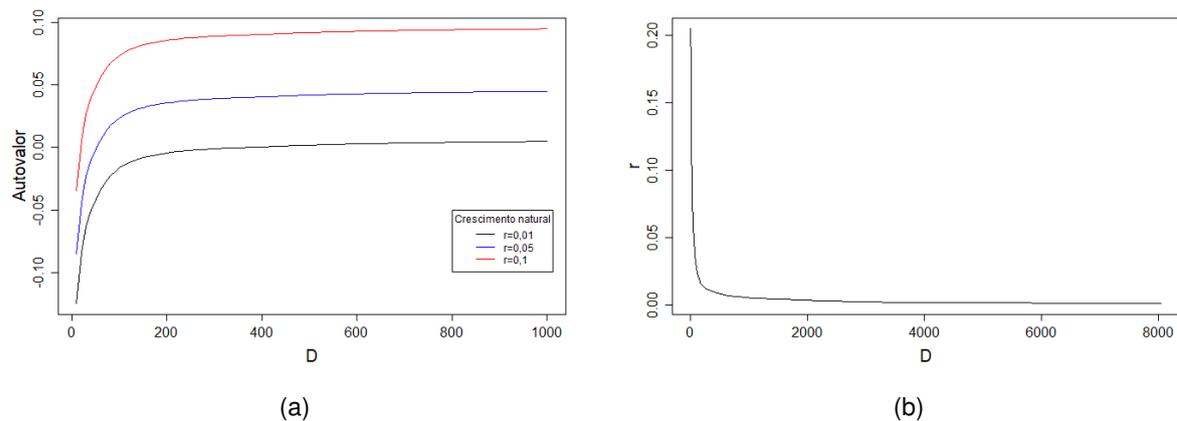


Figura 8: (a) Maior autovalor da matriz do sistema vs coeficiente de difusão. (b) Curva de persistência.

Com base na curva de persistência, considera-se 4 cenários para as simulações. Os parâmetros correspondentes a cada cenário encontram-se na Tabela 4. A distância é medida em km e o tempo é medido em dias.

Tabela 4: Cenários e os respectivos parâmetros

Cenário	$r_i$	$K_i$	$D_i$	$\alpha_i$
1	0,05	1	1.600	0
2	0,05	1	1.600	43,2
3	0,05	1	1.600	$\hat{\alpha}_i$
4	0,05	1	$\min \{3\hat{\alpha}_i l_i, 1.600\}$	$\hat{\alpha}_i$

Em todos os cenários, a taxa de crescimento natural per capita e a capacidade de carga são iguais a 0,05 e 1, respectivamente. Nos cenários 1, 2 e 3, o coeficiente de difusão é constante e igual a 1.600 Km<sup>2</sup>/dia. No cenário 1, a velocidade da correnteza é zero em todos os vértices. No cenário 2, a velocidade da correnteza é constante e igual a 43,2 km/dia, a qual corresponde a 0,5 m/s. Nos cenários 3 e 4, utilizam-se as velocidades da correnteza estimadas conforme descrito na seção 5.2. Como tais velocidades se encontram em m/s, é necessário convertê-las para Km/dia multiplicando-as pelo fator  $60 \times 60 \times 24 / 1000 = 86,4$ . No cenário 4, o valor do coeficiente de difusão em  $v_i$  é o mínimo entre  $3\hat{\alpha}_i l_i$  e 1.600. Neste caso, o coeficiente de difusão varia de acordo com a velocidade da correnteza: quanto maior a velocidade, maior a coeficiente de difusão. Entretanto, seu valor só cresce até 1.600 km<sup>2</sup>/dia. Em todos os cenários, considera-se que a fronteira da rede hidrográfica é reflexiva.

Seja  $\rho(t)$  a solução da equação de Fisher discreta com  $\rho(0) = \rho_0$  como população inicial. Seja  $0 = t_1, \dots, t_n = T$  uma sequência de instantes de tempo. Simular a evolução temporal da distribuição de uma população com base na equação de Fisher discreta significa obter numericamente o valor de  $\rho(t_i)$  para cada  $i = 1, \dots, n$ , dada a população inicial  $\rho_0$ . Como a rede contém 73.987 vértices e sua fronteira é reflexiva, a equação de Fisher discreta corresponde a um sistema composto por 73.987 equações. Apesar do elevado número de equações, o jacobiano deste sistema é altamente esparso. Neste trabalho, este sistema é resolvido numericamente utilizando-se o método **LSODES**, o qual é adequado para resolver sistemas *stiff* ou não *stiff* contendo um grande número de equações e com jacobiano esparso (HINDMARSH, 1983). Este método encontra-se implementado na subrotina LSODES do pacote ODEPACK escrito em Fortran (HINDMARSH, 2001). Neste trabalho, desenvolveu-se um programa em linguagem R que utiliza a função **Isodes** do pacote **deSolve**, a qual fornece uma interface para a subrotina LSODES (SOETAERT et al., 2010).

Em todos os cenários,  $t_i = t_{i-1} + 10$ , para todo  $i = 2, \dots, T$ , e  $T = 4.500$ . Ou seja, observa-se os tamanhos populacionais durante os 4.500 primeiros dias em intervalos de 10 em 10 dias. Considera-se também que  $\rho_0 = 1$  em todos os cenários.

Os gráficos na Figura 9 representam o processo de dispersão simulado sob as condições do cenário 1. Os mapas de calor nas Figuras 9(a), 9(b), 9(c) e 9(d) correspondem à distribuição espacial da população nos instantes de tempo indicados. Os pontos de cor preta representam os locais nos quais os organismos foram introduzidos. Pode-se ver que a população se expande mais rapidamente a partir do centro. O mapa de calor na Figura 9(e) corresponde ao ponto de equilíbrio do tamanho populacional. Por este mapa, todos

os vértices tendem a ser ocupados, com exceção da foz, pois este é um vértice não habitável. Pode-se ver também que o tamanho populacional em pontos próximos à foz tende a ser menor do que em pontos mais distantes. O tamanho populacional máximo observado na distribuição populacional de equilíbrio é igual a 1 em cerca de 99% dos vértices, considerando-se uma aproximação por três casas decimais. Além disso, o tamanho populacional total no equilíbrio é 73.972,24, o que corresponde a uma média de 0,9998 por vértice, excluindo-se a foz.

O gráfico na Figura 9(f) é o tamanho populacional *versus* o tempo nas duas situações sendo consideradas. Este gráfico confirma o fato já mencionado de que a população cresce mais rapidamente a partir do centro. O tempo que a população leva para atingir o equilíbrio, denominado tempo de convergência e denotado por  $T_{eq}$ , é estimado tomando-se o menor instante de tempo para o qual a maior diferença entre a população e a população de equilíbrio em cada vértice é menor que  $10^{-5}$ . O tempo de convergência no caso em que a população é introduzida na cabeceira do curso d'água principal é 1.481 dias, enquanto que o tempo de convergência no caso em que o organismo é introduzido no meio do curso d'água principal é 1.121 dias.

Os gráficos nas Figuras 9(g) e 9(h) mostram a curva suavizada do tamanho populacional ao longo do curso d'água principal em função da posição com relação aos pontos de concentração da população inicial. Esses gráficos representam o avanço das frentes de migração ao longo do curso d'água principal. No gráfico na Figura 9(g), a frente avança à jusante na medida em que os trechos à montante são ocupados. Já no gráfico 9(h), pode-se ver que existem duas frentes de migração, uma à montante e outra à jusante, as quais avançam na medida em que a região central do curso d'água é ocupada.

O espaçamento entre as curvas na Figura 9(g) é aproximadamente constante, o que significa que, neste caso, a frente avança a uma velocidade aproximadamente constante.

