

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE MATEMÁTICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM MATEMÁTICA APLICADA

O Efeito da Migração sobre a
Homogeneidade em
Metapopulações

por

Manuela Longoni de Castro

27 NOV 2001

Dissertação submetida como requisito parcial
para a obtenção do grau de
Mestre em Matemática Aplicada

FRGS - SISTEMA DE BIBLIOTECAS
BIBLIOTECA SETORIAL DE MATEMÁTICA
SEÇÃO DE PERIÓDICOS

Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro da Silva
Orientador

Porto Alegre, Março de 2001.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE MATEMÁTICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM MATEMÁTICA APLICADA

CIP - CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

Castro, Manuela Longoni de

O Efeito da Migração sobre a Homogeneidade em Metapopulações / Manuela Longoni de Castro.—Porto Alegre: PPGMAp da UFRGS, 2001.

84 p.: il.

Dissertação (mestrado) —Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Porto Alegre, 2001.

Orientador: Silva, Jacques Aveline Loureiro da

Dissertação: Matemática Aplicada
metapopulações, estabilidade, migração, estrutura etária

O Efeito da Migração sobre a Homogeneidade em Metapopulações

por

Manuela Longoni de Castro

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada do Instituto de Matemática da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial para a obtenção do grau de

Mestre em Matemática Aplicada

Linha de Pesquisa: Sistemas Não Lineares e Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro da Silva

Banca examinadora:

Profa. Dr. Maria Cristina Varriale
PPGMAp/IM/UFRGS

Prof. Vilmar Trevisan, Ph.D.
PPGMAp/IM/UFRGS

Profa. Graciela Canziani, Ph.D.
UNICEN/Tandil/Argentina

Dissertação apresentada e aprovada em
29 de Março de 2001.

Prof. Vilmar Trevisan, Ph.D.
Coordenador

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE MATEMÁTICA
SISTEMA DE BIBLIOTECAS
AV. Itália, 471 - CEP. 91201-900 - PORTO ALEGRE, RS

Para meus pais.

AGRADECIMENTOS

- Agradeço a Deus... pela vida...
- Aos meus pais, a quem devo tudo que tenho.
- Ao Dago... por tudo...
- Ao Prof. Jacques, pela orientação.
- À minha irmã Andréa, pelo bom exemplo...
- Aos meus sobrinhos, Henrique e Ana Carolina, pelos momentos de lazer.
- Ao meu sempre amigo Alessandro.
- Às colegas Ana Cristina, Carol, Cristiane, Denise, Lessa, Sani, Sânzara, sempre companheiras desde a graduação.
- Aos colegas do laboratório, pelo socorro nas horas difíceis e pelas piadas nas horas certas.
- A todos os amigos e familiares que compreenderam minha ausência durante os últimos anos.
- Aos professores do Instituto de Matemática, responsáveis por minha formação acadêmica.
- Às secretárias do PPGMAP, Suzana e Patrícia, pela atenção.
- Aos funcionários do Instituto de Matemática, em especial ao Sr. Antunes, sempre zeloso pela segurança de todos.
- Enfim, agradeço a todas as pessoas maravilhosas que, de uma forma ou de outra, tornaram este trabalho possível.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE SÍMBOLOS	x
RESUMO	xi
ABSTRACT	xii
1 INTRODUÇÃO	1
2 ESTABILIDADE DO ESTADO HOMOGÊNEO EM METAPOPULAÇÕES	5
2.1 Introdução	5
2.2 O Modelo	6
2.3 O Estado Homogêneo e sua Estabilidade	8
2.4 A Instabilidade Causada pelo Movimento Migratório	13
2.5 Um exemplo	19
2.6 Conclusões	21
3 A ESTABILIDADE DO ESTADO HOMOGÊNEO EM METAPOPULAÇÕES COM ESTRUTURA ETÁRIA	24
3.1 Introdução	24
3.2 Modelo Local	24
3.2.1 Pontos de equilíbrio	27
3.2.2 A estabilidade dos pontos de equilíbrio	28
3.2.3 Redução a um mapa em \mathbb{R}	34
3.3 Modelo Acoplado	34
3.3.1 O modelo para duas classes etárias	35
3.3.2 O modelo para três classes etárias	36
3.3.3 O modelo para N classes etárias	38
3.3.4 Equilíbrio Homogêneo Positivo	39
3.3.5 A estabilidade do ponto de equilíbrio homogêneo positivo $(w^*, w^*, \dots, w^*)^T$	40
3.3.6 A instabilidade causada pelo movimento migratório	43
3.4 Conclusões	45
4 SINCRONISMO EM METAPOPULAÇÕES	47
4.1 Introdução	47

4.2	A Estabilidade do Estado Síncrono	47
4.3	Conclusões	50
5	CONCLUSÕES E SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS	55
	REFERÊNCIAS	57
	APÊNDICE A	61
	APÊNDICE B	64
	APÊNDICE C TESTE DE JURY	67
	APÊNDICE D	69
	APÊNDICE E NÚMERO DE LYAPUNOV	71

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1	(a) Vizinhança do sítio k em uma rede unidimensional. (b) Vizinhança do tipo Von Neumann com $N = 1$ e (c) $N = 2$ em uma rede bidimensional. (d) Vizinhança do tipo Moore com $N = 1$ e (e) $N = 2$ em uma rede bidimensional.	3
Figura 2.1	Gráfico de $x_{t+1} = rx_t(1 - x_t)$. A estabilidade do ponto fixo x^* depende da declividade da reta T conforme equação (2.3).	7
Figura 2.2	Gráfico de (2.9).	10
Figura 2.3	Região de estabilidade do ponto de equilíbrio homogêneo para os modelos (2.15), (2.21) e (2.27). A região sombreada é a região de instabilidade gerada pela dispersão.	18
Figura 2.4	O valor limite $2/\gamma$ para valores ímpares de n e diferentes valores de N , para redes unidimensionais ((a),(b)), redes bidimensionais com vizinhanças de Von Neumann ((c),(d)) e Moore ((e),(f)).	19
Figura 2.5	Função migratória (2.36) para diferentes valores de k . (a) $k=5$ (b) $k=10$ (c) $k=50$	20
Figura 2.6	Gráficos espaço-amplitude e espaço-tempo para o mapa logístico acoplado com $n = 50$, $N = 1$ e uma função migratória dependente da densidade como a mostrada na Figura 4 com $\hat{\mu} = 0.4$ e $k = 10$. Em todos os gráficos, 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 1000 transientes. A configuração inicial é a mesma para todas as simulações. Gráficos espaço-amplitude (a) e espaço-tempo (b) para $r = 0.1$. Gráficos espaço-amplitude (c) e espaço-tempo (d) para $r = 1.9$	22
Figura 2.7	Gráficos espaço-tempo para o mapa logístico acoplado com $n = 50$, $N = 1$, $r = 1.05$ e um forte acoplamento dependente da densidade com $k = 50$ e (a) $\hat{\mu} = 0.9$ e (b) $\hat{\mu} = 1.0$, com configurações iniciais aleatórias. Em ambos os gráficos, 100 passos de tempo são plotados após 5000 transientes.	22
Figura 3.1	Região de estabilidade do ponto de equilíbrio não trivial para o modelo local com 2 classes etárias, delimitada pelas curvas $H = 0$, $H = 1 + \frac{1}{1-m_1}$ e $H = 1 + \frac{1}{2m_1-1}$	33
Figura 3.2	Teste de Jury aplicado a todas as possíveis configurações para as taxas migratórias em uma rede com 20 sítios com populações locais estruturadas em duas classes etárias.	43
Figura 3.3	Teste de Jury aplicado a diversas configurações para uma metapopulação com duas classes etárias e 20 sítios. As curvas em preto definem a região de estabilidade para o modelo local, delimitada por $H = 0$, $H = 1 + \frac{1}{1-m_1}$ e $H = 1 + \frac{1}{2m_1-1}$	44
Figura 4.1	Simulação de uma metapopulação com 5 sítios com dinâmica local dada pelo mapa logístico. Diagrama de bifurcação para $z_t = \frac{1}{4} \sum_{k=1}^4 x_t^k - x_t^{k+1} $ versus μ , $0 \leq \mu \leq 1$. Para cada valor de μ o sistema foi iterado 10000 vezes e as últimas 200 iterações são plotadas. Condições iniciais: $x_0^1 = 0.25$, $x_0^k = x_0^1 + \epsilon_t$, $k = 2, 3, 4, 5$, $ \epsilon_t \leq 0.01$, ϵ_t aleatório. (a) $r = 3.6 \Rightarrow L = 1.201$ (b) $r = 3.7 \Rightarrow L = 1.429$ (c) $r = 3.8 \Rightarrow L = 1.538$ (d) $r = 4 \Rightarrow L = 2$	51

- Figura 4.2 Simulação de uma metapopulação com 6 sítios dinâmica local dada pela equação logística. Diagramas de bifurcação para $z_t = \frac{1}{5} \sum_{k=1}^5 |x_t^k - x_t^{k+1}|$ versus r , $3.57 \leq r \leq 4$. Para cada valor de r o sistema foi iterado 10000 vezes e as últimas 200 iterações são plotadas. Condições iniciais: $x_0^1 = 0.63, x_0^k = x_0^1 + \epsilon_t, k = 2, 3, \dots, 6, |\epsilon_t| \leq 0.01, \epsilon_t$ aleatório. (a) $\mu = 0.1$ (b) $\mu = 0.35$ (c) $\mu = 0.65$ (d) $\mu = 0.8$ (e) $\mu = 0.81$ (f) $\mu = 0.85$ 52
- Figura 4.3 Diagrama de bifurcação para $z_t = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n |x_t^k - x_t^{k+1}|$ versus μ , $0 \leq \mu \leq 1$, onde n é o tamanho da rede. Para cada valor de μ o sistema foi iterado 10000 vezes e as últimas 200 iterações foram plotadas. Condições iniciais: $x_0^1 = 0.25, x_0^k = x_0^1 + \epsilon_t, k \neq 1, |\epsilon_t| \leq 0.01, \epsilon_t$ aleatório. (a) $r = 3.6, n = 6$ (b) $r = 3.7, n = 6$ (c) $r = 3.6, n = 8$ (d) $r = 3.7, n = 8$ (e) $r = 3.6, n = 10$ (f) $r = 3.7, n = 10$ 53

LISTA DE SÍMBOLOS

x_t	população x no tempo t
x_t^k	população x no sítio k no tempo t
$x_{t,k}^i$	população x na classe etária i no sítio k no tempo t
μ	taxa migratória
c_{jk}	percentual de emigrantes do sítio k que migram para o sítio j
n	número de sítios
$Viz(k)$	conjunto dos vizinhos do sítio k
N	número de classes etárias
p_i	probabilidade de sobrevivência na classe etária i
f_i	taxa de fertilidade na classe etária i
l_i	probabilidade de sobrevivência até a classe etária i
R_0	número reprodutivo básico
m_i	potencial reprodutivo da classe etária i
μ_i	taxa migratória para a classe etária i
L	número de Lyapunov

RESUMO

Neste trabalho analisamos a influência da migração sobre a homogeneidade em metapopulações com e sem estrutura etária, modeladas como sistemas discretos no tempo e no espaço. A análise é feita através de comparações entre o comportamento do modelo acoplado e o comportamento do modelo local.

Para populações sem estrutura etária, mostramos como um mecanismo de migração dependente da densidade pode desestabilizar o ponto de equilíbrio homogêneo de um sistema desacoplado estável, fornecendo exemplos que ilustram quão facilmente isto pode ocorrer. Além disto, para o caso de uma rede unidimensional em anel, obtemos uma condição para a estabilidade do estado síncrono. Em tal estado a homogeneidade na metapopulação é mantida pela sincronia entre os sítios. A condição obtida é dada por uma expressão simples que envolve a fração migratória, tamanho da rede e o número de Lyapunov do modelo local.

Para populações com estrutura etária, consideramos uma rede unidimensional em anel com taxas de migração específicas para cada classe e movimentos migratórios entre os dois sítios próximos. Mostramos que um mecanismo de migração dependente somente da idade dos indivíduos não pode vir a estabilizar o ponto de equilíbrio homogêneo de um sistema previamente instável na ausência de migração. Por outro lado, é também demonstrado que um mecanismo de migração fortemente relacionado com a idade dos indivíduos pode vir a instabilizar um conjunto desacoplado de populações estáveis, o que caracteriza a migração como um processo desestabilizador.

ABSTRACT

In this work we analyze the migration effects on the homogeneity in metapopulations with and without age structure, modeled as discrete time and space systems. The analysis is done through comparisons between the behavior of the coupled and uncoupled models.

For populations with nonoverlapping generations, we show how a density dependent migration mechanism can drive the homogeneous equilibrium of a uncoupled stable system to instability, providing examples illustrating how easily this can occur. Besides that, we have obtained a condition for the stability of the synchronized state in a unidimensional metapopulation ring. In such state the homogeneity is maintained by the synchronism of the patches orbits. The resulting condition is given by a simple mathematical expression involving the metapopulation size, the migration fraction and the Lyapunov number for the local model.

For age structured populations, we consider a unidimensional array with age dependent migration fraction. We show that a migration mechanism which depends only on age can not stabilize a previously unstable homogeneous equilibrium. On the other hand, it is also shown that a strongly related with age migration mechanism can drive a stable uncoupled system to instability, which characterizes the migration as a destabilizing effect.

1 INTRODUÇÃO

Na última década foi notável o crescimento da pesquisa em modelos de dinâmica populacional com estrutura espacial. Uma classe importante de modelos que consideram a distribuição espacial dos indivíduos é a classe dos modelos de metapopulações espacialmente explícitos. As revisões apresentadas em [9], [12], [54] fornecem uma boa amostra do interesse pelo estudo de modelos de metapopulações. Nestes modelos a população, neste caso dita metapopulação, é tratada como um conjunto discreto de subpopulações localizadas em fragmentos de habitat que são adequados para a reprodução e sobrevivência. Cada um destes fragmentos está cercado por um ambiente hostil e totalmente inadequado para a sobrevivência da espécie, e por essa razão são freqüentemente chamados de sítios ou *patches*. A conexão entre esses fragmentos é feita através de movimentos migratórios entre as populações locais (subpopulações) que compõem a metapopulação.¹

Por exemplo, considere uma certa espécie, distribuída em n habitats isolados, ou seja, formando uma rede de n subpopulações. Vamos supor que as gerações, sempre tomadas em tempos discretos $t = 0, 1, 2, \dots$, jamais se entrelaçam, isto é, os pais não vivem o suficiente para conhecer seus filhos. Vários exemplos naturais se enquadram nesta formulação ([12]). Inicialmente vamos imaginar que não há conexão entre os sítios, neste caso, cada população x_t^k , $k = 1, 2, \dots, n$; onde x_t^k denota o número de indivíduos no sítio k no instante t , floresceria de modo independente das demais, e sua dinâmica seria dada por

$$x_{t+1}^k = f(x_t^k), \quad (1.1)$$

onde f é uma função que incorpora os processos de reprodução e mortalidade de geração à geração. Note que, neste exemplo, estamos considerando que todas as subpopulações são idênticas, no sentido que a dinâmica de cada subpopulação é descrita pela mesma função f . Vários exemplos de relevância biológica para escolha de f são apresentados em [15] e [19]. Fenômenos como cascata de bifurcações e caos já foram estudados para várias escolhas de mecanismos representando a dependência da densidade, isto é, para várias escolhas de f ([10], [32], [33], [34]). Entre os mais mencionados, está a aplicação logística,

$$f(x) = rx(1-x), \quad 0 < r \leq 4, \quad 0 \leq x \leq 1.$$

Agora vamos considerar a existência de ligações entre as subpopulações. Em outras palavras, vamos considerar a possibilidade dos indivíduos migrarem de seus habitats para outro local apropriado, ou seja, para outro sítio da rede. Vamos supor que, a cada geração, após o

¹No contexto deste trabalho não há diferença entre migração e dispersão. Ao longo do trabalho ao mencionar movimento migratório ou dispersão estamos nos referindo ao movimento dos indivíduos de um patch a outro ("mudança de endereço" dos indivíduos).

processo de reprodução e sobrevivência, ocorre um processo migratório entre os sítios². Para cada sítio k , uma fração μ_{kj} de indivíduos migra do sítio k para o sítio j . Esta fração pode depender da densidade local x_t^k e/ou da densidade do sítio de destino x_t^j , dependendo do nível de predição desejada. Por simplicidade, vamos considerar que estas taxas são constantes, e que a migração é 100 % bem sucedida, ou seja, não há morte de indivíduos devido ao processo migratório. Assim, a população do sítio k no instante $t + 1$ é dada por

$$x_{t+1}^k = (1 - \hat{\mu}_k)f(x_t^k) + \sum_{j=1}^n \mu_{jk}f(x_t^j), \quad (1.2)$$

onde $\hat{\mu}_k = \sum_{j=1}^n \mu_{kj}$ representa a taxa de indivíduos que deixou o sítio k .

Neste exemplo, não fizemos hipóteses sobre a topologia da rede, ou seja; dado um sítio, não definimos para quais sítios os indivíduos deste sítio emigram, e qual a procedência dos imigrantes deste sítio. Ao definirmos tais aspectos topológicos estamos, na verdade, estabelecendo as *vizinhanças* dos sítios. A vizinhança de um sítio k é composta pelos sítios que interagem com o sítio k (que recebem indivíduos oriundos do sítio k e/ou que enviam indivíduos para o sítio k), podendo ser definida por

$$Viz(k) = \{j : \mu_{kj} \neq 0\} \cup \{j : \mu_{jk} \neq 0\}.$$

Uma prática bastante comum é o uso de interações simétricas, ou seja, tais que $\mu_{jk} = \mu_{kj}$. Entre os tipos de vizinhança mais utilizados, temos os anéis cíclicos nas redes unidimensionais, onde a vizinhança é definida por ([49])

$$Viz(k) = \{1 + [(k + i - 1) \bmod n] : i = -N, \dots, N; i \neq 0\},$$

ou seja, é permitida a migração somente para os $2N$ sítios mais próximos, com o sítio 1 ligado ao sítio n , formando um anel. Para redes bidimensionais temos as vizinhanças de Moore (veja Figura 1.1)

$$Viz(k, l) = \{(k + i, l + j) : -N \leq i, j \leq N; (i, j) \neq (0, 0)\}$$

e do tipo Von Neumann

$$Viz(k, l) = \{(k + i, l + j) : 0 < |i| + |j| \leq N; (i, j) \neq (0, 0)\}.$$

Em (1.2), consideramos uma metapopulação de uma única espécie sem subclasses de idade ou tamanho entre os indivíduos. Claramente podemos construir um modelo para uma metapopulação de uma espécie com estrutura etária, ou considerando duas espécies que interagem entre si de algum modo (presa-predador, parasita-hospedeiro). Outra possibilidade é a inclusão de uma

²Esta separação entre os processos de dinâmica local e migração é de fato necessária, caso contrário resultados fantasiosos podem ocorrer [14].

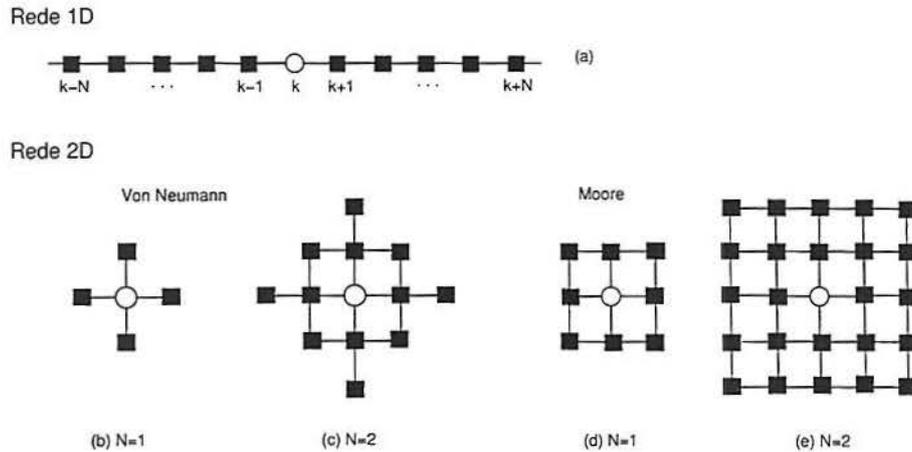


Figura 1.1: (a) Vizinhança do sítio k em uma rede unidimensional. (b) Vizinhança do tipo Von Neumann com $N = 1$ e (c) $N = 2$ em uma rede bidimensional. (d) Vizinhança do tipo Moore com $N = 1$ e (e) $N = 2$ em uma rede bidimensional.

taxa de mortalidade associada à migração. Além das dificuldades em modelar a metapopulação que emergem ao considerarmos tais aspectos, a principal modificação acontece sobre a dinâmica do sistema. Vários trabalhos destacam a importância do movimento migratório sobre a dinâmica da metapopulação [21, 31, 6, 46]. O aparecimento de padrões espaciais complexos foi observado por Hassell et al. [17, 13], Commins et al. [4], Ruxton e Doebeli [42] e Ruxton e Rohani [44]. Além de gerar padrões espaciais, o movimento migratório pode permitir a persistência em sistemas parasita-hospedeiro acoplados [17] ou em sistemas de uma única espécie [1], ou ainda permitir a coexistência de espécies que competem entre si em um sistema [18]. A dispersão também é destacada pelo seu efeito “estabilizador”, no sentido que a dispersão pode simplificar a dinâmica de uma órbita caótica transformando-a em uma órbita periódica simples [21, 31, 6]. Em [48] mostramos que a dispersão pode vir a sincronizar órbitas caóticas. Além disso, um forte efeito estabilizador ocorre ao considerar-se uma taxa de mortalidade associada à migração [43]. Porém este efeito “estabilizador” não deve ser tomado como uma regra, visto que a migração pode levar a perda de estabilidade do estado homogêneo em certos casos, como ocorre em modelos com estrutura etária [20], em modelos parasita-hospedeiro [41] e em modelos com heterogeneidade ambiental [27].

Entre os trabalhos voltados à influência da migração sobre a estabilidade do estado homogêneo do sistema, destacamos [40], onde foi demonstrado que, para uma metapopulação de uma única espécie e interação simétrica entre os fragmentos com taxa migratória constante, o movimento migratório não tem nenhuma influência sobre a estabilidade do equilíbrio homogêneo. Ruxton [45] considerou a possibilidade da migração depender da densidade populacional local. Embora tenha mostrado que o movimento migratório poderia gerar instabilidade do sistema, Ruxton sugeriu que mecanismos de migração dependentes da densidade teriam pouco efeito sobre a estabilidade do estado homogêneo. Jang e Mitra [22] e Silva et al. [49] consideraram um modelo

mais geral que os utilizados em [45] e [40], com ligações entre os sítios menos restritas (permitindo assimetrias) e com uma forma mais genérica para a migração dependente da densidade, obtendo assim o resultado provado em [40] como um caso especial. Além disso, foi mostrado que a migração dependente da densidade por si só pode vir a desestabilizar um sistema previamente estável de populações acopladas, dando suporte aos resultados obtidos por Ruxton em [45].

Neste trabalho abordamos a influência da dispersão sobre a homogeneidade em diversos modelos de metapopulações espacialmente explícitas. No capítulo 2 apresentamos o resultado obtido em [49] de uma forma mais geral. Em [49], nos restringimos à vizinhanças simétricas e fizemos o uso de condições de contorno periódicas (conectamos os sítios em forma de um anel, no caso unidimensional, e na forma de um toro, no caso bidimensional), enquanto que no capítulo 2 estendemos os resultados obtidos a vizinhanças mais genéricas. No capítulo 3 consideramos uma população com estrutura etária, distribuída em uma rede de n *patches* em anel. Desenvolvemos resultados sobre a estabilidade do estado homogêneo no sistema acoplado, e comparamos a região de estabilidade do sistema local (desacoplado) com o novo sistema (acoplado), extendendo os resultados obtidos por Hastings em [20] para uma rede de 2 sítios e uma população de 2 classes etárias. Finalmente, no capítulo 4 apresentamos o resultado publicado em [48], sobre a influência da dispersão sobre a sincronização dos sítios, isto é, quando a homogeneidade é atingida e mantida, fora do equilíbrio homogêneo, com as subpopulações oscilando em sincronia. Neste capítulo, fornecemos condições para que a dispersão venha a sincronizar as órbitas de todos os sítios, ainda que estas sejam caóticas. Este resultado é particularmente importante, pois está relacionado com a extinção de espécies distribuídas em fragmentos: uma vez que as subpopulações estão sincronizadas, no momento em que uma destas subpopulações se extinguir ocorre a extinção da espécie em toda rede. Por se tratar de uma área interdisciplinar, tomamos alguns cuidados na redação do texto: interpretações biológicas para os parâmetros utilizados na construção de modelos são dadas ao longo do texto, enquanto que, por serem relativamente longos, os cálculos de autovalores foram incluídos em apêndices. Esperamos assim que este trabalho seja acessível tanto para ecologistas como para matemáticos.

2 ESTABILIDADE DO ESTADO HOMOGÊNEO EM METAPOPLAÇÕES

2.1 Introdução

Nos últimos anos, entre os vários trabalhos que abordaram os modelos de metapopulação, muitos voltaram-se ao estudo da influência da migração sobre a estabilidade do estado homogêneo do sistema. Em particular Rohani et. al. [40] demonstraram que, para uma metapopulação de uma única espécie com gerações que não se entrelaçam e interação simétrica entre os fragmentos com taxa migratória constante, o movimento migratório não tem nenhuma influência sobre a estabilidade do equilíbrio homogêneo. Ruxton [45] estudou o efeito de um mecanismo de migração dependente da densidade populacional local e mostrou que o movimento migratório poderia gerar instabilidade do sistema, apesar de não fornecer exemplos onde tais instabilidades geradas somente pela dispersão poderiam ocorrer. Este mesmo resultado foi estendido por Jang e Mitra [22] e Silva et al. [49], que consideraram um modelo mais geral que os utilizados em [45] e [40], com ligações entre os sítios menos restritas e com uma forma mais genérica para a migração dependente da densidade, obtendo o resultado provado em [40] como um caso especial. Além disso, em [49] foi mostrado como a migração dependente da densidade por si só poderia vir a desestabilizar um sistema previamente estável de populações acopladas com vizinhança do tipo Moore (veja Figura 1.1). Apesar destes avanços, a falta de um exemplo onde a migração dependente da densidade induzisse instabilidades sobre um equilíbrio homogêneo previamente estável na ausência de migração criou um certo “mito” sobre o assunto.

Neste capítulo estendemos os resultados obtidos em [22], que por sua vez, é uma extensão dos resultados de [40] e [45]. Jang e Mitra forneceram condições para que a migração não venha a desestabilizar o equilíbrio homogêneo. Aqui, mostramos o mesmo resultado relaxando algumas condições utilizadas em [22]. Este capítulo também é uma extensão de [49], onde nos restringimos à vizinhanças simétricas e fizemos o uso de condições de contorno periódicas. Além disso, mostramos como a migração pode gerar instabilidades na região onde o sistema desacoplado é estável para três tipos de vizinhanças simétricas: para o caso unidimensional de um anel de n patches e para o caso bidimensional, utilizando as vizinhanças de Von Neumann e Moore (veja Figura 1.1). Ao final do capítulo fornecemos um exemplo concreto para ilustrar quão facilmente uma taxa de migração dependente da densidade gera instabilidades.

2.2 O Modelo

Considere uma coleção de n sítios, numerados por $1, 2, \dots, n$. Em cada um destes sítios há uma população de uma única espécie, cercada por um meio hostil e totalmente inadequado para sua reprodução e sobrevivência. A metapopulação é o conjunto de todas estas subpopulações. Vamos supor que as gerações, tomadas em tempos discretos $t = 0, 1, 2, \dots$ jamais se entrelaçam. Na ausência de migração, vamos supor que a dinâmica em cada sítio é descrita por

$$x_{t+1}^k = f(x_t^k), \quad t > 0 \quad k = 1, 2, \dots, n, \quad (2.1)$$

onde f é uma função suave definida em $[0, \infty)$. Todos os sítios são idênticos, com dinâmica descrita pela mesma função f . A equação (2.1) incorpora os processos de reprodução e mortalidade de geração à geração de modo que estes processos dependem da densidade populacional do fragmento em questão através da função f . Exemplos para a escolha da função f podem ser vistos em [15] e [19]. Vamos supor que f possua um único ponto fixo positivo, ou seja, um único x^* tal que

$$x^* = f(x^*), \quad x^* > 0. \quad (2.2)$$

A equação (2.1) pode ser linearizada em torno do equilíbrio x^* resultando no critério de estabilidade

$$\begin{aligned} |f'(x^*)| < 1 &\rightarrow x^* \text{ estável,} \\ |f'(x^*)| > 1 &\rightarrow x^* \text{ instável.} \end{aligned} \quad (2.3)$$

Para um exemplo da aplicação deste critério, considere a função logística (ver Figura 2.1):

$$f(x) = rx(1-x), \quad 0 < r \leq 4, \quad 0 \leq x \leq 1.$$

Através de cálculos simples temos que existe x^* satisfazendo (2.2) se e somente se $r > 1$. Se $r > 1$, temos

$$x^* = \frac{r-1}{r}$$

e aplicando o critério (2.3) temos que x^* é estável se

$$\left. \frac{d}{dx} rx(1-x) \right|_{x=x^*} < 1 \Leftrightarrow 1 < r < 3.$$

Agora vamos estabelecer ligações entre as subpopulações. A cada geração um processo migratório ocorre entre os sítios. Para cada sítio, uma fração μ de indivíduos deixa o dado sítio e migra para os sítios mais próximos. Certos aspectos devem ser classificados:

I O processo migratório é de curta duração (comparado à escala de tempo usada no modelo que é o tempo entre duas gerações consecutivas) e portanto é razoável supor

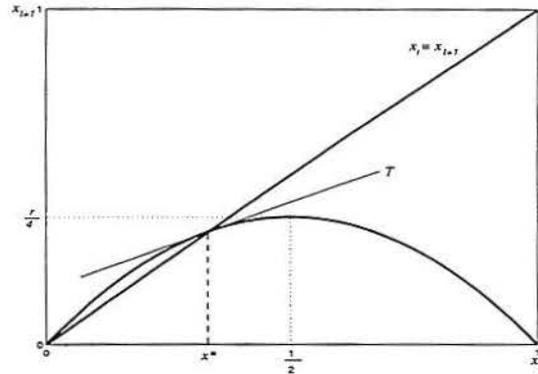


Figura 2.1: Gráfico de $x_{t+1} = rx_t(1-x_t)$. A estabilidade do ponto fixo x^* depende da declividade da reta T conforme equação (2.3).

que o movimento migratório é 100% bem sucedido, isto é, não ocorrem mortes durante o movimento. Além disso, ocorre apenas um movimento migratório a cada geração.

II Deve ser estabelecida uma ordem para os eventos: migração e dinâmica local (reprodução e mortalidade). A falha na separação destes dois processos integralmente distintos pode acarretar em resultados fantasiosos (ver [14]).

III A fração migratória μ de indivíduos que deixam um dado sítio pode depender da densidade local (sítio em questão) e também da densidade dos sítios vizinhos (candidatos a receptores dos imigrantes). Aqui apenas a dependência local será incluída no modelo. Assim, supomos que μ é uma função crescente e de classe C^1 . Além disso, por ser uma proporção, $0 \leq \mu(x) \leq 1, \forall x \geq 0$. Para exemplos ver [45].

O objetivo deste trabalho é determinar a importância do movimento migratório na estabilidade do sistema como um todo. Vamos comparar o sistema global com um de seus fragmentos agindo independentemente (o que é equivalente a comparar o sistema na ausência de dispersão). A dinâmica da metapopulação será dada pela composição de dois processos distintos: dinâmica local (reprodução e mortalidade) e dispersão. Para isto considere μ uma função suave definida em $[0, \infty)$ tal que $0 \leq \mu(x) \leq 1, \forall x \geq 0$ com $\mu(0) = 0$. Dado um sítio k , temos que uma fração μ destes indivíduos migra para sítios vizinhos. Destes, uma proporção c_{kj} migra para o patch j . Claramente $0 \leq c_{kj} \leq 1$ para todo $k, j = 1, 2, \dots, n$, $\sum_{j=1}^n c_{kj} = 1$ para todo $k = 1, 2, \dots, n$ e $c_{kk} = 0$. Agora estamos aptos para definir nossos operadores dispersão e dinâmica local:

- Dinâmica Local

$$F: \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$$

$$(x^1, \dots, x^n) \mapsto (f(x^1), \dots, f(x^n))$$

- **Dispersão**

$$M : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$$

$$(x^1, \dots, x^n) \mapsto (M_1(x^1, \dots, x^n), \dots, M_n(x^1, \dots, x^n))$$

onde

$$M_k(x^1, \dots, x^n) = (1 - \mu(x^k))x^k + \sum_{j=1}^n c_{jk}\mu(x^j)x^j, \quad k = 1, 2, \dots, n.$$

Podemos considerar dois modelos globais distintos. O primeiro onde a cada geração a dinâmica local precede à migração. Para isto, definimos $G : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ dada por $G = M \circ F$. Definindo o vetor populacional $x_t = (x_t^1, \dots, x_t^n)^T$, onde x_t^k é o número de indivíduos no sítio k no instante t , a dinâmica da metapopulação é dada por

$$X_{t+1} = G(X_t) = \begin{bmatrix} (1 - \mu[f(x_t^1)])f(x_t^1) + \sum_{j=1}^n c_{j1}\mu[f(x_t^j)]f(x_t^j) \\ (1 - \mu[f(x_t^2)])f(x_t^2) + \sum_{j=1}^n c_{j2}\mu[f(x_t^j)]f(x_t^j) \\ \vdots \\ (1 - \mu[f(x_t^n)])f(x_t^n) + \sum_{j=1}^n c_{jn}\mu[f(x_t^j)]f(x_t^j) \end{bmatrix}. \quad (2.4)$$

No segundo modelo a migração precede a dinâmica local. Assim definimos $\tilde{G} = F \circ M$ e a dinâmica global é dada por

$$X_{t+1} = \tilde{G}(X_t) = \begin{bmatrix} f((1 - \mu(x_t^1))x_t^1 + \sum_{j=1}^n c_{j1}\mu(x_t^j)x_t^j) \\ f((1 - \mu(x_t^2))x_t^2 + \sum_{j=1}^n c_{j2}\mu(x_t^j)x_t^j) \\ \vdots \\ f((1 - \mu(x_t^n))x_t^n + \sum_{j=1}^n c_{jn}\mu(x_t^j)x_t^j) \end{bmatrix}. \quad (2.5)$$

2.3 O Estado Homogêneo e sua Estabilidade

Nesta seção vamos estabelecer resultados sobre a estabilidade do equilíbrio homogêneo $X^* = (p, \dots, p)^T$, $p > 0$ para os sistemas (2.4) e (2.5). Antes de proceder, precisamos verificar as condições para a existência deste equilíbrio homogêneo nestes sistemas. No teorema seguinte, estabelecemos condições para que $X^* = (x^*, \dots, x^*)^T$, onde $x^* = f(x^*) > 0$ seja o único equilíbrio homogêneo positivo de (2.4).