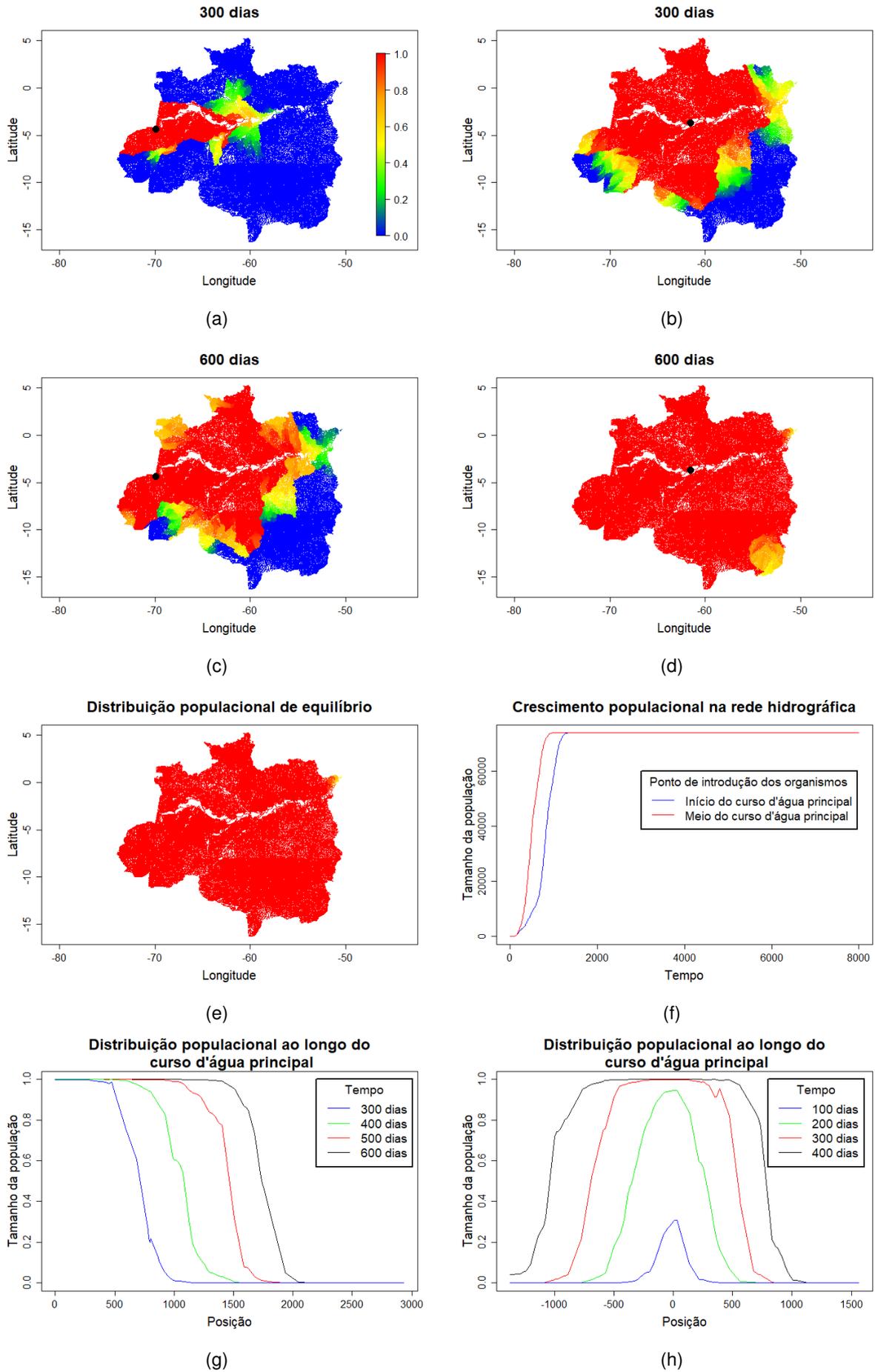


Figura 9: Dispersão populacional sob o cenário 1.

Os resultados da simulação no cenário 2 pode ser visto na Figura 10. Pelos mapas nas Figuras 10(b), 10(c) e 10(d), a expansão espacial da população ocorre de forma mais restrita quando se leva em conta o fluxo da água. O mapa na Figura 10(d), o qual é o ponto de equilíbrio do tamanho populacional, confirma esta tendência. Neste cenário, o tamanho populacional em alguns vértices é maior do que 1. No equilíbrio, 904 vértices apresentam tamanho populacional maior que 2, e o maior tamanho populacional é 5,77. Entretanto, estes vértices representam uma fração muito pequena da rede: o tamanho populacional em 75% dos vértices é inferior a 0,42. O tamanho populacional no equilíbrio é 23.517,75, o qual é bem inferior ao tamanho populacional no cenário 1.

A classificação de Horton-Strahler ordena os trechos de curso d'água numa rede hidrográfica (os elos da árvore) de acordo com a importância de seus afluentes. Os Trechos externos, isto é, os trechos cuja nascente são vértices externos, recebem ordem 1, pois não possuem afluentes. Se um trecho se conecta a dois outros de ordem  $j$ , sendo  $j > 1$ , então ele recebe ordem  $j + 1$ . Se um trecho se conecta a dois outros de ordens diferentes, ele recebe a maior ordem dentre os dois trechos. A Tabela 5 contém a quantidade de trechos por ordem de Horton-Strahler.

Tabela 5: Quantidade de trechos por ordem de Horton-Strahler

Ordem	1	2	3	4	5	6	7	8
	36.989	17.118	9.398	5.741	2835	1.438	401	67

O mapa na Figura 10(f) contém os cursos d'água com as 5 maiores ordens. Pode-se ver a semelhança entre este mapa e o mapa de calor na Figura 10(e). Isto indica que a população tende a se distribuir ao longo dos principais cursos d'água, de acordo com a classificação de Horton-Strahler.

O gráfico na Figura 10(h) mostra o avanço da população ao longo do curso d'água principal. Na medida em que os vértices à montante são ocupados, a frente de migração avança à jusante no curso d'água principal. O tempo de convergência estimado é de 6.110 dias.