Teorema 2.1. *O sistema dado pela equação (2.4) possui apenas um equilíbrio homogêneo não trivial, dado por $X^* = (x^*, \dots, x^*)^T$, onde $x^* = f(x^*) > 0$, se e somente se a condição*

$$\sum_{k=1}^n c_{kj} = 1, \quad j = 1, 2, \dots, n \quad (2.6)$$

é satisfeita.

Demonstração. Considere a equação (2.4). Temos

- (i) Existência de X^* . Mostraremos que $X^* = [x^*, x^*, \dots, x^*]^T$ é equilíbrio homogêneo positivo de (2.4) se e somente se a condição (2.6) é satisfeita. Suponha que $X^* = [x^*, x^*, \dots, x^*]^T$ é equilíbrio homogêneo positivo de (2.4). Então

$$x^* = f(x^*) + \phi(x^*) \left(\sum_{k=1}^n c_{kj} - 1 \right), \quad j = 1, 2, \dots, n \quad (2.7)$$

onde $\phi(x) = x\mu(x)$. A função $\phi(x)$ representa a quantidade de indivíduos que deixam o patch quando a população é x . Como $x^* > 0$ e $f(x^*) = x^*$ então (2.7) equivale a

$$\phi(x^*) \left(\sum_{k=1}^n c_{kj} - 1 \right) = 0, \quad j = 1, 2, \dots, n$$

Ora, por hipótese temos que $\mu(x^*) > 0 \Rightarrow \phi(x^*) > 0$ e portanto

$$\sum_{k=1}^n c_{kj} = 1, \quad j = 1, 2, \dots, n$$

é condição necessária para que $X^* = [x^*, x^*, \dots, x^*]^T$ seja equilíbrio homogêneo de (2.4). Da equação (2.7) segue que (2.6) é suficiente, e portanto temos que $X^* = [x^*, x^*, \dots, x^*]^T$ é equilíbrio homogêneo positivo de (2.4) se e somente se (2.6) é satisfeita.

- (ii) Unicidade. Para verificar que $X^* = [x^*, x^*, \dots, x^*]^T$ é o único ponto de equilíbrio homogêneo de (2.4), seja $P = (p, p, \dots, p)^T$, $p > 0$ um ponto candidato a equilíbrio homogêneo positivo de (2.4). Suponha que a condição (2.6) é satisfeita. Para que P seja ponto de equilíbrio de (2.4) é necessário que

$$p = f(p) + \phi(p) \left(\sum_{k=1}^n c_{kj} - 1 \right), \quad j = 1, 2, \dots, n \quad (2.8)$$

como, por hipótese, $\sum_{k=1}^n c_{kj} = 1$, $\forall j = 1, 2, \dots, n$, é necessário que $f(p) = p$. Como x^* é o único ponto fixo positivo de f , segue que $p = x^*$, e, portanto, $P = X^* = [x^*, x^*, \dots, x^*]^T$. Por outro lado se assumimos que $X^* = [x^*, x^*, \dots, x^*]^T$ é o único ponto de equilíbrio homogêneo positivo de (2.4), segue que do item (i) que (2.6) é satisfeita, caso contrário $X^* = [x^*, x^*, \dots, x^*]^T$ não seria ponto de equilíbrio.

□

Entretanto, a condição (2.6) não é necessária para que $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$ seja ponto de equilíbrio homogêneo de (2.5). Por exemplo, considere uma rede de três sítios e f dada por

$$f(x) = \begin{cases} -\frac{32}{5}x^4 + \frac{208}{15}x^3 - \frac{111}{10}x^2 + \frac{233}{60}x & 0 \leq x \leq 1; \\ \frac{1}{4} \exp\left(-\frac{139}{15}(x-1)\right) & 1 < x < \infty \end{cases} \quad (2.9)$$

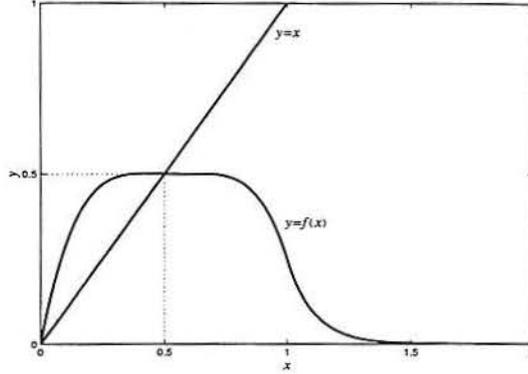


Figura 2.2: Gráfico de (2.9).

Como pode ser observado na Figura 2.2, f possui apenas um ponto de equilíbrio positivo $x^* = \frac{1}{2}$. Além disso, f é uma função suave, satisfazendo todas as hipóteses utilizadas na modelagem de (2.5). Agora considere uma função de migração tal que $\mu(x^*) = \mu(\frac{1}{2}) = \frac{1}{2}$. Se definirmos as proporções de migração c_{kj} por

$$\begin{aligned} c_{11} &= 0 & c_{21} &= \frac{1}{2} & c_{32} &= \frac{1}{2} \\ c_{12} &= 1 & c_{22} &= 0 & c_{31} &= \frac{1}{2} \\ c_{13} &= 0 & c_{23} &= \frac{1}{2} & c_{33} &= 0 \end{aligned}$$

temos $c_{kk} = 0$, $k = 1, 2, 3$ e

$$\begin{aligned} \sum_{j=1}^3 c_{1j} &= 1, & \sum_{j=1}^3 c_{2j} &= 1, & \sum_{j=1}^3 c_{3j} &= 1 \\ \sum_{k=1}^3 c_{k1} &= 1, & \sum_{k=1}^3 c_{k2} &= \frac{3}{2}, & \sum_{k=1}^3 c_{k3} &= \frac{1}{2} \end{aligned} \quad (2.10)$$

e portanto os coeficientes c_{kj} , $k, j = 1, 2, 3$ satisfazem todas as exigências estabelecidas na seção anterior. Calculando $\tilde{G}(X^*) = \tilde{G}([\frac{1}{2}, \frac{1}{2}, \frac{1}{2}]^T)$ obtemos

$$\begin{aligned} f(x^* + \phi(x^*)(\sum_{k=1}^n c_{k1} - 1)) &= f(x^*) = \frac{1}{2} = x^*, \\ f(x^* + \phi(x^*)(\sum_{k=1}^n c_{k2} - 1)) &= f(x^* + \frac{1}{2}\phi(x^*)) = f(\frac{5}{8}) = \frac{1}{2} = x^*, \\ f(x^* + \phi(x^*)(\sum_{k=1}^n c_{k3} - 1)) &= f(x^* - \frac{1}{2}\phi(x^*)) = f(\frac{3}{8}) = \frac{1}{2} = x^*. \end{aligned} \quad (2.11)$$

Logo X^* é ponto de equilíbrio homogêneo positivo de (2.5) sob as configurações acima. Além disso, $[\frac{1}{2}, \frac{1}{2}, \frac{1}{2}]^T$ é o único ponto de equilíbrio homogêneo deste sistema, pois

$$f(p + \phi(p) \left(\sum_{k=1}^n c_{k1} - 1 \right)) = f(p) = p \Leftrightarrow p = x^*.$$

Porém a condição (2.6) não é satisfeita, como indica (2.10). Assim podemos concluir que a condição (2.6) não é necessária para que $X^* = [x^*, x^*, \dots, x^*]^T$ seja ponto de equilíbrio homogêneo de (2.5). Entretanto, assim como ocorre para o sistema (2.4), a condição (2.6) é suficiente para garantir que $X^* = [x^*, x^*, \dots, x^*]^T$ seja o único equilíbrio homogêneo positivo de (2.5), como é demonstrado no teorema a seguir.

Teorema 2.2. *Se a condição (2.6) é satisfeita, então o sistema (2.5) possui apenas um equilíbrio homogêneo não trivial, dado por $X^* = (x^*, \dots, x^*)^T$, onde $x^* = f(x^*) > 0$.*

Demonstração. Considere a equação (2.5). Se a condição (2.6) é satisfeita, temos

$$f(x^* + \phi(x^*)) \left(\sum_{k=1}^n c_{kj} - 1 \right) = f(x^*) = x^*, \quad j = 1, 2, \dots, n \quad (2.12)$$

e portanto $X^* = (x^*, \dots, x^*)^T$ é equilíbrio homogêneo positivo de (2.5). Para verificar que $X^* = [x^*, x^*, \dots, x^*]^T$ é o único ponto de equilíbrio homogêneo de (2.5), seja $P = (p, p, \dots, p)^T$, $p > 0$ um ponto candidato a equilíbrio homogêneo positivo de (2.5). Suponha que a condição (2.6) é satisfeita. Para que P seja ponto de equilíbrio de (2.5) é necessário que

$$p = f(p + \phi(p)) \left(\sum_{k=1}^n c_{kj} - 1 \right), \quad j = 1, 2, \dots, n \quad (2.13)$$

como, por hipótese, $\sum_{k=1}^n c_{kj} = 1$, $\forall j = 1, 2, \dots, n$, é necessário que $f(p) = p$. Como x^* é o único ponto fixo positivo de f , segue que $p = x^*$ e, portanto, $P = X^* = [x^*, x^*, \dots, x^*]^T$. \square

Resumimos as informações dos teoremas 2.1 e 2.2 no seguinte corolário:

Corolário 2.1. *Se a condição (2.6) é satisfeita, então $X^* = [x^*, x^*, \dots, x^*]^T$, onde $f(x^*) = x^* > 0$, é o único ponto de equilíbrio homogêneo positivo para ambos os sistemas (2.4) e (2.5).*

Demonstração. Conseqüência imediata dos teoremas 2.1 e 2.2. \square

A análise da estabilidade de X^* dada pelo Teorema 2.1 será feita via linearização dos sistemas (2.4) e (2.5) em torno de X^* . Os jacobianos $DG(X^*)$ e $D\tilde{G}(X^*)$ são obtidos no lema a seguir, onde a função ϕ é definida por $\phi = x\mu(x)$.

Lema 2.1. *Suponha que as hipóteses do Corolário 2.1 são satisfeitas, e seja $X^* = (x^*, \dots, x^*)^T$. Então $DG(X^*) = D\tilde{G}(X^*) = [a_{ij}]_{n \times n}$, onde*

$$a_{ij} = \begin{cases} f'(x^*)(1 - \phi'(x^*)), & i = j \\ f'(x^*)c_{ji}\phi'(x^*), & i \neq j \end{cases}$$

Demonstração. Pela regra da Cadeia temos

$$DG(X) = DM(F(X)) \cdot DF(X) \text{ e } D\tilde{G}(X) = DF(M(X)) \cdot DM(X).$$

Note que $M(X^*) = X^* = F(X^*)$. Logo $DG(X^*) = DM(X^*) \cdot DF(X^*)$ e $D\tilde{G}(X^*) = DF(X^*) \cdot DM(X^*)$. Como $DF(X^*) = \text{diag}(f'(x^*), \dots, f'(x^*))_{n \times n}$, as matrizes $DF(X^*)$ e $DM(X^*)$ comutam. Assim $DG(X^*) = D\tilde{G}(X^*) = DF(X^*) \cdot DM(X^*) = f'(X^*)DM(X^*)$. Calculando $DM(X^*)$

diretamente pela definição, ou seja, utilizando

$$DM(X^*)_{ij} = \frac{\partial x_{t+1}^i}{x_t^j} \Big|_{x^j=x^*}$$

segue que

$$DM(X^*)_{ij} = \begin{cases} 1 - \phi'(x^*), & i = j \\ c_{ji}\phi'(x^*), & i \neq j \end{cases}$$

completando a demonstração. \square

Teorema 2.3. *Se a condição (2.6) é satisfeita, então, os dois sistemas dados pelas equações (2.4) e (2.5) são idênticos do ponto de vista da estabilidade do equilíbrio homogêneo positivo dado pelo Corolário 2.1. Em outras palavras, a ordem dos eventos dinâmica local e migração não afeta a estabilidade do estado homogêneo.*

Demonstração. Conseqüência imediata do Lema 2.1, já que a estabilidade do equilíbrio homogêneo depende apenas da magnitude dos autovalores da matriz jacobiana no equilíbrio. \square

O teorema seguinte estabelece alguns resultados importantes na direção do entendimento do papel do acoplamento na estabilidade do equilíbrio homogêneo. Deste ponto em diante, X^* refere-se ao ponto de equilíbrio homogêneo dado pelo Corolário 2.1.

Teorema 2.4. *Suponha que a condição (2.6) é satisfeita. Se $\phi'(x^*) \leq 1$, então o autovalor dominante de $DG(X^*)$ (ou de $D\tilde{G}(X^*)$) é $f'(x^*)$.*

Demonstração. Pelo Teorema 2.3 é suficiente considerar o sistema dado pela equação (2.4). Pelo Lema 1 temos que $DG(X^*) = f'(x^*)[b_{ij}]_{n \times n}$ onde $DM(X^*) = [b_{ij}]_{n \times n}$, com as entradas b_{ij} dadas por

$$b_{ij} = \begin{cases} 1 - \phi'(x^*), & i = j; \\ c_{ji}\phi'(x^*), & i \neq j. \end{cases}$$

Note que

$$\sum_{j=1}^n b_{ij} = 1 - \phi'(x^*) + \phi'(x^*) \sum_{i=1}^n c_{ji} \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Por hipótese, temos que $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$, portanto $\sum_{j=1}^n b_{ij} = 1$, $i = 1, 2, \dots, n$. Além disso, a hipótese $\phi'(x^*) \leq 1$ garante que $b_{ij} \geq 0 \quad \forall i, j = 1, 2, \dots, n$. Assim $DM(X^*)$ é uma matriz estocástica e portanto $\lambda = 1$ é o seu autovalor dominante. Logo $f'(x^*)$ é o autovalor dominante de $DG(x^*)$. \square

Em relação ao Teorema 2.4, pode-se observar que

- (1) A hipótese $\phi'(x^*) \leq 1$ não é necessária para que $\sum_{j=1}^n b_{ij} = 1$, $\forall i = 1, 2, \dots, n$. Portanto ela não é necessária para que $f'(x^*)$ seja autovalor de $DG(X^*)$. Assim,

de modo natural, $f'(x^*)$ (o autovalor do sistema desacoplado) sempre é autovalor do sistema global. Podemos, portanto, afirmar que o movimento migratório por si só não pode estabilizar uma rede de populações instáveis e independentes.

- (2) Um caso particular relevante e freqüentemente estudado [40, 24, 25, 46, 53, 52] é o de fração migratória constante. Neste caso $\phi(x) = \mu x$, logo $\phi'(x) = \mu \leq 1$ e conseqüentemente o Teorema 3 é válido.
- (3) Os resultados até aqui obtidos independem da dimensionalidade, ou seja é irrelevante a questão de dispormos os sítios como reticulados unidimensionais ou bidimensionais, além disto, no caso bidimensional é irrelevante se consideramos vizinhanças de Von Neumann, Moore ou outra similar. A única restrição é que a condição (2.6) seja satisfeita, caso contrário X^* não é ponto de equilíbrio homogêneo de (2.4).

2.4 A Instabilidade Causada pelo Movimento Migratório

Nesta seção mostraremos como a migração pode desestabilizar um sistema de subpopulações estáveis. Tendo em vista o Teorema 3, isto só poderá acontecer se $\phi'(x) > 1$. Com relação a esta perda da estabilidade via o aumento do valor do parâmetro $\phi'(x)$, a dimensão da rede e a geometria das vizinhanças são importantes. Vamos considerar o sistema (2.4) sob três casos distintos; uma rede unidimensional em anel e dois tipos de redes bidimensionais, e mostrar que em cada caso instabilidades geradas apenas pelo processo migratório podem ocorrer se a condição $\phi'(x) < 1$ não for satisfeita. Para todos os casos estaremos considerando vizinhanças simétricas ($c_{kj} = c_{jk}$), de modo que a condição (2.6) é satisfeita. Note que onde houver instabilidades geradas pela difusão para o sistema (2.4), haverá também para o sistema (2.5), dado que pelo Teorema 3, temos $DG(X^*) = D\tilde{G}(X^*)$.

Nesta seção, queremos analisar o que a dispersão por si só pode vir a causar sobre a estabilidade do estado homogêneo. Para isto devemos isolar os efeitos causados pelo movimento migratório. Assim devemos considerar n populações absolutamente idênticas. Mais precisamente, na ausência de migração, cada subpopulação seguiria uma dinâmica temporal dada pela equação (2.1). Mesmo considerando a mesma dinâmica local para todos os sítios, a condição de igualdade entre as subpopulações ainda não está garantida. Isto se deve ao fato de vizinhos mais próximos à fronteira podem ter menos vizinhos em certas direções. Por exemplo em uma rede unidimensional com $N = 1$, o primeiro sítio teria apenas 1 vizinho à direita e nenhum à esquerda. Para evitar tais assimetrias, impomos condições de fronteira periódicas, isto é, identificamos as extremidades. Deste modo uma rede unidimensional será interpretada como um anel cíclico e uma rede bidimensional será interpretada como uma superfície toroidal.

Redes 1D Enumeramos os sítios de 1 a n . Cada sítio k , $k = 1, 2, \dots, n$ tem como vizinhos os N mais próximos sítios à direita e os N mais próximos à esquerda. Desta forma definimos o conjunto dos vizinhos de k por

$$Viz(k) = \{(k+i-1) \bmod n + 1 : i = -N, \dots, N, i \neq 0\}, k = 1, 2, \dots, n \quad (2.14)$$

Este tipo de vizinhança também é chamado de vizinhança de ordem N do sítio k . Vamos denotar por $|Viz(k)|$ a cardinalidade deste conjunto. Para (2.14) temos $|Viz(k)| = 2N$. Para garantir a igualdade dos sítios, vamos supor que os emigrantes deixam um dado sítio com a mesma proporção para todos os vizinhos, ou seja, que c_{kj} é constante ($c_{kj} = \frac{1}{2N}$) para todo $k, j = 1, 2, \dots, n$. Assim, o sistema (2.4) toma a forma

$$x_{t+1}^k = (1 - \mu(f(x_t^k))f(x_t^k)) + \frac{1}{2N} \sum_{j \in Viz(k)} \mu(f(x_t^j))f(x_t^j) \quad k = 1, 2, \dots, n. \quad (2.15)$$

A matriz Jacobiana, dada pelo Lema 1, agora toma a forma de uma matriz $n \times n$ circulante

$$DG(X^*) = \begin{bmatrix} a & b & \dots & b & & & b & \dots & b \\ b & a & b & & \dots & & & \dots & \\ \vdots & \dots & \dots & \dots & \dots & & & & b \\ b & & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & & \\ \dots & & \\ b & & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & & b \\ \vdots & \dots & & & & & & & \vdots \\ b & \dots & b & & & & b & \dots & b \\ b & \dots & b & & & & b & \dots & b \end{bmatrix} \quad (2.16)$$

onde

$$a = f'(x^*)(1 - \phi'(x^*))$$

e

$$b = \frac{f'(x^*)\phi'(x^*)}{2N}.$$

Em cada linha, temos $2N$ elementos iguais a b : na primeira linha, temos $DG(X^*)_{11} = a$ e $DG(X^*)_{1j} = b$, $j = 2, \dots, N+1$. Os espaços em branco devem ser interpretados como zeros, e portanto temos $DG(X^*)_{1j} = 0$, $j = N+2, \dots, n-N$ e por fim mais uma seqüência de N entradas iguais a b , com $DG(X^*)_{1j} = b$, $j = n-N+1, \dots, n$.

Utilizando um resultado provado por Friedman em [8] (veja apêndice A), temos que os autovalores de $DG(X^*)$ são

$$\lambda_j = a + b \left(D_N \left[\frac{2\pi j}{n} \right] - 1 \right), \quad j = 0, \dots, n-1 \quad (2.17)$$

onde D_N é o núcleo de Dirichlet usual definido por

$$D_N[x] = \frac{\sin(x(N + \frac{1}{2}))}{x/2}.$$

Em termos dos parâmetros $f'(x^*)$ e $\phi'(x^*)$ os autovalores de $DG(X^*)$ são

$$\lambda_j = f'(x^*)[1 - \alpha_j(N, n)\phi'(x^*)], \quad j = 0, 1, \dots, n-1 \quad (2.18)$$

onde $\alpha_j(n, N)$ é dado por

$$\alpha_j(n, N) = 1 - \left(\frac{D_N[\frac{2\pi j}{n}] - 1}{2N} \right), \quad j = 0, \dots, n-1. \quad (2.19)$$

Redes 2D Enumeramos os n^2 sítios numerados por um par de índices (k, l) , $k = 1, 2, \dots, n$ e $l = 1, 2, \dots, n$, formando assim uma rede quadrada. Podemos ter agora vários tipos de vizinhanças simétricas. Examinaremos os esquemas mais comuns, as vizinhanças de *Von Neumann* e de *Moore* (veja Figura 1.1).

– Vizinhanças de Von Neumann: definimos os vizinhos do sítio (k, l) através de

$$Viz(k, l) = \{(k+i, l+j) : 0 < |i| + |j| \leq N; (i, j) \neq (0, 0)\}. \quad (2.20)$$

Neste caso $|Viz(k, l)| = 2N(N+1)$. Novamente nós utilizamos condições de contorno periódicas, identificando os lados opostos da rede, formando um toro. Além disso utilizamos proporções migratórias iguais. Sob essas hipótese, (2.4) torna-se

$$x_{t+1}^{ij} = (1 - \mu[f(x_t^{ij})])f(x_t^{ij}) + \frac{1}{2N(N+1)} \sum_{(k,l) \in Viz(i,j)} \mu[f(x_t^{kl})]f(x_t^{kl}) \quad (2.21)$$

para todo $i = 1, 2, \dots, n$ e $j = 1, 2, \dots, n$. A matriz Jacobiana no equilíbrio homogêneo X^* toma a forma de uma matriz circulante por blocos $n^2 \times n^2$ dada por

$$DG(X^*) = \begin{bmatrix} A & B_N & \cdots & B_2 & B_1 & & B_1 & B_2 & \cdots & B_N \\ B_N & A & B_N & \cdots & B_2 & B_1 & & B_1 & \cdots & B_{N-1} \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & & \ddots & \vdots \\ B_2 & & B_N & A & B_N & & B_2 & B_1 & & B_1 \\ B_1 & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & \\ & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & B_1 \\ B_1 & & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & B_2 \\ \vdots & \ddots & & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ B_{N-1} & \cdots & B_1 & & B_1 & B_2 & \cdots & B_N & A & B_N \\ B_N & \cdots & B_2 & B_1 & & B_1 & B_2 & \cdots & B_N & A \end{bmatrix} \quad (2.22)$$

onde A é uma matriz $n \times n$ da forma de (2.16) com $a = f'(x^*)[1 - \phi'(x^*)]$ e $b = \frac{f'(x^*)\phi'(x^*)}{2N(N+1)}$ e as matrizes B_k são matrizes circulares $n \times n$ da forma

$$B_k = \begin{bmatrix} b & b & \dots & b & & & b & \dots & b \\ b & b & & b & & & & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & & & & b \\ b & & & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & & \\ \vdots & & & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & & \\ b & & & & & & & & b \\ \vdots & & & & & & & & \vdots \\ \vdots & \ddots & & & & & & & b \\ b & \dots & b & & & & b & \dots & b & b \end{bmatrix} \quad (2.23)$$

onde há $2k - 1$ entradas iguais a b em cada linha: na primeira linha, temos $(B_k)_{1j} = b$, $j = 1, \dots, k$ seguidos de zeros nas entradas $(B_k)_{1j} = 0$, $j = k + 1, \dots, n - k + 1$ e finalmente temos mais $k - 1$ entradas iguais a b , $(B_k)_{ij} = b$, $j = n - k + 2, \dots, n$. Os n^2 autovalores de $DG(X^*)$ são dados por (veja apêndice A para detalhes)

$$\lambda_{ij} = f'(x^*)[1 - \alpha_{ij}\phi'(x^*)], \quad i, j = 0, 1, 2, \dots, n - 1 \quad (2.24)$$

onde

$$\begin{aligned} \alpha_{ij} = 1 - \frac{1}{N(N+1)} & \left(D_0\left[\frac{2\pi i}{n}\right] \cos \frac{2N\pi j}{n} + \dots \right. \\ & \left. + D_{N-1}\left[\frac{2\pi i}{n}\right] \cos \frac{2\pi j}{n} + \frac{D_N\left[\frac{2\pi i}{n}\right] - 1}{2} \right) \quad (2.25) \\ & i, j = 0, 1, \dots, n - 1. \end{aligned}$$

– Vizinhanças de Moore: os vizinhos de ordem N do sítio (k, l) forma o conjunto

$$Viz(k, l) = \{(k + i, l + j) : -N \leq i, j \leq N; (i, j) \neq (0, 0)\}. \quad (2.26)$$

Conseqüentemente temos $|Viz(k, l)| = 4N(N + 1)$. Veja Figura 1.1 para uma ilustração. Como já ressaltado anteriormente, estamos utilizando condições de contorno periódicas, identificando os lados opostos da rede, formando um toro. Adaptando as mesmas hipóteses, temos que a dinâmica da metapopulação é dada por uma equação similar a (2.21). Para as vizinhanças de Moore, temos

$$x_{t+1}^{ij} = (1 - \mu[f(x_t^{ij})])f(x_t^{ij}) + \frac{1}{4N(N+1)} \sum_{kl \in Viz(i,j)} \mu[f(x_t^{kl})]f(x_t^{kl}) \quad (2.27)$$

ou seja, (2.27) diferencia-se de (2.25) apenas pela substituição de $2N(N+1)$ por $4N(N+1)$ e porque em (2.27) $Viz(k, l)$ é dada por (2.26) ao invés de (2.20). A matriz jacobiana em X^* possui uma estrutura circulante por blocos similar a da matriz (2.22), sendo dada por

$$DG(X^*) = \begin{bmatrix} A & B_N & \cdots & B_N & B_N & & B_N & B_N & \cdots & B_N \\ B_N & A & B_N & \cdots & B_N & B_N & & B_N & \cdots & B_N \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & & \ddots & \vdots \\ B_N & & B_N & A & B_N & & B_N & B_N & & B_N \\ B_N & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & \\ & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & B_N \\ B_N & & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & B_N \\ \vdots & \ddots & & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ B_N & \cdots & B_N & & B_N & B_N & \cdots & B_N & A & B_N \\ B_N & \cdots & B_N & B_N & & B_N & B_N & \cdots & B_N & A \end{bmatrix} \quad (2.28)$$

onde A é uma matriz $n \times n$ da forma de (2.16) e B_N é uma matriz da forma dada em (2.23) com $a = f'(x^*)(1 - \phi'(x^*))$ e $b = \frac{f'(x^*)\phi'(x^*)}{4N(N+1)}$. Os autovalores de $DG(X^*)$ são (veja apêndice A)

$$\lambda_{ij} = f'(x^*)[1 - \alpha_{ij}\phi'(x^*)], \quad i, j = 0, 1, 2, \dots, n-1 \quad (2.29)$$

onde

$$\alpha_{ij} = \frac{D_N[\frac{2\pi i}{n}]D_N[\frac{2\pi j}{n}] - 1}{4N(N+1)}. \quad (2.30)$$

Comparando os três modelos, pode-se observar que as expressões para os autovalores ((2.18),(2.24) e (2.29)) são muito semelhantes. Como $|D_N[x]| \leq 2N+1$ temos que os coeficientes $\alpha_j(N, n)$ em (2.19) satisfazem $0 \leq \alpha_j(N, n) \leq 2$ para todo $j = 0, 1, \dots, n-1$. Pela mesma razão, temos que os coeficientes $\alpha_{ij}(N, n)$ em (2.25) e (2.30) satisfazem $0 \leq \alpha_{ij}(N, n) \leq 2$ para todo $i, j = 0, 1, \dots, n-1$. Note que $\alpha_0 = 0$ e $\alpha_{00} = 0$, o que significa que $\lambda_0 = f'(x^*)$ e $\lambda_{00} = f'(x^*)$, o que reafirma o fato que o autovalor do modelo desacoplado é sempre um autovalor do modelo acoplado.

Para os três modelos, temos uma coleção finita de coeficientes α_i . Deste ponto em diante, α_i , com $i \in I$ será usado tanto para (2.25) como para (2.30) ou ainda em lugar de α_j em (2.19). I deve ser interpretado como uma coleção de índices: para (2.19) temos $I = \{0, \dots, n-1\}$ e $I = \{(k, j) : k, j = 0, \dots, n-1\}$ para (2.25) e (2.30). Isto porque os argumentos a seguir são válidos para os sistemas (2.15), (2.21) e (2.27), e não convém uma notação distinta para cada um destes.

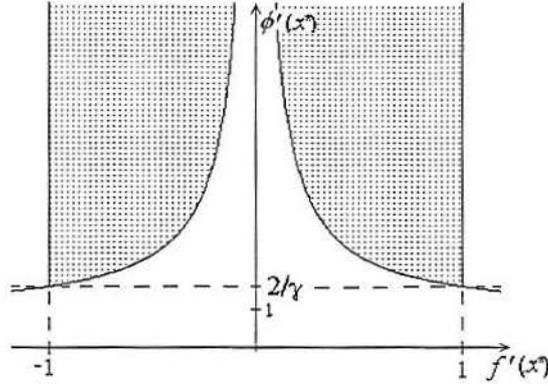


Figura 2.3: Região de estabilidade do ponto de equilíbrio homogêneo para os modelos (2.15), (2.21) e (2.27). A região sombreada é a região de instabilidade gerada pela dispersão.

Vamos assumir que $\phi'(x^*) > 1$. Seja $\gamma(N, n) = \max_{i \in I} \alpha_i(N, n)$. Claramente $0 \leq \gamma(N, n) \leq 2$. Omitindo a dependência explícita sobre N e n podemos escrever

$$\max_{i \in I} |1 - \alpha_i \phi'(x^*)| = \begin{cases} 1, & \text{se } \phi'(x^*) \leq \frac{2}{\gamma}; \\ \gamma \phi'(x^*) - 1, & \text{se } \phi'(x^*) > \frac{2}{\gamma}. \end{cases} \quad (2.31)$$

Portanto, o autovalor dominante λ em (2.18), (2.24) e (2.29) satisfaz $|\lambda| \leq 1$ se e somente se

$$\begin{aligned} |f'(x^*)| < 1, & \quad \text{se } \phi'(x^*) \leq \frac{2}{\gamma}; \\ |f'(x^*)(\gamma \phi'(x^*) - 1)| < 1, & \quad \text{se } \phi'(x^*) > \frac{2}{\gamma}. \end{aligned} \quad (2.32)$$

O critério de estabilidade dado acima pode ser reescrito como

$$|f'(x^*)| < 1 \text{ e } \phi'(x^*) < \frac{1}{\gamma(N, n)} \left(1 + \frac{1}{|f'(x^*)|} \right). \quad (2.33)$$

A Figura 2.3 mostra a região de estabilidade dada por (2.33) em termos de $f'(x^*)$ e $\phi'(x^*)$, e também a região de instabilidade causada pela dispersão, que é dada por

$$|f'(x^*)| < 1 \text{ e } \phi'(x^*) > \frac{1}{\gamma(N, n)} \left(1 + \frac{1}{|f'(x^*)|} \right). \quad (2.34)$$

Além disto, através da Figura 2.3 pode-se observar que a condição $\phi'(x^*) > \frac{2}{\gamma}$ deve ser satisfeita para que o estado homogêneo perca sua estabilidade. Este limite inferior será, na maioria dos casos, maior que um, dependendo do número de sítios n , do raio de vizinhança N e também do tipo de vizinhança. Portanto, a condição $\phi'(x^*) > 1$ pode não ser suficiente para que o efeito migratório gere instabilidades. Para garantir este fenômeno, é necessário que $\phi'(x^*)$ seja suficientemente grande em comparação a $f'(x^*)$, satisfazendo a equação (2.34).

Por outro lado, a condição para a estabilidade do equilíbrio homogêneo apresentada na seção anterior não pode ser melhorada sem algum conhecimento sobre a topologia da rede. Ou seja, a condição $\phi'(x^*) \leq 1$ é a melhor que podemos obter sem considerar a estrutura da rede, determinada pelos coeficientes c_{ij} . Podemos facilmente construir exemplos onde $\phi'(x^*) > 1$ permite

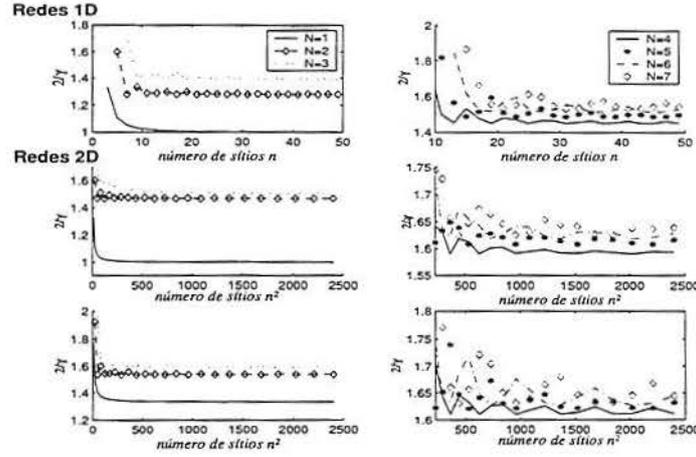


Figura 2.4: O valor limite $2/\gamma$ para valores ímpares de n e diferentes valores de N , para redes unidimensionais ((a),(b)), redes bidimensionais com vizinhanças de Von Neumann ((c),(d)) e Moore ((e),(f)).

(sobre uma escolha apropriada para $f'(x^*)$) que instabilidades ocorram ainda que $|f'(x^*)| < 1$. Por exemplo, considere a rede unidimensional com um número par de sítios, onde haja interação somente entre os dois sítios mais próximos, ou seja, com $N = 1$. Neste caso, (2.19) torna-se

$$\alpha_j = 1 - \cos \frac{2\pi j}{n} \quad j = 0, 1, \dots, n-1$$

e temos $\gamma = \max_{j=0, \dots, n-1} \alpha_j = \alpha_{n/2} = 2$. Portanto, o limite inferior $\frac{2}{\gamma}$ é igual a um.