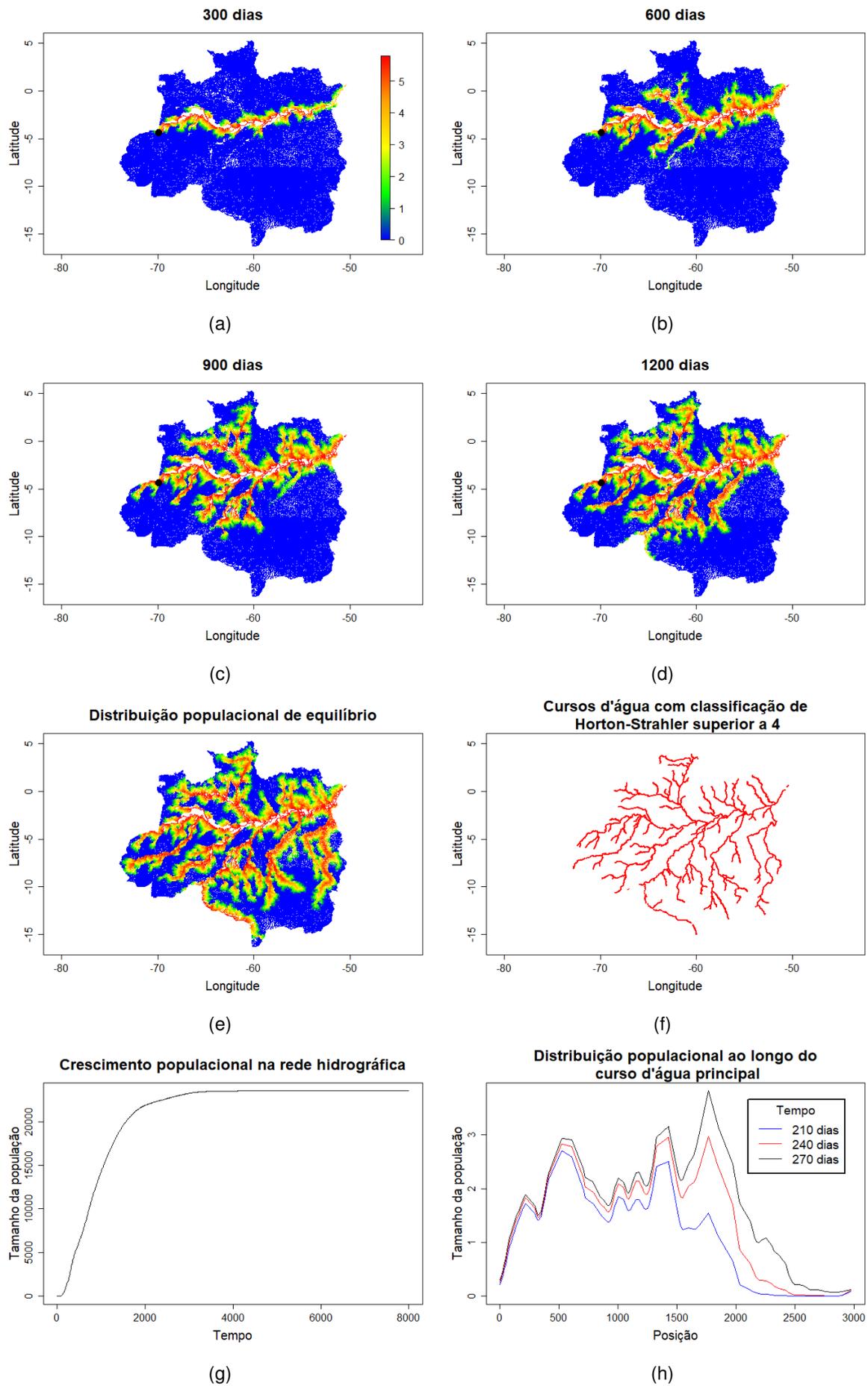


Figura 10: Dispersão populacional sob o cenário 2.

A Figura 12 exibe os gráficos relativos à simulação sob o cenário 3. A diferença entre esse cenário e o cenário 2 é que as velocidades da correnteza utilizadas neste cenário são as velocidades estimadas, enquanto que no cenário 2, a velocidade é constante. Novamente, pode-se ver a tendência da população de se distribuir ao longo dos principais cursos d'água, de acordo com a classificação de Horton-Strahler. Entretanto, há uma nítida redução na quantidade de cursos d'água ocupados com relação ao cenário 2. Isto se deve ao fato de que em cerca de 73% dos vértices a velocidade da correnteza é maior do que os 43,2km/dia fixados no cenário 2. A Tabela 6 apresenta um resumo dos tamanhos populacionais nos vértices com velocidade abaixo de 1,75 km/h (grupo 1), entre 1,75 km/h e 2,79 km/h (grupo 2) e acima de 2,79 km/h (grupo 3).

Tabela 6: Estatísticas dos tamanhos populacionais no cenário 3.

	Mínimo	1º Quartil	Mediana	Média	2º Quartil	Máximo
Grupo 1	0	0,07	0,28	0,43	0,65	8,81
Grupo 2	0	0	0,01	0,16	0,16	4,85
Grupo 3	0	0	0	0,10	0,02	8,18

A média e a mediana dos tamanhos populacionais nos vértices do grupo 1 são significativamente maiores do que aquelas observadas nos vértices dos outros dois grupos. Os tamanhos populacionais totais nos grupos 1, 2 e 3 são 7.913,99, 6.085,151 e 1.860,22, respectivamente. Como a população total é 15.859,66, cerca de 50% da população se concentra no grupo 1, 38% no grupo 2 e 12% no grupo 3. Estes fatos indicam que vértices com maiores velocidades tendem a ser menos habitados. O tempo de convergência estimado é de 57.800 dias.

As Figuras 12(a) e 12(b) destacam uma região da rede hidrográfica formada por 181 vértices. O tamanho populacional nesses vértices é superior a 0,5 e a média é 0,78. Ao longo do caminho que conecta esses vértices à raiz, existe um subcaminho formado por 26 vértices com população inferior a 0,081 e média igual a 0,06. Tal subcaminho pode ser visto como um habitat inóspito no qual a sobrevivência dos organismos é dificultada. Isso pode fazer com que haja pouca interação entre os organismos que habitam regiões a montante desse caminho e os organismos que habitam a região a jusante, o que implica no isolamento da população que habita a região formada pelos 181 vértices. Os organismos nessa região podem se encontrar sob diferentes condições ambientais e, portanto, diferentes pressões de seleção. A longo prazo, isso pode ocasionar no surgimento de uma espécie distinta da original. Essa nova espécie surge como consequência da dispersão populacional. Isso é o que prevê a filogeografia, ramo no qual se estuda as variações genéticas entre espécies como causa de processos populacionais e demográficos (AVISE, 2000).