A influência do tamanho da rede, n , e do raio de vizinhança, N , também foram examinadas. Os resultados estão ilustrados na Figura 2.4. Pode-se observar que à medida n cresce, o número de sítios passa a ter pouca influência sobre o valor limite $\frac{2}{\gamma}$. Por outro lado, o raio de vizinhança N aparece como uma fator importante. Grandes valores de N implicam em maior interação entre os sítios, aumentando a força da migração como um mecanismo a favor da estabilidade do estado homogêneo. Para o caso unidimensional com $N < 4$, como pode-se observar na Figura 3(a), um aumento em N gera um aumento no valor limite $\frac{2}{\gamma(N,n)}$, aumentando a região de estabilidade (veja Figura 2.3). O mesmo ocorre para as redes bidimensionais com $N < 3$, como mostra a Figura 2.4(c) para vizinhanças de Von Neumann e a Figura 2.4(e) para as vizinhanças do tipo Moore. Entretanto, para $N \geq 4$ um aumento em N pode, eventualmente, causar um decréscimo no valor $\frac{2}{\gamma(N,n)}$ (Figura 2.4((b),(d),(f)) e também desestabilizar o sistema.

2.5 Um exemplo

Nesta seção construímos um exemplo concreto mostrando quão facilmente o efeito migratório pode vir a gerar instabilidades. Para o modelo desacoplado (de um único *patch*),

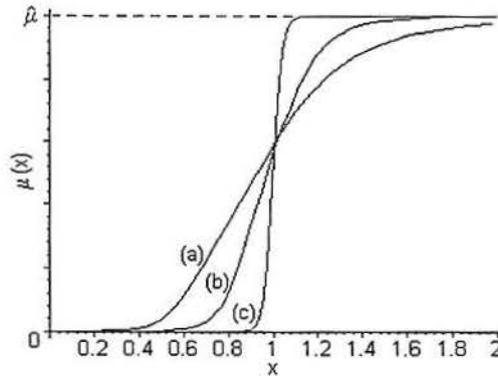


Figura 2.5: Função migratória (2.36) para diferentes valores de k . (a) $k=5$ (b) $k=10$ (c) $k=50$.

considere o modelo logístico exponencial [34]

$$x_{t+1} = x_t \exp[r(1 - x_t)], \quad r > 0. \quad (2.35)$$

Neste caso a função f , responsável pela dinâmica local é dada por $f(x) = xe^{r(1-x)}$. Pode-se verificar facilmente que o único equilíbrio positivo de f é $x^* = 1$, e que $f'(x^*) = f'(1) = 1 - r$. Logo o sistema desacoplado é estável se $0 < r < 2$. Vamos considerar uma fração migratória dependente da densidade do tipo

$$\mu(x) = \frac{\hat{\mu}x^k}{A + x^k}, \quad (2.36)$$

onde o parâmetro $\hat{\mu}$ é a fração migratória máxima, k é o parâmetro que regula a forma de μ (veja Figura 2.4) e $A^{1/k}$ é a densidade populacional que força a fração migratória a ser metade de seu valor máximo. Para reduzir o número de parâmetros, vamos fixar $A = \frac{k-1}{k+1}$. Pode-se checar que isto implica que o ponto fixo do sistema de 1 sítio $x^* = 1$ coincide com o ponto de inflexão de $\mu(x)$. Cálculos simples fornecem

$$\phi'(x^*) = \frac{\hat{\mu}k}{(1 + \frac{k-1}{k+1})^2}. \quad (2.37)$$

Note que para k suficientemente grande temos

$$\phi'(x^*) \approx \frac{\hat{\mu}k}{4}.$$

Agora suponha que o equilíbrio $x^* = 1$ do sistema de um sítio é estável, ou seja, que $0 < r < 2$. Da expressão para $\phi'(x^*)$ (2.37) podemos ver que o equilíbrio pode ser destabilizado se aumentarmos o produto $\hat{\mu}k$ (veja Figura 2.3). O parâmetro $\hat{\mu}$ não possui uma grande influência sobre $\hat{\mu}k$ pela limitação $0 < \hat{\mu} < 1$. Entretanto o parâmetro k pode assumir qualquer valor positivo e podemos facilmente desestabilizar o equilíbrio homogêneo positivo $(1, 1, \dots, 1)^T$. No limite, quando $k \rightarrow \infty$, a fração migratória μ toma a forma

$$\mu(x) = \begin{cases} 0, & x \leq x^* \\ \hat{\mu}, & x > x^*. \end{cases} \quad (2.38)$$

Isto significa que para uma densidade populacional abaixo do equilíbrio local $x^* = 1$ não há movimento migratório e acima deste valor passa a ocorrer uma migração passiva com taxa $\hat{\mu}$. Além disto, neste caso nesse caso teríamos $\phi'(x^*) = +\infty$ o que levaria o sistema a instabilidade.

Nós simulamos o sistema unidimensional em um anel com n sítios em busca de padrões produzidos pela instabilidade induzida pelo movimento migratório dependente da densidade. As figuras 2.6 e 2.7¹ mostram gráficos espaço-amplitude e espaço-tempo para o mapa exponencial logístico acoplado em um anel com 50 sítios. Nos gráficos espaço-amplitude os sítios (ordenados de 1 a 50) estão ao longo do eixo horizontal enquanto os valores x_t^k são plotados para valores consecutivos de t após o descarte de alguns transientes. Em todas as simulações realizadas, uma estrutura “zig-zag” apareceu como uma regra, veja Figura 2.6(a) e 2.6(c). Os gráficos espaço-tempo esclarecem a diferença entre estes dois padrões de heterogeneidade. Nos gráficos espaço-tempo, os sítios estão ao longo do eixo vertical enquanto o tempo está ao longo do eixo horizontal. A evolução do sistema acontece, transientes são descartados e a célula (t, k) é pintada de preto se a densidade local x_t^k está acima do equilíbrio local x^* ou de branco se $x_t^k < x^*$. Comparando as figuras 2.6(b) e 2.6(d) pode-se observar a diferença entre os dois padrões mostrados em 2.6(a) e 2.6(c). Se $1 < r < 2$ (Figura 2.6(d)) um padrão “listrado” surge. A densidade em cada sítio está sempre acima ou sempre abaixo do equilíbrio local, mas os vizinhos mais próximos alternam entre uma densidade alta e uma densidade baixa. Se $0 < r < 1$, um padrão “xadrez” aparece. Neste caso, densidades altas e baixas alternam em espaço e tempo. É interessante observar que $0 < r < 1$ corresponde ao equilíbrio estável com aproximação monotônica e $1 < r < 2$ leva o modelo de um sítio ao ponto de equilíbrio via aproximação oscilatória. Se a força do acoplamento (a taxa migratória máxima, $\hat{\mu}$ e o parâmetro k) cresce, padrões mais complexos emergem (veja figura 2.7).

2.6 Conclusões

Neste capítulo, analisamos a influência da migração em uma metapopulação de uma única espécie, sem estrutura etária, modelada como um sistema discreto no tempo e no espaço. Mostramos que, sob certas configurações, um mecanismo de migração dependente da densidade pode levar a uma dinâmica espacial heterogênea, fornecendo uma versão completa para os resultados obtidos em [40, 45, 22, 49, 47]. Instabilidades induzidas somente pela dispersão podem ocorrer nestes sistemas. Assumindo que a fração migratória é uma função crescente, dependente sobre o número de indivíduos do *patch*, mostramos que a dispersão pode prevenir um estado homogêneo se a taxa de aumento no número de emigrantes em cada sítio no equilíbrio homogêneo ($\phi'(x^*)$) é maior que um. Jang e Mitra em [22] obtiveram o mesmo resultado assumindo que não há grupos

¹As simulações foram feitas através de um programa em Visual Basic 5.0 desenvolvido especialmente para este fim.

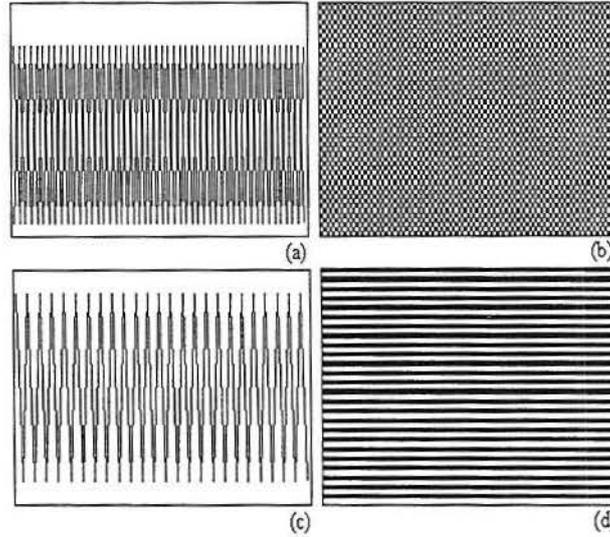


Figura 2.6: Gráficos espaço-amplitude e espaço-tempo para o mapa logístico acoplado com $n = 50$, $N = 1$ e uma função migratória dependente da densidade como a mostrada na Figura 4 com $\hat{\mu} = 0.4$ e $k = 10$. Em todos os gráficos, 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 1000 transientes. A configuração inicial é a mesma para todas as simulações. Gráficos espaço-amplitude (a) e espaço-tempo (b) para $r = 0.1$. Gráficos espaço-amplitude (c) e espaço-tempo (d) para $r = 1.9$

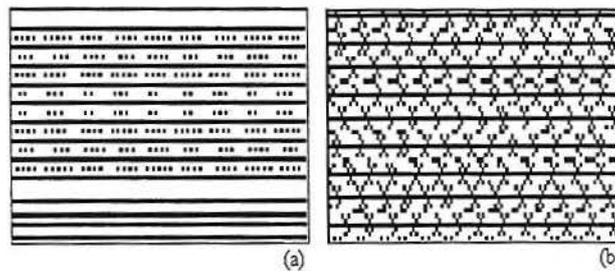


Figura 2.7: Gráficos espaço-tempo para o mapa logístico acoplado com $n = 50$, $N = 1$, $r = 1.05$ e um forte acoplamento dependente da densidade com $k = 50$ e (a) $\hat{\mu} = 0.9$ e (b) $\hat{\mu} = 1.0$, com configurações iniciais aleatórias. Em ambos os gráficos, 100 passos de tempo são plotados após 5000 transientes.

isolados de *patches* formando uma “submetapopulação” dentro da rede inteira (ou seja, assumindo que $DM(X^*)$ é irredutível). Nós chegamos às mesmas conclusões sem tal restrição, e mostramos que o resultado não pode ser melhorado sem um conhecimento maior sobre a estrutura formada pelas vias de migração. Além disso, Jang e Mitra em [22] consideraram somente o caso dinâmica local seguida de migração, ou seja, levaram em conta somente o sistema (2.4), e aqui estendemos os resultados obtidos em [22] para o sistema (2.5), que é o caso de migração seguida da dinâmica local.

Considerando possíveis configurações para a rede, clássicas na literatura, como o caso do anel cíclico para redes unidimensionais e o caso das vizinhanças de Moore e Von Neumann para redes bidimensionais, foi possível determinar a região de estabilidade do estado homogêneo em termos da taxa de aumento do número de emigrantes de cada sítio no equilíbrio local, $\phi'(x^*)$, e da taxa de variação da função de dinâmica local no equilíbrio local, $f'(x^*)$. A região de estabilidade também é influenciada pelo tamanho da rede, n , e pelo raio de migração, N . Analisando o efeito destes parâmetros, encontramos que um aumento no número de sítios pode aumentar a região de instabilidade do sistema (Figura 2.4). Por outro lado, se o raio de vizinhança é pequeno ($N < 4$), um aumento em N reduz esta região. Se o raio de vizinhança é maior, um aumento em N pode vir, eventualmente, a desestabilizar o sistema, principalmente se o número de patches for pequeno se comparado ao raio da vizinhança.

Nas simulações com um anel de n sítios, com dinâmica local dada pelo modelo logístico exponencial, encontramos padrões globais causados pelo movimento migratório dependente da densidade diferentes. Para um grau de acoplamento não muito grande, identificamos dois padrões diferentes, que dependem da taxa local de crescimento r . Quando $1 < r < 2$, um padrão “listrado” emerge, isto é, cada sítio permanece com uma densidade alta (ou baixa) enquanto seus vizinhos possuem densidade baixa (ou alta). Isto também foi observado por Ruxton [45] ao usar uma função diferente para a fração migratória dependente da densidade. Quando $0 < r < 1$, todos os sítios alternam (no tempo e no espaço) entre densidades altas e baixas, formando um padrão “xadrez”. Quando o grau de acoplamento é muito alto, com a função migratória próxima a um esquema “bang-bang” (tal que a imensa maioria indivíduos é obrigada a migrar para os sítios vizinhos quando a densidade ultrapassa o ponto de equilíbrio local) padrões um tanto complexos aparecem. Padrões caóticos como os encontrados por Kaneko [26] não foram encontrados, pois o intervalo do parâmetro r para o modelo local não apresenta dinâmica caótica.

3 A ESTABILIDADE DO ESTADO HOMOGÊNEO EM METAPOPLAÇÕES COM ESTRUTURA ETÁRIA

3.1 Introdução

No capítulo 1 podemos observar o quanto os efeitos da migração dependente da densidade podem ser importantes, devendo ser considerados na construção de um modelo matemático que descreva a evolução de uma espécie distribuída em fragmentos onde ocorra migração (ou dispersão). Assim como a estrutura espacial, a estrutura etária de uma população é importante, principalmente quando estamos interessados na evolução de uma população sobre um período comparável ao tempo de vida dos indivíduos[50]. Em muitas espécies naturais, estrutura etária, dependência da densidade e migração ou dispersão são todos fatores importantes. Além disso, muitas vezes o movimento migratório e a dependência da densidade estão fortemente relacionados com a idade dos indivíduos. Porém, a estrutura etária é, a exceção de raros trabalhos, ignorada em modelos de metapopulação.

O primeiro passo na construção de modelos que incorporam estrutura etária e espacial foi dado por Hastings [20], que propôs um modelo para uma população com duas classes etárias e analisou os efeitos do movimento migratório com taxas de migração específicas para cada classe em uma rede de 2 *patches*. Mesmo considerando um modelo simples, Hastings observou que a migração dependente somente da idade afeta em grande parte a dinâmica da metapopulação, apresentando instabilidades e até mesmo caos em intervalos de parâmetros onde tal comportamento não ocorreria no sistema desacoplado.

Neste capítulo estendemos o modelo sugerido por Hastings para uma população estruturada em N classes etárias, distribuída em uma rede de n sítios. Nosso objetivo principal é analisar os efeitos da migração dependente da idade dos indivíduos em uma metapopulação com estrutura etária. Porém, devemos familiarizar-nos com os modelos de estrutura etária desacoplados. Na próxima seção, introduzimos o modelo local utilizado, o que nos servirá de base para analisar os efeitos causados somente pela dispersão.

3.2 Modelo Local

Vamos primeiramente desenvolver um modelo para uma população fechada para migração, onde somente as fêmeas são consideradas. Certamente supomos que machos estão presentes para que se torne possível a reprodução, mas consideramos que estes não são essenciais para a persistência da espécie [3, 7, 36]. Por simplicidade, vamos escolher intervalos de idade e tempo iguais,

com $t, t = 1, 2, 3, \dots$ indicando tempo e $i, i = 1, 2, 3, \dots, N$ indicando a classe etária. Assim x_t^i denota o número de indivíduos na classe etária i no tempo t .

O modelo considera dois processos: reprodução e sobrevivência. A sobrevivência implica na passagem do indivíduo para a classe etária imediatamente superior. Para caracterizar este processo, vamos denotar por p_i a taxa de sobrevivência dos indivíduos da classe $i, i = 1, 2, \dots, N$. Em outras palavras, p_i é a probabilidade de uma fêmea da classe etária i passar à classe $i + 1$. Em populações naturais esta taxa de sobrevivência pode depender de vários fatores, mas aqui vamos considerá-las constantes. Claramente $0 < p_i \leq 1, i = 1, \dots, N - 1$. Assim temos

$$x_{t+1}^{i+1} = p_i x_t^i; \quad i = 1, \dots, N - 1. \quad (3.1)$$

Agora vamos considerar o processo de reprodução. Vamos representar por f_i a taxa de fertilidade dos indivíduos na classe i , ou seja, f_i é o número de filhas geradas por cada fêmea da classe etária $i, i = 1, \dots, N$. Note que alguns coeficientes f_i podem ser nulos, por exemplo, as fêmeas podem alcançar a idade reprodutiva somente em uma determinada faixa etária $a_1 > 1$ e teríamos $f_i = 0, i = 1, \dots, a_1$, assim como as fêmeas podem tornar-se inaptas à reprodução após certa idade $a_2 < N$, neste caso $f_i = 0, i = a_2, \dots, N$. Vamos prosseguir sem o uso de nenhuma restrição extra, permitindo a aplicabilidade do modelo aos exemplos citados. Assim, o número de indivíduos na classe etária 1 no tempo $t + 1$ pode ser escrito por

$$x_{t+1}^1 = \sum_{i=1}^N f_i x_t^i. \quad (3.2)$$

O sistema de equações (3.1) e (3.2) pode ser escrito em forma matricial

$$\mathbf{x}_{t+1} = L\mathbf{x}_t, \quad (3.3)$$

onde $\mathbf{x} = (x^1, \dots, x^N)^T$ e L é uma matriz $N \times N$ dada por

$$L = \begin{bmatrix} f_1 & f_2 & \cdots & f_{N-1} & f_N \\ p_1 & & & & \\ & p_2 & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & p_{N-1} & \end{bmatrix}. \quad (3.4)$$

Na matriz acima, os espaços em branco devem ser interpretados como zeros: L só possui entradas não nulas na primeira linha e na diagonal inferior. Esta matriz é comumente chamada de *Matriz de Leslie* [3].

Alguns parâmetros importantes para o sistema (3.3) devem ser definidos. Definimos l_i como a probabilidade de um indivíduo nascido alcançar a classe etária i ,

$$l_i = \prod_{j=1}^{i-1} p_j \quad i = 2, \dots, N.$$

Note que $l_1 = 1$, pois l_1 representa a probabilidade de um indivíduo nascido alcançar a classe etária 1. Assim, o *número reprodutivo básico* da população é dado por

$$R_0 = \sum_{i=1}^N f_i l_i.$$

Como será visto a seguir, o número reprodutivo básico R_0 é um fator importante que regula a dinâmica do sistema dado por (3.3). O número reprodutivo básico representa o valor atual para a contribuição futura dos recém-nascidos para com a persistência da espécie, ou seja, é uma estimativa do número de filhos que um recém-nascido terá durante toda sua vida. A partir dos parâmetros l_i , $i = 1 \dots, N$ e R_0 , podemos obter a distribuição etária da fertilidade, definindo

$$m_i = \frac{l_i f_i}{R_0}, \quad i = 1, \dots, N.$$

Claramente temos que

$$\sum_{i=1}^N m_i = 1,$$

visto que m_i representa o percentual de contribuição da classe etária i para a estimativa R_0 .

Além destas N classes, vamos considerar a existência de uma classe inferior w , onde se encontram os recém gerados. Dependendo da espécie em questão, esta classe pode ser vista como a classe dos ovos ou das larvas. Esta separação é feita porque o crescimento durante este período inicial é diferenciado, portanto a escala de tempo deste período não pode ser igual a de qualquer outra classe etária. O número de indivíduos nesta nova classe é dado por

$$w_t = \sum_{i=1}^N f_i x_t^i.$$

Adicionando a hipótese de competição entre os indivíduos neste estágio, ou seja, supondo que a taxa de sobrevivência neste período é dependente da densidade, representada por uma certa função g , temos que

$$x_t^1 = g(w_t) w_t = g(w_t) \sum_{i=1}^N f_i x_t^i,$$

ou seja, a competição no estágio inferior reduziu o número de indivíduos na classe 1 de w_t para $g(w_t)w_t$. Este processo é chamado de *recrutamento*, sendo caracterizado através da função g , que deve satisfazer as seguintes propriedades:

$$(1) \quad g(0) = 1$$

$$(2) \quad \lim_{x \rightarrow \infty} g(x) = 0$$

$$(3) \quad g'(x) < 0$$

$$(4) \quad \left(-\frac{xg'(x)}{g(x)} \right)' > 0$$

O item 1 da lista acima é obviamente necessário. Os itens 2 e 3 significam que no caso de alta densidade, reduzem-se as chances de sobrevivência. Já o item 4 é uma restrição técnica a ser utilizada a seguir e que não traz grandes restrições ao modelo. Vários exemplos se enquadram nas restrições acima, como o recrutamento de Ricker[39],

$$g(x) = e^{-\alpha x}, \quad \alpha > 0;$$

de Beverton-Holt[2],

$$g(x) = \frac{1}{1 + \alpha x}, \quad \alpha > 0;$$

e de Hassell[16],

$$g(x) = \frac{1}{(1 + \alpha x)^\beta}, \quad \alpha, \beta > 0.$$

Assim, o sistema dado pelas equações (3.1) e (3.2) torna-se

$$\begin{aligned} x_{t+1}^1 &= g(w_t) \sum_{i=1}^N f_i x_t^i \\ x_{t+1}^{i+1} &= p_i x_t^i; \quad i = 2, \dots, N-1 \\ w_t &= \sum_{i=1}^N f_i x_t^i \end{aligned} \quad (3.5)$$

onde w_t denota o número de indivíduos no estágio inicial no tempo t .

3.2.1 Pontos de equilíbrio

Vamos agora analisar a existência de possíveis pontos de equilíbrio do sistema dado por (3.5). Um ponto de equilíbrio $\mathbf{x}^* = (x^{1*}, x^{2*}, \dots, x^{N*})^T$ deve satisfazer

$$\begin{aligned} x^{1*} &= g(w^*) w^* \\ x^{2*} &= p_1 x^{1*} = l_2 x^{1*} \\ x^{3*} &= p_2 x^{2*} = p_2 p_1 x^{1*} = l_3 x^{1*} \\ &\vdots \\ x^{N*} &= p_{N-1} x^{N-1*} = \dots = l_N x^{1*} \end{aligned} \quad (3.6)$$

onde

$$\begin{aligned} w^* &= \sum_{i=1}^N f_i x^{i*} \\ &= \sum_{i=1}^N f_i l_i x^{1*} \\ &= w^* g(w^*) \sum_{i=1}^N f_i l_i \\ &= w^* g(w^*) R_0. \end{aligned} \quad (3.7)$$

A equação (3.7) implica que o sistema (3.5) possui dois pontos de equilíbrio: o ponto de equilíbrio trivial, onde $w^* = 0$ e portanto $\mathbf{x}^* = (0, 0, \dots, 0)^T$, e um ponto de equilíbrio não trivial, que satisfaz

$$g(w^*) = \frac{1}{R_0} \quad (3.8)$$

Como $g(x) \leq 1$ temos que ter $R_0 \geq 1$ para que a equação (3.8) possa ser satisfeita. Se $R_0 = 1$ temos $g(w^*) = 1 \Rightarrow w^* = 0$. Portanto a condição para a existência de um equilíbrio homogêneo não trivial é

$$R_0 > 1. \quad (3.9)$$

Estas informações estão resumidas na proposição que segue.

Proposição 1. *Considere o sistema dado por (3.5). Tem-se*

(i) *Se $R_0 \leq 1$ então o sistema (3.5) possui apenas o ponto de equilíbrio trivial.*

(ii) *Se $R_0 > 1$ então o sistema (3.5) possui dois pontos de equilíbrio:*

- *Trivial: $\mathbf{x}^* = (0, 0, \dots, 0)^T$.*

- *Não-trivial: $\mathbf{x}^* = w^*g(w^*)(l_0, l_1, \dots, l_{N-1})^T$, onde $g(w^*) = \frac{1}{R_0}$.*

3.2.2 A estabilidade dos pontos de equilíbrio

A matriz jacobiana de (3.5) é dada por

$$J(\mathbf{x}) = \begin{bmatrix} f_1 h'(w) & f_2 h'(w) & \cdots & f_{N-1} h'(w) & f_N h'(w) \\ p_1 & & & & \\ & p_2 & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & p_{N-1} & \end{bmatrix}, \quad (3.10)$$

onde $h(x) = xg(x)$. Vamos agora estudar a estabilidade de cada ponto de equilíbrio de (3.5).

Caso I - O Ponto de Equilíbrio Trivial $\mathbf{x}^ = (0, 0, \dots, 0)^T$*

Neste caso, a matriz jacobiana é igual a matriz de Leslie (3.4). Os autovalores de $L = J(\mathbf{x}^*)$ satisfazem

$$L\mathbf{v} = \lambda\mathbf{v}, \quad (3.11)$$

onde $\mathbf{v} = (v_1, v_2, \dots, v_N)^T$ é o autovetor associado com o autovalor λ de $L = J(\mathbf{x}^*)$. Da equação (3.11) obtemos a seguinte equação característica para os autovalores não-nulos de L

$$\sum_{k=1}^N \frac{l_k f_k}{\lambda^k} = 1. \quad (3.12)$$

As condições para que o ponto de equilíbrio trivial seja assintoticamente estável são dadas no teorema a seguir.

Teorema 3.1. *O ponto de equilíbrio trivial $\mathbf{x}^* = (0, 0, \dots, 0)^T$ é assintoticamente estável se e somente se $R_0 < 1$.*

Demonstração. Considere a função auxiliar

$$f(\lambda) = \sum_{k=1}^N \frac{l_k f_k}{\lambda^k}, \quad 0 < \lambda < \infty. \quad (3.13)$$

Pode-se facilmente verificar que f é uma função contínua, monótona decrescente em $[0, \infty)$ com $\lim_{\lambda \rightarrow 0} f(\lambda) = \infty$ e $\lim_{\lambda \rightarrow \infty} f(\lambda) = 0$. Portanto existe um λ_1 real e positivo tal que $f(\lambda_1) = 1$. Como λ_1 é autovalor de $J(\mathbf{x}^*)$, o sistema é estável somente se $\lambda_1 < 1$. Se esta condição é satisfeita, dado que $f(1) = R_0$ e que f é decrescente, temos

$$1 = f(\lambda_1) > f(1) = R_0.$$

Por outro lado, suponha que $R_0 < 1$. Representando por $e^{\alpha+i\beta}$ qualquer autovalor de L , onde $\beta > 0$, temos

$$\left| \sum_{k=1}^N l_k f_k e^{-k\alpha-i\beta} \right| = 1.$$

Mas

$$\left| \sum_{k=1}^N l_k f_k e^{-k\alpha-i\beta} \right| \leq \left| \sum_{k=1}^N l_k f_k e^{-k\alpha} \right|.$$

Logo

$$\left| \sum_{k=1}^N l_k f_k e^{-k\alpha} \right| \geq 1.$$

Dividindo a expressão acima por R_0 temos

$$\left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \right| \geq \frac{1}{R_0} > 1.$$

Como $\sum_{k=1}^N m_k = 1$, temos que ter $e^{-\alpha} > 1$ e portanto $|e^{\alpha+i\beta}| = |e^\alpha| < 1$. Portanto, se $R_0 < 1$ todos os autovalores de $J(\mathbf{x}^*)$ possuem módulo menor que 1, o que garante a estabilidade do ponto de equilíbrio trivial. \square

Caso II - O Ponto de Equilíbrio Não Trivial $\mathbf{x}^ = w^*g(w^*)(l_0, l_1, \dots, l_{N-1})^T$*

Neste caso, a matriz jacobiana é dada por

$$J(\mathbf{x}^*) = \begin{bmatrix} f_1 h'(w^*) & f_2 h'(w^*) & \cdots & f_{N-1} h'(w^*) & f_N h'(w^*) \\ p_1 & & & & \\ & p_2 & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & p_{N-1} & \end{bmatrix}. \quad (3.14)$$

Os autovalores de $J(\mathbf{x}^*)$ satisfazem

$$J(\mathbf{x}^*)\mathbf{v} = \lambda\mathbf{v}, \quad (3.15)$$

onde $\mathbf{v} = (v_1, v_2, \dots, v_N)^T$ é o autovetor associado com o autovalor λ de $J(\mathbf{x}^*)$. Da equação (3.15) obtemos a seguinte equação característica para os autovalores não-nulos de $J(\mathbf{x}^*)$

$$h'(w^*) \sum_{k=1}^N \frac{l_k f_k}{\lambda^k} = 1.$$

Como $h'(w^*) = w^* g'(w^*) + g(w^*) \neq 0$, podemos dividir a equação acima por $R_0 h'(w^*)$, obtendo

$$\frac{1}{R_0} \sum_{k=1}^N \frac{l_k f_k}{\lambda^k} = \frac{1}{R_0 h'(w^*)}.$$

Dado que

$$m_k = \frac{l_k f_k}{R_0},$$

temos

$$\sum_{k=1}^N \frac{m_k}{\lambda^k} = \frac{1}{R_0 h'(w^*)}. \quad (3.16)$$

Multiplicando a equação acima por $-R_0 h'(w^*) \lambda^N$, obtemos o polinômio característico

$$p(\lambda) = \lambda^N - \sum_{k=1}^N m_k R_0 h'(w^*) \lambda^{N-k}. \quad (3.17)$$

Neste ponto, vemos que as propriedades de estabilidade para o sistema (3.5) serão expressas em função de $R_0 h'(w^*) = R_0 g'(w^*) w^* + 1$, visto que $R_0 h'(w^*)$ aparece em quase todos os termos do polinômio característico. Porém, dada uma função de recrutamento g , temos que o parâmetro que define a região de estabilidade é R_0 . Por essa razão o uso de $R_0 h'(w^*)$ parece inconveniente, dado que $R_0 h'(w^*)$ é uma função decrescente de R_0 com imagem em $(-\infty, 1]$ enquanto que R_0 é um parâmetro entre $(0, \infty)$. Convém escrevermos as propriedades de estabilidade do sistema utilizando um parâmetro $H = H(R_0)$, uma função com imagem em $(0, \infty)$, crescente em R_0 . Uma boa escolha seria o uso de

$$H = -R_0 g'(w^*) w^*, \quad (3.18)$$

pois

- $H > 0$ visto que $g'(x) < 0$ por hipótese;
- $H = H(R_0)$;
- H é uma função crescente de R_0 pois $H'(w^*) = \left(-\frac{w^* g'(w^*)}{g(w^*)}\right)' > 0$ por hipótese e portanto H é uma função crescente de w^* que por sua vez é uma função crescente de R_0 .

Assim, $R_0 h'(w^*) = 1 - H$ e será possível estabelecer condições para a estabilidade do ponto de equilíbrio não trivial $\mathbf{x}^* = w^* g(w^*) (l_0, l_1, \dots, l_{N-1})^T$ através do parâmetro H , como mostra o resultado a seguir.

Teorema 3.2. *Suponha que $R_0 > 1$. Se $0 < H < 2$ então o ponto de equilíbrio não trivial $\mathbf{x}^* = w^* g(w^*) (l_0, l_1, \dots, l_{N-1})^T$ de (3.5) é assintoticamente estável. Além disso, se $0 < H < 1$ e $m_k \neq 0$ para duas classes consecutivas temos estabilidade assintótica com aproximação monotônica, ou seja, o autovalor dominante de $J(\mathbf{x}^*)$ é real e positivo, enquanto que se $1 < H < 2$ a aproximação é oscilatória, i.e., o autovalor dominante é negativo ou complexo.*

Demonstração. Suponha que $0 < H < 2$. Utilizando a equação (3.17) e representando por $e^{\alpha+i\beta}$ qualquer autovalor de $J(\mathbf{x}^*)$, onde $\alpha \geq 0$ e $\beta > 0$, temos

$$\left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha - i\beta} \right| = \left| \frac{1}{1-H} \right| > 1.$$

Mas

$$\left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha - i\beta} \right| \leq \left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \right|.$$

Logo

$$\left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \right| > 1.$$

Como $\sum_{k=1}^N m_k = 1$, temos que ter $e^{-\alpha} > 1$ e portanto $|e^{\alpha+i\beta}| = |e^\alpha| < 1$. Portanto, todos os autovalores de $J(\mathbf{x}^*)$ possuem módulo menor que 1, o que garante a estabilidade do ponto de equilíbrio não trivial. Quanto ao modo de aproximação, temos:

- Suponha que $0 < H < 1$ e considere a função auxiliar f definida por

$$f(\lambda) = \sum_{k=1}^N \frac{m_k}{\lambda^k}.$$

Então λ_1 é autovalor real de $J(\mathbf{x}^*)$ se e somente se $f(\lambda_1) = \frac{1}{1-H}$. Neste caso temos $\frac{1}{1-H} > 0$. Dado que $f(\lambda)$ é uma função contínua, monótona decrescente em $(0, \infty]$ com $\lim_{\lambda \rightarrow 0} f(\lambda) = \infty$ e $\lim_{\lambda \rightarrow \infty} f(\lambda) = 0$, existe apenas um λ_1 real positivo tal que $f(\lambda_1) = \frac{1}{1-H}$. Além disso, λ_1 é o autovalor dominante de $J(\mathbf{x}^*)$. Para isto, vamos denotar λ_1 por e^γ e por $e^{\alpha+i\beta}$ um outro autovalor qualquer de $J(\mathbf{x}^*)$, onde $\beta > 0$ e $\beta \neq 2\pi, 4\pi, \dots$, pois caso contrário teríamos $e^{\alpha+i\beta}$ real e positivo, o que já foi demonstrado não ser possível. A parte real de $f(e^{\alpha+i\beta})$ deve satisfazer

$$\sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \cos k\beta = \frac{1}{1-H}.$$

Da mesma forma temos

$$\sum_{k=1}^N m_k e^{-k\gamma} = \frac{1}{1-H}.$$

Logo

$$\left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \cos k\beta \right| = \left| \frac{1}{1-H} \right| = \left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\gamma} \right|.$$

Mas

$$\left| \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \cos k\beta \right| \leq \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} |\cos k\beta| \leq \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha},$$

portanto temos

$$\sum_{k=1}^N m_k e^{-k\gamma} \leq \sum_{k=1}^N m_k e^{-k\alpha} \implies e^\alpha \leq e^\gamma$$

Um último detalhe deve ser observado: a igualdade não pode ocorrer na expressão acima. De fato, a única possibilidade para a ocorrência da desigualdade é se $\alpha = \gamma$ e $\beta = \pi, 3\pi, 5\pi, \dots$. Neste caso, $e^{\gamma+i\beta}$ representaria um autovalor real negativo de $J(\mathbf{x}^*)$ com o mesmo módulo de λ_1 . Porém, dado que por hipótese temos $m_k, m_{k+1} > 0$ para algum k , o valor absoluto da soma $\sum_{k=1}^N m_k e^{-k\gamma} \cos k\beta$ seria diferente de $\sum_{k=1}^N m_k e^{-k\gamma}$ e portanto diferente de $\frac{1}{1-H}$. Assim, temos que o único autovalor real positivo de $J(\mathbf{x}^*)$ é o autovalor dominante de $J(\mathbf{x}^*)$.