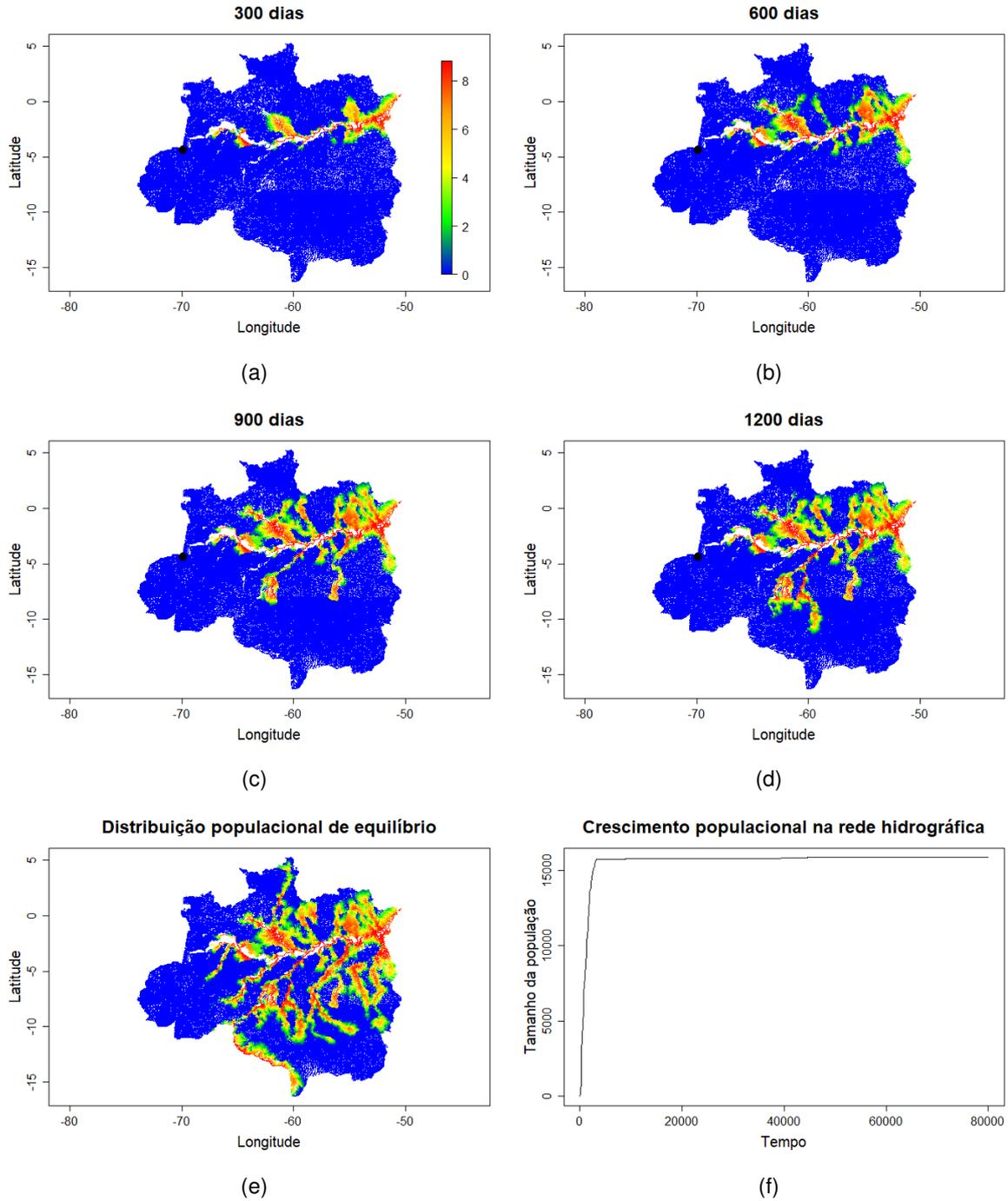
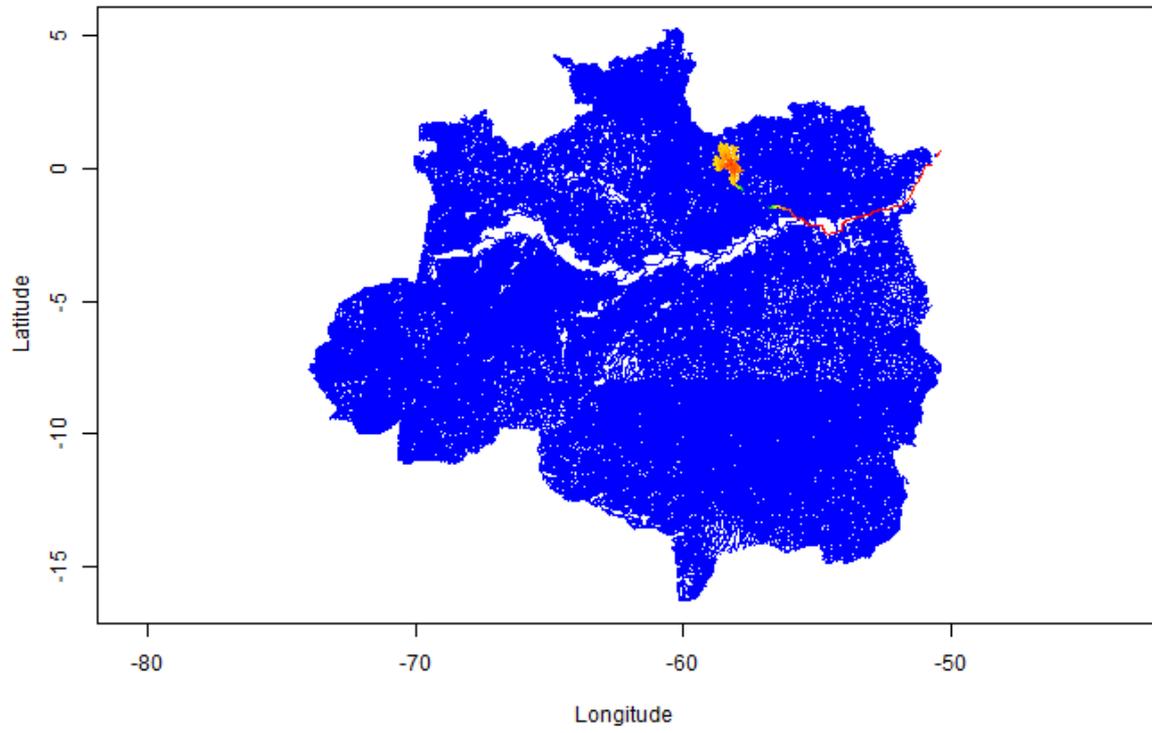
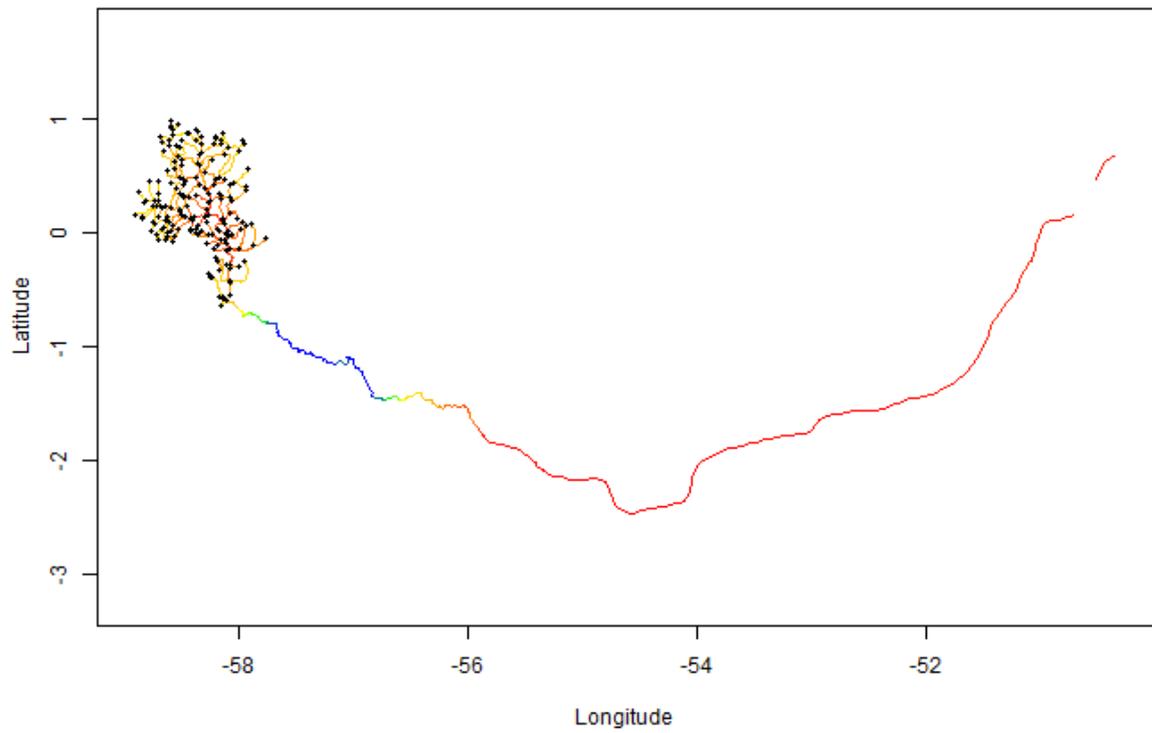


Figura 11: Dispersão populacional sob o cenário 3.



(a)



(b)

Figura 12: Região isolada da rede hidrográfica.

No cenário 4, o movimento por difusão é regulado pela velocidade da correnteza. Se a velocidade da correnteza for suficientemente pequena num determinado vértice, a difusão neste vértice ocorre a uma taxa menor do que 1.600. Na medida em que a velocidade aumenta, o organismo, procurando resistir à correnteza, aumenta sua capacidade de aumentando, portanto, a capacidade de difusão da população. Entretanto, a difusão pode chegar até 1.600 Km<sup>2</sup>/dia. Os resultados da simulação sob o cenário 4 podem ser vistos na Figura 13.

Com a possibilidade de redução da capacidade de difusão, também se reduz o território ocupado. De acordo os mapas de calor, a população tende a ocupar apenas alguns rios, dentre os quais encontram-se o rio Amazonas e três dos seus principais principais afluentes: os rios Solimões, Negro e Madeira. No equilíbrio, o tamanho populacional total é igual a 1.760,036. O tempo de convergência é 12.180 dias.