- Suponha que $1 < H < 2$. Neste caso $\frac{1}{1-H} < -1$. Como f é estritamente positiva para $\lambda > 0$, temos que os autovalores de $J(\mathbf{x}^*)$ são complexos ou negativos. Portanto se $1 < H < 2$ o sistema é assintoticamente estável com aproximação oscilatória.

□

Populações onde as fêmeas se reproduzem apenas uma vez durante seu ciclo vital tendem a ser menos estáveis. Neste caso temos $m_k = 1$ para um certo k e $m_i = 0, i \neq k$, e a equação característica (3.17) torna-se

$$\frac{1}{\lambda^k} = \frac{1}{1-H}.$$

Portanto, $|\lambda| < 1 \Leftrightarrow 0 < H < 2$. Isto também mostra que o teorema 3.2 não pode ser melhorado sem o prévio conhecimento sobre a distribuição etária das fertilidades, isto é, sem conhecermos os valores de m_1, m_2, \dots, m_N .

Vamos considerar um exemplo específico onde seja possível definir exatamente a região de estabilidade do sistema, com $N = 2$. Neste caso o polinômio característico $p(\lambda)$ pode ser escrito por

$$p(\lambda) = \lambda^2 - m_1(1-H)\lambda - m_2(1-H) \quad (3.19)$$

e as três condições do Teste de Jury (veja apêndice C) são

- (i) $p(1) > 0$:

$$1 - m_1(1-H) - m_2(1-H) > 0$$

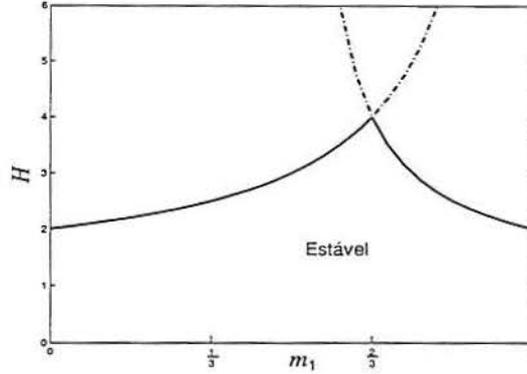


Figura 3.1: Região de estabilidade do ponto de equilíbrio não trivial para o modelo local com 2 classes etárias, delimitada pelas curvas $H = 0$, $H = 1 + \frac{1}{1-m_1}$ e $H = 1 + \frac{1}{2m_1-1}$.

$$1 - (m_1 + m_2)(1 - H) > 0$$

$$H > 0$$

o que é sempre satisfeito por hipótese. Isto garante a não ocorrência de autovalores reais positivos com módulo maior que um, para qualquer intervalo de parâmetros escolhido.

(ii) $p(-1) > 0$:

$$1 + m_1(1 - H) - m_2(1 - H) > 0$$

$$(1 - H) > \frac{1}{2m_1 - 1}$$

$$H < 1 + \frac{1}{2m_1 - 1}.$$

Se esta condição não é satisfeita, o sistema possui um autovalor real negativo com módulo maior que um, portanto o ponto de equilíbrio não trivial é instável.

(iii) $|m_2(1 - H)| < 1$:

$$1 - H > -\frac{1}{m_2} = -\frac{1}{1 - m_1} \text{ e } 1 - H < \frac{1}{m_2} = \frac{1}{1 - m_1}.$$

A condição $1 - H < \frac{1}{m_2}$ é sempre satisfeita, pois o valor mínimo para $\frac{1}{m_2}$ é 1 e $H > 0$. Portanto, devemos garantir que a condição

$$H < 1 + \frac{1}{m_2} = 1 + \frac{1}{1 - m_1}$$

seja satisfeita.

A figura 3.1 mostra a região de estabilidade do ponto de equilíbrio não trivial para o caso de duas classes etárias, em função de m_1 e H .

3.2.3 Redução a um mapa em \mathbb{R}

Nesta seção vamos apenas observar que o sistema (3.5) pode ser escrito na forma de um mapa de \mathbb{R}^N em \mathbb{R} . Substituindo as expressões para x_t^i sucessivamente na expressão para w_t obtemos

$$w_t = \sum_{i=1}^N l_i f_i w_{t-i} g(w_{t-i}), \quad (3.20)$$

o que é equivalente a

$$w_t = R_0 \left(\sum_{i=1}^N m_i w_{t-i} g(w_{t-i}) \right). \quad (3.21)$$

Fazendo uso das variáveis auxiliares

$$z_t^1 = g(w_{t-1})w_{t-1} \quad (3.22)$$

$$z_t^2 = z_{t-1}^1 \quad (3.23)$$

$$\vdots \quad (3.24)$$

$$z_t^{N-1} = z_{t-1}^{N-2} \quad (3.25)$$

obtemos o sistema

$$\begin{aligned} w_{t+1} &= R_0 \left(m_1 w_t g(w_t) + \sum_{i=2}^N m_i z_t^{i-1} \right) \\ z_{t+1}^1 &= g(w_t)w_t \\ z_{t+1}^2 &= z_t^1 \\ &\vdots \\ z_{t+1}^{N-1} &= z_t^{N-2} \end{aligned} \quad (3.26)$$

que é equivalente ao sistema (3.5), pois $(0, 0, \dots, 0)^T$ e $(w^*, w^*, \dots, w^*)^T$, tal que $g(w^*) = \frac{1}{R_0}$, são os pontos de equilíbrio do sistema acima, sendo estes equivalentes aos pontos de equilíbrio $(0, 0, \dots, 0)^T$ e $w^* g(w^*) (l_0, l_1, \dots, l_{N-1})^T$ de (3.5) e pode-se verificar facilmente que a equação característica nos pontos de equilíbrio é a mesma para ambos os sistemas.

3.3 Modelo Acoplado

Nesta seção vamos considerar uma rede em anel com n sítios, tal que em cada sítio exista uma população estruturada em N classes etárias, onde os indivíduos de cada classe etária migram para os dois sítios mais próximos com uma taxa de migração específica para sua classe. Após este processo de migração, ocorrem os processos de reprodução e sobrevivência. Para um melhor entendimento do modelo matemático obtido, vamos construí-lo passo a passo.

3.3.1 O modelo para duas classes etárias

Vamos introduzir inicialmente o modelo para um anel de n sítios, numerados por $k = 1, 2, \dots, n$, e apenas duas classes etárias. A migração em cada sítio k é feita para os 2 vizinhos mais próximos, $k - 1$ e $k + 1$. Denotando por μ_i as taxas de migração específicas para cada classe etária i , $i = 1, 2$, e mantendo a mesma notação utilizada na seção anterior para os demais parâmetros (relacionados com o processo de dinâmica local), temos

$$\begin{aligned} x_{t+1,k}^1 &= g(w_{t,k})w_{t,k} \\ x_{t+1,k}^2 &= (1 - \mu_1)p_1 x_{t,k}^1 + \frac{\mu_1}{2}p_1(x_{t,k-1}^1 + x_{t,k+1}^1) \\ w_{t,k} &= f_1 \left[(1 - \mu_1)x_{t,k}^1 + \frac{\mu_1}{2}(x_{t,k-1}^1 + x_{t,k+1}^1) \right] \\ &\quad + f_2 \left[(1 - \mu_2)x_{t,k}^2 + \frac{\mu_2}{2}(x_{t,k-1}^2 + x_{t,k+1}^2) \right]. \end{aligned} \quad (3.27)$$

Substituindo as expressões para $x_{t,k}^i$ sucessivamente na expressão para $w_{t,k}$, como na subseção 2.3.1, obtemos

$$\begin{aligned} w_{t+1,k} &= f_1 \left[(1 - \mu_1)h(w_{t,k}) + \frac{\mu_1}{2}(h(w_{t,k-1}) + h(w_{t,k+1})) \right] \\ &\quad + pf_2(1 - \mu_2) \left((1 - \mu_1)h(w_{t-1,k}) + \frac{\mu_1}{2}(h(w_{t-1,k-1}) + h(w_{t-1,k+1})) \right) \\ &\quad + pf_2 \frac{\mu_2}{2}(1 - \mu_1)(h(w_{t-1,k-1}) + h(w_{t-1,k+1})) \\ &\quad + pf_2 \frac{\mu_2}{2} \frac{\mu_1}{2}(h(w_{t-1,k-2}) + 2h(w_{t-1,k}) + h(w_{t-1,k+2})) \end{aligned} \quad (3.28)$$

Queremos transformar a equação de recorrência de ordem 2 em um sistema de 2 equações de primeira ordem. Uma alternativa simples é o uso de

$$z_t^k = w_{t-1,k} \quad (3.29)$$

que fornece o sistema

$$\begin{aligned} z_{t+1}^k &= w_{t,k} \\ \frac{w_{t+1,k}}{R_0} &= m_1 \left[(1 - \mu_1)h(w_{t,k}) + \frac{\mu_1}{2}(h(w_{t,k-1}) + h(w_{t,k+1})) \right] \\ &\quad + m_2(1 - \mu_2) \left(h(z_t^k) + \frac{\mu_1}{2}(h(z_t^{k-1}) + h(z_t^{k+1})) \right) \\ &\quad + m_2 \frac{\mu_2}{2}(1 - \mu_1)(h(z_t^{k-1}) + h(z_t^{k+1})) \\ &\quad + m_2 \frac{\mu_2}{2} \frac{\mu_1}{2}(h(z_t^{k-2}) + 2h(z_t^k) + h(z_t^{k+2})) \end{aligned} \quad (3.30)$$

Outra possibilidade, um pouco mais rebuscada, é o uso da mudança de variável

$$z_{t+1}^k = R_0 \left((1 - \mu_1)h(w_{t,k}) + \frac{\mu_1}{2}[h(w_{t,k-1}) + h(w_{t,k+1})] \right), \quad (3.31)$$

que fornece o sistema

$$\begin{aligned}
w_{t+1,k} &= R_0 m_1 \left[(1 - \mu_1) h(w_{t,k}) + \frac{\mu_1}{2} (h(w_{t,k-1}) + h(w_{t,k+1})) \right] \\
&+ m_2 \left[(1 - \mu_2) z_t^k + \frac{\mu_2}{2} (z_t^{k-1} + z_t^{k+1}) \right] \\
z_{t+1}^k &= R_0 \left[(1 - \mu_1) h(w_{t,k}) + \frac{\mu_1}{2} (h(w_{t,k-1}) + h(w_{t,k+1})) \right]
\end{aligned} \tag{3.32}$$

Pode-se observar que o uso de (3.31) fornece um sistema mais simples que o obtido utilizando-se (3.29), porém o nível de dificuldade na análise de ambos é o mesmo. O problema com o uso de (3.29) surge ao estendermos este sistema a N classes etárias: não chegamos a uma formulação simplificada utilizando mudanças de variável tipo $z_{t,k}^1 = w_{t-1,k}$, $z_{t,k}^i = z_{t-1,k}^{i-1}$, o que compromete a tratabilidade do sistema.

3.3.2 O modelo para três classes etárias

Similarmente, para três classes etárias temos

$$\begin{aligned}
x_{t+1,k}^1 &= g(w_{t,k}) w_{t,k} \\
x_{t+1,k}^2 &= (1 - \mu_1) p_1 x_{t,k}^1 + \frac{\mu_1}{2} p_1 (x_{t,k-1}^1 + x_{t,k+1}^1) \\
x_{t+1,k}^3 &= (1 - \mu_2) p_2 x_{t,k}^2 + \frac{\mu_2}{2} p_2 (x_{t,k-1}^2 + x_{t,k+1}^2) \\
w_{t,k} &= f_1 \left[(1 - \mu_1) x_{t,k}^1 + \frac{\mu_1}{2} (x_{t,k-1}^1 + x_{t,k+1}^1) \right] \\
&+ f_2 \left[(1 - \mu_2) x_{t,k}^2 + \frac{\mu_2}{2} (x_{t,k-1}^2 + x_{t,k+1}^2) \right] \\
&+ f_3 \left[(1 - \mu_3) x_{t,k}^3 + \frac{\mu_3}{2} (x_{t,k-1}^3 + x_{t,k+1}^3) \right]
\end{aligned}$$

onde μ_i são as taxas de migração específicas para cada classe etária i , $i = 1, 2, 3$. Substituindo as expressões para $x_{t,k}^i$ sucessivamente na expressão para $w_{t,k}$, como realizado para o sistema com

duas classes etárias, obtemos

$$\begin{aligned}
w_{t+1,k} &= f_1 \left[(1 - \mu_1)h(w_{t,k}) + \frac{\mu_1}{2}(h(w_{t,k-1}) + h(w_{t,k+1})) \right] \\
&+ p_1 f_2 (1 - \mu_2) \left[(1 - \mu_1)h(w_{t-1,k}) + \frac{\mu_1}{2}(h(w_{t-1,k-1}) + h(w_{t-1,k+1})) \right] \\
&+ p_1 f_2 \frac{\mu_2}{2} (1 - \mu_1) (h(w_{t-1,k-1}) + h(w_{t-1,k+1})) \\
&+ p_1 f_2 \frac{\mu_2}{2} \frac{\mu_1}{2} (h(w_{t-1,k-2}) + 2h(w_{t-1,k}) + h(w_{t-1,k+2})) \\
&+ p_2 f_3 (1 - \mu_3) \left[p_1 f_2 (1 - \mu_2) \left[(1 - \mu_1)h(w_{t-2,k}) + \frac{\mu_1}{2}(h(w_{t-2,k-1}) + h(w_{t-2,k+1})) \right] \right] \\
&+ p_2 f_3 (1 - \mu_3) \left[p_1 f_2 \frac{\mu_2}{2} (1 - \mu_1) (h(w_{t-2,k-1}) + h(w_{t-2,k+1})) \right] \\
&+ p_2 f_3 (1 - \mu_3) \left[p_1 f_2 \frac{\mu_2}{2} \frac{\mu_1}{2} (h(w_{t-2,k-2}) + 2h(w_{t-2,k}) + h(w_{t-2,k+2})) \right] \\
&+ p_2 f_3 \frac{\mu_3}{2} \left[p_1 f_2 (1 - \mu_2) \left[(1 - \mu_1)h(w_{t-1,k-1}) + \frac{\mu_1}{2}(h(w_{t-1,k-2}) + h(w_{t-1,k})) \right] \right] \\
&+ p_2 f_3 \frac{\mu_3}{2} \left[p_1 f_2 \frac{\mu_2}{2} (1 - \mu_1) (h(w_{t-2,k-2}) + h(w_{t-2,k})) \right] \\
&+ p_2 f_3 \frac{\mu_3}{2} \left[p_1 f_2 \frac{\mu_2}{2} \frac{\mu_1}{2} (h(w_{t-2,k-3}) + 2h(w_{t-2,k-1}) + h(w_{t-2,k+1})) \right] \\
&+ p_2 f_3 \frac{\mu_3}{2} \left[p_1 f_2 (1 - \mu_2) \left[(1 - \mu_1)h(w_{t-1,k+1}) + \frac{\mu_1}{2}(h(w_{t-1,k}) + h(w_{t-1,k+2})) \right] \right] \\
&+ p_2 f_3 \frac{\mu_3}{2} \left[p_1 f_2 \frac{\mu_2}{2} (1 - \mu_1) (h(w_{t-2,k}) + h(w_{t-2,k+2})) \right] \\
&+ p_2 f_3 \frac{\mu_3}{2} \left[p_1 f_2 \frac{\mu_2}{2} \frac{\mu_1}{2} (h(w_{t-2,k-1}) + 2h(w_{t-2,k+1}) + h(w_{t-2,k+3})) \right].
\end{aligned}$$

Ao observarmos a expressão acima, temos que, após o uso de uma transformação clássica, análoga a (3.29), não obtemos um sistema simples e de fácil extensão a um modelo geral para N classes etárias. Felizmente, o uso de uma transformação análoga a (3.31) fornece um sistema mais simples. Esta mudança de variáveis é dada por

$$\begin{aligned}
z_{t+1,k}^1 &= R_0 \left[(1 - \mu_1)h(w_{t,k}) + \frac{\mu_1}{2}[h(w_{t,k-1}) + h(w_{t,k+1})] \right] \\
z_{t+1,k}^2 &= (1 - \mu_2)z_{t,k}^1 + \frac{\mu_2}{2}[z_{t,k-1}^1 + z_{t,k+1}^1] \\
&= R_0(1 - \mu_2) \left[(1 - \mu_1)h(w_{t-1,k}) + \frac{\mu_1}{2}[h(w_{t-1,k-1}) + h(w_{t-1,k+1})] \right] \\
&+ R_0 \frac{\mu_2}{2} \left[(1 - \mu_1)h(w_{t-1,k-1}) + \frac{\mu_1}{2}[h(w_{t-1,k-2}) + h(w_{t-1,k})] \right] \\
&+ R_0 \frac{\mu_2}{2} \left[(1 - \mu_1)h(w_{t-1,k+1}) + \frac{\mu_1}{2}[h(w_{t-1,k}) + h(w_{t-1,k+2})] \right].
\end{aligned} \tag{3.33}$$

Utilizando a transformação acima, obtemos

$$\begin{aligned}
w_{t+1,k} &= R_0 m_1 \left[(1 - \mu_1)h(w_{t,k}) + \frac{\mu_1}{2}(h(w_{t,k-1}) + h(w_{t,k+1})) \right] \\
&+ m_2 \left[(1 - \mu_2)z_{t,k}^1 + \frac{\mu_2}{2}(z_{t,k-1}^1 + z_{t,k+1}^1) \right] \\
&+ m_3 \left[(1 - \mu_3)z_{t,k}^2 + \frac{\mu_3}{2}(z_{t,k-1}^2 + z_{t,k+1}^2) \right] \\
z_{t+1,k}^1 &= R_0 \left[(1 - \mu_1)h(w_{t,k}) + \frac{\mu_1}{2}[h(w_{t,k-1}) + h(w_{t,k+1})] \right] \\
z_{t+1,k}^2 &= (1 - \mu_2)z_{t,k}^1 + \frac{\mu_2}{2}[z_{t,k-1}^1 + z_{t,k+1}^1].
\end{aligned} \tag{3.34}$$

Neste ponto, o sistema para N classes etárias toma suas formas, sendo este nosso próximo passo.