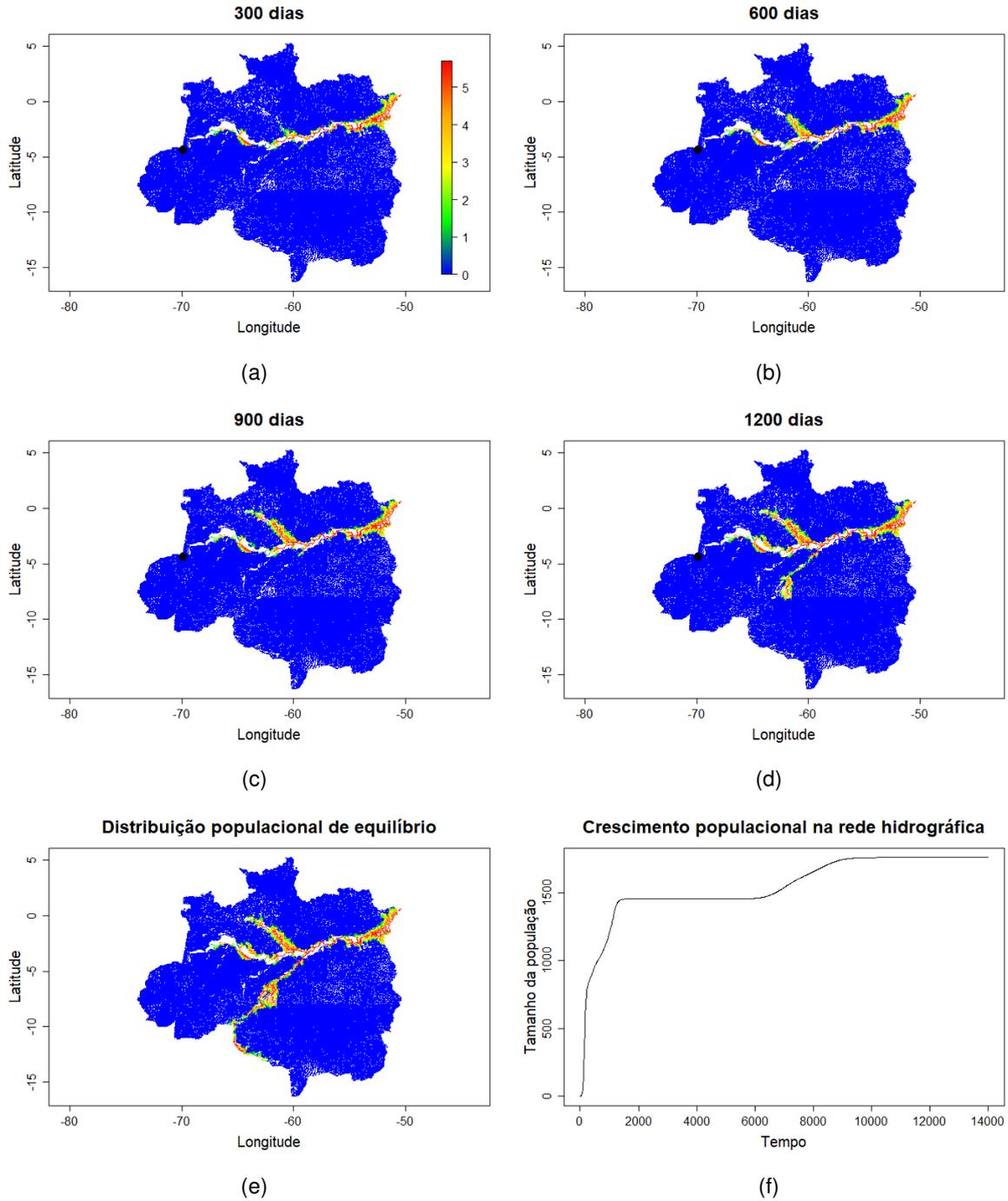


Figura 13: Dispersão populacional sob o cenário 4.

## 6 Sobre o papel das ramificações de uma rede hidrográfica na sustentação da vida

Este capítulo fornece uma evidência matemática de que as ramificações de uma rede hidrográfica favorecem espécies com pouca capacidade de se locomoverem contra o fluxo da água.

Utilizando a equação de Fisher discreta como modelo e assumindo que um curso d'água e uma rede hidrográfica são representados por árvores de Cayley de graus 2 e 3, respectivamente, demonstra-se que populações com coeficiente de difusão abaixo de um certo patamar persistem numa rede hidrográfica, porém não persistem num curso d'água, por mais longo que ele seja. Como um curso d'água equivale a uma rede hidrográfica sem ramificações, isto é, sem afluentes, subafluentes, etc, pode-se concluir que a eliminação de afluentes e subafluentes de um curso d'água impacta negativamente, e de maneira mais severa, a capacidade de sobrevivência de populações formadas por espécies com pouca capacidade de locomoção. Este resultado também revela a influência que a topologia da rede hidrográfica exerce sobre sua capacidade de sustentação de uma população:  $s$  trechos de curso d'água dispostos em sequência formam um habitat incapaz de sustentar uma população com coeficiente de difusão suficientemente pequeno, enquanto que os mesmos  $s$  trechos conectados de acordo com uma árvore binária, formam um habitat no qual a população persiste.

### 6.1 A Equação de Fisher discreta sobre árvores de Cayley

Seja  $G = (V, E, w)$  uma árvore direcionada, ponderada e enraizada com  $m + 2$  níveis tal que sua raiz possui um único filho, todos os vértices internos possuem  $k - 1$  filhos e todos os vértices externos são do mesmo nível. A função peso  $w$  é definida de tal forma que seu valor em  $(i, j)$  é  $w_{ij} = \frac{1}{l_{ij}^2}$ , onde  $l_{ij}$  é o comprimento do elo  $\{i, j\}$ .

Seja  $P$  uma população cujo habitat é  $G$ . Supõem-se que  $P$  é governada pela equação de Fisher discreta com parâmetros constantes na qual  $D$  denota o coeficiente de difusão,  $\alpha$  a velocidade de advecção,  $r$  o crescimento natural per capita,  $K$  a capacidade de carga em cada vértice e  $l$  o comprimento do elos. Supõe-se que o movimento por advecção ocorre apenas na direção de um vértice filho para seu pai, como no caso de uma rede hidrográfica e que a fronteira de  $G$  não é habitável.

Seja  $a_{ij}$  o elemento situado na  $i$ -ésima linha e na  $j$ -ésima coluna da matriz  $A$  da equação de Fisher discreta sobre  $G$ . Se  $v_i$  não é um vértice habitável, então  $a_{ij} = 0$ , para todo  $j = 1, \dots, n$ . Se  $v_i$  é um vértice habitável de  $G$ , então

$$a_{ij} = \begin{cases} r - \frac{kD}{l} - \frac{\alpha}{l} & \text{se } i = j \\ \frac{D}{l^2} & \text{se } j = i_1 \text{ e } v_{i_1} \text{ não é a raiz} \\ \frac{D}{l^2} + \frac{\alpha}{l} & \text{se } j = i_2 \text{ e } i_2 \text{ não é exteno} \\ \frac{D}{l^2} + \frac{\alpha}{l} & j = i_3 \text{ e } i_3 \text{ não é externo} \\ 0 & \text{caso contrário.} \end{cases}$$

Seja  $G'$  a subárvore formada pelos vértices habitáveis de  $G$ . Pode-se ver que  $G' = B_{(k,m)}$ , isto é,  $G'$  é uma árvore de Cayley de grau  $k$  e nível  $m$ . A raiz de  $G'$  é o filho da raiz de  $G$ . Seja  $n_j$  o número de vértices no nível  $m - j + 1$  de  $G'$ . Isto é,  $n_1$  é o número de vértices no último nível  $m$ ,  $n_2$  é o número de vértices penúltimo nível  $m - 1$  e, prosseguindo dessa maneira,  $n_m$  é o número de vértices no nível 1. Dessa forma,  $n_j = k^{m-j}$  e, portanto,  $n_j/n_{j+1} = k$ , para todo  $j = 1, \dots, m - 1$ . Denote por  $n$  o número de vértices em  $G'$ .

Seja  $A'$  a matriz da equação de Fisher discreta sobre  $G'$ , a qual é obtida excluindo-se as linhas e as colunas de  $A$  correspondentes aos vértices não habitáveis. Supõe-se que os vértices de  $G$  são indexados de acordo com Rojo e Soto (2005). Ou seja, atribui-se os índices  $i = 1, \dots, n$  a cada um dos vértices percorrendo-se a árvore da esquerda para a direita em cada nível a partir do último até primeiro nível. Neste caso, o vértice  $v_n$  é a raiz de  $G'$ . Se  $v_j$  é pai de  $v_i$ , então  $j > i$  e se  $v_j$  é um dos filhos de  $v_i$ , então  $j < i$ . Pode-se ver que o termo  $\frac{D}{l^2}$  está presente em todos os elementos de  $A'$  correspondentes a vértices vizinhos e que o termos  $\frac{D}{l^2} + \frac{\alpha}{l}$  está presente apenas nos elementos da parte triangular inferior de  $A'$  correspondentes a vértices vizinhos. Portanto,  $A'$  pode ser escrita como

$$A' = \left( r - \frac{kD}{l^2} - \frac{\alpha}{l} \right) I_n + \frac{D}{l^2} \bar{A}' + \frac{\alpha}{l} \tilde{A}' = aI_n + b\bar{A}' + (c - b) \tilde{A}', \quad (6.1)$$

onde  $\bar{A}'$  é a matriz de adjacência de  $G'$ ,  $\tilde{A}'$  é a parte triangular inferior de  $\bar{A}'$ ,  $I_n$  é a matriz identidade de ordem  $n \times n$ ,  $a = r - \frac{kD}{l^2} - \frac{\alpha}{l}$ ,  $b = \frac{D}{l^2}$  e  $c = \frac{D}{l^2} + \frac{\alpha}{l}$ .

Seja  $u_k$  o vetor coluna de dimensão  $k$  cujas coordenadas são iguais a 1 e, para todo  $j = 1, \dots, m$ , seja  $U_j$  a matriz diagonal em blocos de ordem  $n_j \times n_{j+1}$  definida como

$$U_j = \begin{pmatrix} u_k & & & \\ & u_k & & \\ & & \ddots & 0 \\ & & & 0 & u_k \end{pmatrix}. \quad (6.2)$$

Segundo Rojo e Soto (2005), a matriz de adjacência de  $G'$  é dada por

$$\bar{A}' = \begin{pmatrix} 0 & U_1 & & & & \\ U_1^T & 0 & U_2 & & & \\ & U_2^T & \ddots & \ddots & & \\ & & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & & & \ddots & 0 & U_{m-1} \\ & & & & U_{m-1}^T & 0 & U_m \\ & & & & & U_m^T & 0 \end{pmatrix}. \quad (6.3)$$

Logo, a parte triangular inferior de  $\bar{A}'$  é dada por

$$\tilde{A}' = \begin{pmatrix} 0 & & & & & \\ U_1^T & 0 & & & & \\ & U_2^T & \ddots & \ddots & & \\ & & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & & & \ddots & 0 & \\ & & & & U_{m-1}^T & 0 \\ & & & & & U_m^T & 0 \end{pmatrix}. \quad (6.4)$$

Portanto, a matriz da equação de Fisher discreta sobre  $G'$  é a matriz tridiagonal em blocos

$$A' = \begin{pmatrix} aI_{n_1} & bU_1 & & & & \\ cU_1^T & aI_{n_2} & bU_2 & & & \\ & cU_2^T & \ddots & \ddots & & \\ & & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & & & \ddots & aI_{n_{m-2}} & bU_{m-2} \\ & & & & \ddots & cU_{m-2}^T & aI_{n_{m-1}} & bU_{m-1} \\ & & & & & & cU_{m-1}^T & aI_{n_m} \end{pmatrix}. \quad (6.5)$$

**Teorema 6.1.1.** *O maior autovalor de  $A'$  é*

$$\lambda_{max}(k, m) = \frac{rl^2 - kD - \alpha l + 2\delta_m \sqrt{(k-1)D(D+\alpha l)}}{l^2},$$

onde  $\delta_m = \cos\left(\frac{\pi}{m+1}\right)$ .

*Demonstração.* Apêndice A. □

De acordo com o teorema 3.4.3,  $P$  persiste em  $G$  se, e somente se  $\lambda_{max}(k, m) > 0$ .

Como  $\lambda_{max}(k, m)$  é uma função crescente de  $m$ , se  $P$  persiste em  $G(k, m_0)$ , então  $P$  persiste em  $G(k, m)$  para todo  $m > m_0$ .

Pode-se ver que  $\lambda_{max}(k, m) > 0 \Leftrightarrow \delta_m > \frac{kD + \alpha l - rl^2}{2\sqrt{(k-1)D(D+\alpha l)}} = \gamma_k$ . Como  $0 \leq \delta_m < 1$  para todo  $m \geq 1$ , se  $\gamma_k < 0$ , então  $\delta_m > \gamma_k$  para todo  $m \geq 1$ . Além disso, se  $\gamma_k > 1$ , então não existe  $m \geq 1$  tal que  $\delta_m > \gamma_k$ . Pode-se concluir  $\lambda_{max}(k, m) > 0$  para algum  $m \geq 0$  se, e somente se,  $\gamma_k < 1$ .

O valor de  $\lambda_{max}(k, m)$  quando  $m$  tende para infinito é dado por

$$\begin{aligned} \lambda_{max}(k, \infty) &= \lim_{m \rightarrow \infty} \lambda(k, m) = \frac{rl^2 - kD - \alpha l + 2\sqrt{(k-1)D(D+\alpha l)}}{l^2} = \\ &= \frac{\sqrt{(k-1)D(D+\alpha l)}}{l^2} (1 - \gamma_k). \end{aligned}$$

Logo,  $\lambda_{max}(k, \infty) > 0$  se, e somente se,  $\gamma_k < 1$ .

Portanto,  $\lambda_{max}(k, m) > 0$  para algum  $m \geq 0$  se, e somente se,  $\lambda_{max}(k, \infty) > 0$ .

Pode-se ver que

$$\begin{aligned} \lambda_{max}(k, \infty) > 0 &\Leftrightarrow rl^2 > kD + \alpha l - 2\sqrt{(k-1)D(D+\alpha l)} \Leftrightarrow \\ &\Leftrightarrow r > \frac{1}{l^2} \left( \sqrt{(k-1)D} - \sqrt{D+\alpha l} \right)^2 = \omega_k. \end{aligned}$$

Fica, portanto, demonstrada a seguinte proposição.

**Proposição 6.1.2.** *Existe uma árvore finita  $G(k, m)$  na qual  $P$  é capaz de persistir se, e somente se,  $r > \omega_k$ .*

## 6.2 Persistência em redes hidrográficas e cursos d'água

Se  $k = 2$ , então  $G$  é um caminho e, portanto, representa um curso d'água. Se  $k = 3$ , então  $G$  é uma árvore binária e, portanto, representa uma rede hidrográfica.

Pela proposição 6.1.2, existe um curso d'água finito no qual a população  $P$  persiste se, e somente se,  $r > \omega_2$ . Por esta mesma proposição, existe uma rede hidrográfica finita na qual  $P$  persiste se, e somente se,  $r > \omega_3$ . É fácil ver que  $w_3 < w_2 \Leftrightarrow D < \frac{4\alpha l}{2\sqrt{2}-1}$ . Para tais valores de  $D$ , se  $r < w_3$ , então  $P$  não persiste na rede hidrográfica nem no curso d'água algum, finito ou infinito; se  $r > w_2$ , então é possível encontrar redes hidrográficas e cursos d'água finitos nos quais  $P$  persiste. Agora, se  $w_3 < r < w_2$ , então  $P$  é capaz de persistir em alguma rede hidrográfica finita, porém não é capaz de persistir em curso d'água algum, por mais longo que ele seja.

O coeficiente de difusão está associado à capacidade de mobilidade dos organismos que compõem a população. Quanto maior o coeficiente de difusão, maior a capacidade dos organismos de se moverem independentemente do fluxo da água. Portanto, quanto maior o coeficiente de difusão, maior é a habilidade que os organismos possuem de se fixarem em determinados pontos da rede ou do curso d'água ou até mesmo de ocuparem porções à montante destes habitats. Organismos com coeficiente de difusão “pequeno” com relação à velocidade da correnteza possuem pouca ou nenhuma capacidade de se moverem contra a correnteza e, portanto, possuem pouca habilidade de se fixarem em habitats que favorecem a sua sobrevivência. Um curso d'água corresponde a uma rede hidrográfica sem ramificações, isto é, sem afluentes, subafluentes, etc. Portanto, o que este resultado diz é que a eliminação dos afluentes nos cursos d'água afeta de forma mais severa espécies com pouca capacidade de se locomoverem contra o fluxo da água.

Este resultado também revela a influência que a topologia da rede exerce sobre sua capacidade de sustentar uma população:  $s$  trechos de curso d'água dispostos em sequência formam um habitat incapaz de sustentar uma população com coeficiente de difusão suficientemente pequeno, enquanto que os mesmos  $s$  trechos, quando conectados de acordo com uma árvore binária, formam um habitat no qual a população persiste. Ou seja, o simples rearranjo dos trechos que compõem um curso d'água o transformam num habitat capaz de sustentar a população.

## 7 Considerações finais

Nas simulações do crescimento e da dispersão populacionais ao longo da rede hidrográfica da bacia Amazônica, observou-se que a equação de Fisher discreta foi capaz de gerar uma variedade de padrões, apesar da simplicidade dos cenários. A velocidade com a qual uma população se expande espacialmente mostrou-se ser dependente do local no qual os organismos são introduzidos. O modelo prevê uma preferência dos organismos por cursos d'água com classificação de Horton-Strahler mais elevada, em particular pelo rio Amazonas, rio Negro, rio Madeira e rio Solimões. Organismos com pouca capacidade de mobilidade são arrastados para a foz. Entretanto, dependendo da taxa de crescimento natural, tais organismos conseguem se estabelecer nas porções da rede próximas à foz e, dependendo do coeficiente de difusão, a população pode inclusive ocupar regiões a montante. No cenário 3, a distribuição populacional de equilíbrio exibiu um grupo de organismos isolado dos demais na população. Tal isolamento, por um período de tempo prolongado, pode resultar na aparição de uma nova espécie. Isto mostra o potencial que a equação de Fisher discreta possui para reproduzir fenômenos causadores da formação de espécies. As simulações mostraram que o modelo é capaz de reproduzir o fenômeno da propagação das frentes de migração ao longo do curso d'água principal da rede hidrográfica.

A equação de Fisher discreta é um modelo versátil no sentido de que os parâmetros da equação podem ser especificados de maneira a refletirem a heterogeneidade espacial, produzindo, por exemplo, regiões mais favoráveis ou menos favoráveis à sustentação de uma população. Este princípio foi aplicado apenas para a velocidade da correnteza, a qual foi estimada com base em observações da velocidade ao longo da rede. As preferências ambientais de uma determinada espécie tais como, temperatura da água, densidade florestal, largura do curso d'água, etc, podem ser traduzidas em termos dos parâmetros da equação, o que permite gerar cenários de distribuição populacional mais realísticos. A taxa de crescimento natural é a função logística. Porém outras funções podem ser especificadas como para este fim como, por exemplo, a função de Gompertz. A definição de

persistência utilizada neste trabalho corresponde à estabilidade da solução nula. Entretanto, existem outros conceitos de persistência mais realísticos como o da persistência prática. A possibilidade de interação entre diferentes espécies também pode ser levada em conta na especificação dos parâmetros do modelo. Tais abordagens serão tema de trabalhos futuros a respeito da dinâmica de populações na rede hidrográfica da bacia Amazônica.

A tabela correspondente à árvore binária da rede hidrográfica da bacia Amazônica construída neste trabalho é de fácil manipulação e dá total controle sobre os pontos da rede. Estudos computacionais, morfométricos e hidrológicos, podem ser executados com grande facilidade a partir desta tabela.

Através da equação de Fisher, pode-se ver que espécies com pouca ou nenhuma capacidade de mobilidade dependem fortemente das ramificações da rede para sobreviverem.

## APÊNDICE A

Pode-se ver que  $U_j^T U_j = kI_{n_{j+1}}$ . De fato, pela definição de  $U_j$  em (6.2), a matriz que resulta da operação  $U_j^T U_j$  é uma matriz diagonal em blocos de dimensão  $n_{j+1} \times n_{j+1}$  cujos blocos são iguais a  $u_k^T u_k = \sum_{i=1}^k 1 = k$ .

Como na demonstração do lema 1 em Rojo e Robbiano (2007), transforma-se  $A'$  numa matriz triangular superior em blocos aplicando-se o método da eliminação de Gauss para matrizes em blocos (STEWART, 1998, p. 160). Seja  $L_j$  a  $j$ -ésima linha de  $A$  e  $\beta_1 = a$ . As linhas 1 e 2 de  $A'$  são dadas por

$$\begin{pmatrix} L_1 \\ L_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \beta_1 I_{n_1} & bU_1 & 0 & 0 \\ cU_1^T & aI_{n_2} & bU_2 & 0 \end{pmatrix}.$$

No 1º passo do processo de eliminação, deve-se substituir  $L_2$  por

$$\begin{aligned} L_2 - \frac{c}{a} U_1^T L_1 &= \left( 0, aI_{n_2} - \frac{bc}{a} U_1^T U_1, bU_2, 0 \right) = \\ &= \left( 0, aI_{n_2} - \frac{kbc}{\beta_1} I_{n_2}, bU_2, 0 \right) = \\ &= (0, \beta_2 I_{n_2}, bU_2, 0) = \end{aligned}$$

onde  $\beta_2 = a - \frac{kbc}{\beta_1}$ . Ou seja, após a execução do o 1º passo do processo de eliminação de Gauss, obtém-se  $L_2 = (0, \beta_2 I_{n_2}, bU_2, 0)$ .

Para  $j > 2$ , supõe-se que, após a execução do  $j$ -ésimo passo do processo de eliminação de Gauss, obtém-se  $L_j = (0, \beta_j I_{n_j}, bU_j, 0)$ . Portanto, após a execução do  $j$ -ésimo passo do processo de eliminação, obtém-se que, para todo  $2 \leq j \leq m - 1$ , as linhas  $j$  e  $j + 1$  são dadas por

$$\begin{pmatrix} L_j \\ L_{j+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & \beta_j I_{n_j} & bU_j & 0 & 0 \\ 0 & cU_j^T & aI_{n_{j+1}} & bU_{j+1} & 0 \end{pmatrix}.$$





Ou seja,  $\lambda$  é um autovalor de  $B$  se, e somente se,  $\gamma_j = 0$  para algum  $j = 1, \dots, m$ .

Pode-se concluir que  $\lambda$  é um autovalor de  $A$  se, e somente se,  $\lambda$  é um autovalor de  $B$ .

De acordo com Noschese et al. (2013), os os autovalores de  $B$  são

$$\lambda_i = a + 2 \cos \left( \frac{i\pi}{m+1} \right) \sqrt{(k-1)bc}, \quad i = 1, \dots, m.$$

Portanto, o maior autovalor de  $A$  é

$$\begin{aligned} \lambda_{max} &= a + 2 \cos \left( \frac{\pi}{m+1} \right) \sqrt{(k-1)bc} = \\ &= r - \frac{kD}{l^2} - \frac{\alpha}{l} + 2 \cos \left( \frac{\pi}{m+1} \right) \sqrt{\frac{(k-1)D}{l^2} \left( \frac{D}{l^2} + \frac{\alpha}{l} \right)} = \\ &= \frac{rl^2 - kD - \alpha l + 2\delta_m \sqrt{(k-1)D(D + \alpha l)}}{l^2}. \end{aligned}$$

□

## Referências

- ANA. **Topologia hídrica: método de construção e modelagem da base hidrográfica para suporte à gestão de recursos hídricos. Versão 1.11.** Brasília, 2006.
- ANA. **Manual de construção da base hidrográfica ottocodificada da ANA. Fase 1: construção da base topológica hidrográfica e ottobacias conforme a codificação de bacias hidrográficas de Otto Pfafsteter. Versão 2.0.** Brasília, 2007.
- ANHOLT, B. R. Density dependence resolves the stream drift paradox. **Ecology**, v. 76, n. 7, 1995.
- AVISE, J. **Phylogeography: the history and formation of species.** Massachusetts: Harvard University Press, 2000.
- BANG-JENSEN, J.; GUTIN, G. Z. **Digraphs: Theory, Algorithms and Applications.** [S.l.]: Springer, 2008.
- BERTUZZO, E. et al. On the space-time evolution of a cholera epidemic. **Water Resources Research**, v. 44, n. 1, 2008.
- BERTUZZO, E. et al. On spatially explicit models of cholera epidemics. **Journal of The Royal Society Interface**, v. 7, n. 43, 2009.
- BERTUZZO, E. et al. River networks and ecological corridors: Reactive transport on fractals, migration fronts, hydrochory. **Water Resources Research**, v. 43, n. 4, 2007.
- CAMPOS, D.; FORT, J.; MEÉNDEZ, V. Transport on fractal river network - application to migration fronts. **Theoretical Population Biology**, n. 69, 2006.
- CANTRELL, R.; COSNER, C. **Spatial Ecology via Reaction–Diffusion Equations.** [S.l.]: John Wiley & Sons, 2003.
- CASAGRANDE, R.; MARI, L.; GATTO, M. Modelling the local dynamics of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). **Freshwater Biology**, v. 52, n. 7, 2007.
- ELMOATAZ, A.; LEZORAY, O.; BOUGLEUX, . Nonlocal discrete regularization on weighted graphs: A framework for image and manifold processing. **IEEE Transactions On Image Processing**, v. 17, n. 7, p. 1047–1060, 2008.
- ELNASHAIE, S. S. E. M.; GARHYAN, P. **Conservation Equations and Modelling of Chemical and Biochemical Processes.** New York: Marcel Dekker, 2003.
- FISHER, R. The wave advance of advantageous genes. **Annal of Eugenics**, v. 7, n. 4, p. 355–369, 1937.

HINDMARSH, A. C. ODEPACK, a systematized collection of ODE solvers. **IMACS Transactions on Scientific Computation**, North Holland, Amsterdã, v. 1, 1983.

HINDMARSH, A. C. **Brief Description of ODEPACK-A Systematized Collection of ODE Solvers. Double Precision Version.** 2001. <http://www.netlib.org/odepack/opkd-sum>.

HOLMES, E. E. et al. Partial differential equations in ecology: Spatial interactions and population dynamics. **Ecology**, v. 75, n. 1, p. 17–29, 1994.

IANNELLI, M.; ANDREA, P. **An Introduction to Mathematical Population Dynamics: Along the trail of Volterra and Lotka.** [S.I.]: Springer International Publishing, 2014.

KENNAN, J. Uniqueness of positive fixed points for increasing concave functions on  $\mathbb{R}^n$ : An elementary result. **Review of Economics**, v. 4, n. 4, p. 893–899, 2001.

KOT, M. **Elements of Mathematical Ecology.** New York: Cambridge University Press, 2001.

KVAM, P. H.; VIDAKOVIC, B. **Nonparametric Statistics with Applications to Science and Engineering.** New Jersey: John Wiley & Sons, 2007.

LEWIS, M. A.; PETROVSKII, S. V.; POTTS, J. R. **The Mathematics Behind Biological Invasions.** [S.I.]: Springer International Publishing, 2016.

LI, T.; WANG, G.; CHEN, J. A modified binary tree codification of drainage networks to support complex hydrological models. **Computers & Geosciences**, v. 36, n. 11, 2010.

LOGAN, J. D. **An Introduction to Partial Differential Equations.** New Jersey: John Wiley & Sons, 2008.

LUTSCHER, F.; NISBET, R. M.; PACHEPSKY, E. Population persistence in the face of advection. **Theoretical Ecology**, v. 3, n. 4, 2010.

MARI, L. et al. Modelling cholera epidemics: the role of waterways, human mobility and sanitation. **Journal of The Royal Society Interface**, v. 9, n. 67, 2011.

MARI, L. et al. Metapopulation persistence and species spread in river networks. **Ecology Letters**, v. 17, n. 4, 2014.

MURRAY, J. D. **Mathematical Biology I. An Introduction.** New York: Springer, 2002.

NOSCHESSE, S.; PASQUINI, L.; REICHEL, L. Tridiagonal toeplitz matrices: properties and novel applications. **Numerical Linear Algebra with Applications**, v. 20, n. 2, 2013.

OSTILLI, M. Cayley trees and bethe lattices: A concise analysis for mathematicians and physicists. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, v. 391, n. 12, p. 3417 – 3423, 2012.

PACHEPSKY, E. et al. Persistence, spread and the drift paradox. **Theoretical Population Biology**, n. 67, 2005.

PETROVSKII, S. V.; BAI-LIAN, L. **Exactly Solvable Models of Biological Invasion.** Boca Raton: Chapman & Hall/CRC, 2006.

- R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. Vienna, Austria, 2015.
- RAMIREZ, J. M. Population persistence under advection–diffusion in river networks. **Journal of Mathematical Biology**, v. 65, n. 5, 2012.
- ROJO, O.; ROBBIANO, M. On the spectra of some weighted rooted trees and applications. **Linear Algebra and its Applications**, v. 420, n. 2, p. 310–328, 2007.
- ROJO, O.; SOTO, R. The spectra of the adjacency matrix and laplacian matrix for some balanced trees. **Linear Algebra and its Applications**, v. 403, 2005.
- RYABOV, A. B.; BLASIUS, B. Population growth and persistence in a heterogeneous. **Mathematical Modelling of Natural Phenomena**, v. 3, n. 3, p. 42–86, 2008.
- SARHAD, J.; CARLSON, R.; ANDERSON, K. E. Population persistence in river networks. **Journal of Mathematical Biology**, v. 69, n. 2, 2014.
- SHIGESADA, N.; KOHKICHI, K. **Biological Invasions: Theory and Practice**. [S.l.]: Oxford University Press, 1997.
- SIMONOFF, J. S. **Smoothing Methods in Statistics**. New York: Springer-Verlag, 1996.
- SMITH, H. L. **Monotone Dynamical Systems: An introduction to the Theory of Competitive and Cooperative Systems**. Rhode Island: American Mathematical Society, 1995.
- SOETAERT, K.; PETZOLDT, T.; SETZER, R. W. Solving Differential Equations in R: Package deSolve. **Journal of Statistical Software**, v. 33, n. 9, 2010.
- SPEIRS, D. C.; GURNEY, W. S. C. Population persistence in rivers and estuaries. **Ecology**, v. 82, n. 5, 2001.
- STEWART, W. G. **Matrix Algorithms. Volume I: Basic Decompositions**. Philadelphia: SIAM, 1998.
- STOCKER, T. **Introduction to Climate Modelling**. Berlin: Springer-Verlag, 2011.
- VOLPERT, V.; PETROVSKII, S. Reaction–diffusion waves in biology. **Physics of Life Reviews**, v. 6, n. 6, p. 267–310, 2009.
- ZALIAPIN, I.; FOUFOULA-GEORGIU, E.; GHIL, M. Transport on river networks: A dynamic tree approach. **Journal of Geophysical Research: Earth Surface**, v. 115, n. F2, 2010.