3.3.3 O modelo para N classes etárias

Para N classes etárias temos

$$\begin{aligned}
x_{t+1,k}^1 &= g(w_{t,k})w_{t,k} \\
x_{t+1,k}^2 &= (1 - \mu_1)p_1x_{t,k}^1 + \frac{\mu_1}{2}p_1(x_{t,k-1}^1 + x_{t,k+1}^1) \\
x_{t+1,k}^3 &= (1 - \mu_2)p_2x_{t,k}^2 + \frac{\mu_2}{2}p_2(x_{t,k-1}^2 + x_{t,k+1}^2) \\
&\vdots \\
x_{t+1,k}^N &= (1 - \mu_{N-1})p_{N-1}x_{t,k}^{N-1} + \frac{\mu_{N-1}}{2}p_{N-1}(x_{t,k-1}^{N-1} + x_{t,k+1}^{N-1}) \\
w_{t,k} &= f_1 \left[(1 - \mu_1)x_{t,k}^1 + \frac{\mu_1}{2}(x_{t,k-1}^1 + x_{t,k+1}^1) \right] \\
&\quad + f_2 \left[(1 - \mu_2)x_{t,k}^2 + \frac{\mu_2}{2}(x_{t,k-1}^2 + x_{t,k+1}^2) \right] \\
&\quad + f_3 \left[(1 - \mu_3)x_{t,k}^3 + \frac{\mu_3}{2}(x_{t,k-1}^3 + x_{t,k+1}^3) \right] \\
&\quad + \cdots + f_N \left[(1 - \mu_N)x_{t,k}^N + \frac{\mu_N}{2}(x_{t,k-1}^N + x_{t,k+1}^N) \right],
\end{aligned}$$

onde μ_i são as taxas de migração específicas para cada classe etária i , $i = 1, 2, \dots, N$. A idéia é a cada inclusão de uma classe etária $i + 1$, incluímos uma nova variável z^i , obtendo

$$\begin{aligned}
z_{t+1,k}^1 &= R_0 \left((1 - \mu_1)h(w_{t,k}) + \frac{\mu_1}{2}[h(w_{t,k-1}) + h(w_{t,k+1})] \right), \\
z_{t+1,k}^i &= \left((1 - \mu_i)z_{t,k}^{i-1} + \frac{\mu_i}{2}[z_{t,k-1}^{i-1} + z_{t,k+1}^{i-1}] \right), \quad i = 2, \dots, N - 1
\end{aligned}$$

Assim temos o sistema

$$\begin{aligned}
w_{t+1,k} &= R_0 m_1 \left[(1 - \mu_1)h(w_{t,k}) + \frac{\mu_1}{2}(h(w_{t,k-1}) + h(w_{t,k+1})) \right] \\
&\quad + m_2 \left[(1 - \mu_2)z_{t,k}^1 + \frac{\mu_2}{2}(z_{t,k-1}^1 + z_{t,k+1}^1) \right] \\
&\quad + m_3 \left[(1 - \mu_3)z_{t,k}^2 + \frac{\mu_3}{2}(z_{t,k-1}^2 + z_{t,k+1}^2) \right] \\
&\quad + \cdots + m_N \left[(1 - \mu_N)z_{t,k}^{N-1} + \frac{\mu_N}{2}(z_{t,k-1}^{N-1} + z_{t,k+1}^{N-1}) \right]; \tag{3.35} \\
z_{t+1,k}^1 &= R_0 \left((1 - \mu_1)h(w_{t,k}) + \frac{\mu_1}{2}[h(w_{t,k-1}) + h(w_{t,k+1})] \right), \\
z_{t+1,k}^i &= \left((1 - \mu_i)z_{t,k}^{i-1} + \frac{\mu_i}{2}[z_{t,k-1}^{i-1} + z_{t,k+1}^{i-1}] \right), \quad i = 2, \dots, N - 1.
\end{aligned}$$

Fazendo $\mu_1 = \mu_2 = \cdots = \mu_N = 0$ em (3.35), obtemos o sistema (3.26). Portanto o sistema acima é de fato uma extensão de (3.26) ao caso de uma rede com n patches. O sistema (3.35) é válido para cada sítio k , $k = 1, 2, \dots, n$. Utilizamos condições de fronteira periódicas, desta forma a rede pode ser vista como um anel onde o sítio 1 e o sítio n estão interligados. Isto é feito afim de eliminar possíveis efeitos de fronteira na dinâmica do sistema. Dada esta imposição geométrica, os valores do índice k em (3.35) devem ser interpretados com cuidado: $k = n + 1$ deve ser interpretado como $k = 1$, assim como $k = 0$ significa $k = n$. Esta observação é especialmente

importante para a obtenção da matriz jacobiana no ponto de equilíbrio positivo, que é determinado a seguir.

3.3.4 Equilíbrio Homogêneo Positivo

Nosso objetivo é analisar a influência do processo migratório sobre a estabilidade dos pontos de equilíbrio positivos de (3.35). Um ponto de equilíbrio $(w^*, \dots, w^*, z^{1*}, \dots, z^{1*}, \dots, z^{N-1*}, \dots, z^{N-1*})^T$ do sistema (3.35) deve satisfazer

$$\begin{aligned}
w^* &= R_0 m_1 \left[(1 - \mu_1) g(w^*) w^* + \frac{\mu_1}{2} (g(w^*) w^* + g(w^*) w^*) \right] \\
&+ m_2 \left[(1 - \mu_2) z^{1*} + \frac{\mu_2}{2} (z^{1*} + z^{1*}) \right] \\
&+ \dots + m_N \left[(1 - \mu_N) z^{N-1*} + \frac{\mu_2}{2} (z^{N-1*} + z^{N-1*}) \right], \\
z^{1*} &= R_0 \left[(1 - \mu_1) g(w^*) w^* + \frac{\mu_1}{2} [g(w^*) w^* + g(w^*) w^*] \right] = R_0 g(w^*) w^*, \quad (3.36) \\
z^{2*} &= (1 - \mu_2) z^{1*} + \frac{\mu_2}{2} [z^{1*} + z^{1*}] = z^{1*}, \\
&\vdots \\
z^{l*} &= (1 - \mu_l) z^{l-1*} + \frac{\mu_l}{2} [z^{l-1*} + z^{l-1*}] = z^{l-1*}, \\
&\vdots \\
z^{N-1*} &= (1 - \mu_{N-1}) z^{N-2*} + \frac{\mu_{N-1}}{2} [z^{N-2*} + z^{N-2*}] = z^{N-2*}.
\end{aligned}$$

Substituindo a expressão para z^{1*} na expressão para w^* obtemos

$$\begin{aligned}
w^* &= R_0 m_1 g(w^*) w^* + m_2 \left[(1 - \mu_2) R_0 g(w^*) + R_0 \frac{\mu_1}{2} (2g(w^*) w^*) \right] + \\
& m_3 \left[(1 - \mu_3) R_0 g(w^*) + R_0 \frac{\mu_2}{2} (2g(w^*) w^*) \right] = R_0 g(w^*) w^*
\end{aligned}$$

A equação acima implica que o sistema possui dois pontos de equilíbrio: o ponto de equilíbrio trivial, onde $w^* = z^{1*} = z^{2*} = \dots = z^{l*} = \dots = z^{N-1*} = 0$, e um ponto de equilíbrio não trivial, com $w^* = z^{1*} = z^{2*} = \dots = z^{l*} = \dots = z^{N-1*}$ onde $w^* > 0$ deve satisfazer

$$g(w^*) = \frac{1}{R_0},$$

o que so é possível se

$$R_0 > 1.$$

3.3.5 A estabilidade do ponto de equilíbrio homogêneo positivo $(w^*, w^*, \dots, w^*)^T$

Definindo

$$\begin{aligned}
 \alpha_1 &= (1 - \mu_1)m_1(1 - H) \\
 \beta_1 &= \frac{\mu_1}{2}m_1(1 - H) \\
 \alpha_i &= m_i(1 - \mu_i), & i = 2, \dots, N \\
 \beta_i &= m_i \frac{\mu_i}{2}, & i = 2, \dots, N \\
 \gamma_1 &= (1 - \mu_1)(1 - H) \\
 \xi_1 &= \frac{\mu_1}{2}(1 - H) \\
 \gamma_i &= (1 - \mu_i), & i = 2, \dots, N - 1 \\
 \xi_i &= \frac{\mu_i}{2}, & i = 2, \dots, N - 1
 \end{aligned} \tag{3.37}$$

onde $1 - H = R_0 h'(w^*) = R_0 [g'(w^*) + g(w^*)]$, a matriz jacobiana $J(W^*)$ toma a forma de uma matriz de Leslie por blocos, sendo dada por

$$J(W^*) = \begin{bmatrix} A_1 & A_2 & \cdots & A_{N-1} & A_N \\ B_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & B_2 & 0 & & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \cdots & 0 & B_{N-1} & 0 \end{bmatrix}, \tag{3.38}$$

onde A_i , $i = 1, \dots, N$ e B_l , $l = 1, \dots, N - 1$ são matrizes circulares $n \times n$ dadas por

$$A_i = \begin{bmatrix} \alpha_i & \beta_i & & & \beta_i \\ \beta_i & \alpha_i & \beta_i & & \\ & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & & \beta_i & \alpha_i & \beta_i \\ \beta_i & & & \beta_i & \alpha_i \end{bmatrix}, \tag{3.39}$$

e

$$B_l = \begin{bmatrix} \gamma_l & \xi_l & & & \xi_l \\ \xi_l & \gamma_l & \xi_l & & \\ & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & & \xi_l & \gamma_l & \xi_l \\ \xi_l & & & \xi_l & \gamma_l \end{bmatrix}. \tag{3.40}$$

Analogamente ao sistema local, se $0 < H < 2$ a estabilidade de W^* está garantida, como demonstra o resultado a seguir.

Teorema 3.3. *Se $0 < H < 2$ então o equilíbrio $W^*(w^*, w^*, \dots, w^*)^T$ é assintoticamente estável.*

Demonstração. Pelo Teorema de Gershgorin [28]

$$\sigma \subset \bigcup_{i=1}^{nN} S_i(c_i, \phi_i)$$

σ = espectro de J ,

onde c_i = J_{ii} centro das bolas S_i , No caso,

ϕ_i = $\sum_{i=1}^{nN} J_{ij}$ raio das bolas S_i .

$$\begin{aligned} c_i &= \alpha_1, & 1 \leq i \leq n \\ c_i &= 0, & n+1 \leq i \leq 3n \\ \phi_i &= 2|\beta_1| + \sum_{j=2}^N |\alpha_j| + 2|\beta_j|, & 1 \leq i \leq n \\ \phi_i &= |\gamma_1| + 2|\xi_1|, & n+1 \leq i \leq 2n \\ \phi_i &= |\gamma_l| + 2|\xi_l|, & ln+1 \leq i \leq (l+1)n; \quad l = 2, \dots, N-1 \end{aligned} \quad (3.41)$$

Então se

$$\begin{aligned} |\alpha_1| + \phi_i &< 1, & 1 \leq i \leq n \\ \phi_i &< 1, & n+1 \leq i \leq Nn \end{aligned} \quad (3.42)$$

a estabilidade do sistema está garantida. Note que $\alpha_j = |\alpha_j|$, $\beta_j = |\beta_j|$, $j = 2, \dots, N$, $\gamma_l = |\gamma_l|$, $\xi_l = |\xi_l|$, $l = 2, \dots, N-1$, e que a hipótese $0 < H < 2$ implica que $|1 - H| < 1$. Portanto temos

$$\begin{aligned} |\alpha_1| + \phi_i &= |\alpha_1| + 2|\beta_1| + \sum_{j=2}^{N-1} \alpha_j + 2\beta_j \\ &= m_1|1 - H| + \sum_{j=2}^N m_j < \sum_{j=1}^N m_j = 1, & 1 \leq i \leq n; \\ \phi_i &= |\gamma_1| + 2|\xi_1| = ((1 - \mu_1) + 2\frac{\mu_1}{2})(1 - H) \\ &= |1 - H| < 1, & n+1 \leq i \leq 2n; \\ \phi_i &= \gamma_j + 2\xi_j = (1 - \mu_2) + 2\frac{\mu_2}{2} = 1, & jn+1 \leq i \leq (j+1)n, \\ & & j = 2, \dots, N-1, \end{aligned} \quad (3.43)$$

o que completa o resultado. \square

Conforme mostrado no Apêndice B, os nN autovalores σ da matriz jacobiana $J(W^*)$ são dados pela equação característica

$$\frac{\lambda_j^1}{\sigma} + \sum_{l=2}^N \frac{\lambda_j^l \prod_{k=1}^{l-1} \nu_j^k}{\sigma^l} = 1. \quad (3.44)$$

onde

$$\lambda_j^l = \alpha_l + \beta_l \left(\frac{\sin \frac{3\pi j}{n}}{\sin \frac{\pi j}{n}} - 1 \right) = \alpha_l + 2 \cos \frac{2\pi j}{n} \beta_l, \quad j = 0, \dots, n-1;$$

são os n autovalores de A_l , e

$$\nu_j^k = \gamma_k + \xi_k \left(\frac{\sin \frac{3\pi j}{n}}{\sin \frac{\pi j}{n}} - 1 \right) = \gamma_k + 2 \cos \frac{2\pi j}{n} \xi_k, \quad j = 0, \dots, n-1.$$

são os n autovalores de B_k . Como já salientado, queremos estudar o efeito do movimento migratório sobre a dinâmica do sistema, comparando a dinâmica do sistema acoplado com a dinâmica do

modelo desacoplado introduzido na seção 3.1. Para isto, vamos fazer o uso do teste de Jury (veja apêndice C). Convém explicitarmos como deve ser aplicado o teorema neste caso. Note que os autovalores do sistema acoplado são as raízes dos polinômios

$$p_j(\sigma) = \sigma^N - \lambda_j^1 \sigma^{N-1} - \sum_{l=2}^N \lambda_j^l \sigma^{N-l} \prod_{k=1}^{l-1} \nu_j^k$$

e portanto o teste de Jury deve ser aplicado a cada um dos polinômios p_j . Além disto, para o sistema ser instável basta que as condições do teorema não sejam satisfeitas para um único valor de j . Observando a forma de p_0 , temos que a migração não pode vir a estabilizar um sistema de populações locais instáveis, como demonstra o resultado a seguir.

Teorema 3.4. *A região de estabilidade do modelo local (de 1-patch) contém a região de estabilidade do modelo acoplado, ou seja, os autovalores do modelo local satisfazem a equação característica para o sistema acoplado. Desse modo, o movimento migratório entre patches não pode vir a estabilizar um sistema desacoplado instável.*

Demonstração. Tomando $j = 0$ na equação característica para o modelo acoplado temos

$$\frac{\alpha_1 + 2\beta_1}{\sigma} + \sum_{l=2}^N \frac{\alpha_l + 2\beta_l \prod_{k=1}^{l-1} \gamma_k + 2\xi_k}{\sigma^l} = 1.$$

Substituindo as expressões para α_l , β_l , γ_k , ξ_k obtemos

$$\frac{m_1 R_0 h'(w^*)}{\sigma} + \sum_{l=2}^N \frac{m_l R_0 h'(w^*)}{\sigma^l} = 1$$

$$\sum_{l=1}^N \frac{m_l}{\sigma^l} = \frac{1}{R_0 h'(w^*)} = \frac{1}{1-H},$$

que é a equação característica para o modelo local. Assim, temos que os autovalores do modelo local satisfazem a equação característica para o modelo acoplado, completando a demonstração. \square

Em certos casos, a migração não altera a região de estabilidade de W^* . Entre estes, temos o caso em que o processo migratório independe da estrutura etária da população, como é demonstrado no teorema 3.5.

Teorema 3.5. *Se as taxas migratórias são independentes da idade dos indivíduos, ou seja, se temos $\mu_i = c$, $i = 1, \dots, N$, o movimento migratório não influencia na estabilidade de W^* .*

Demonstração. Neste caso, a equação característica do modelo acoplado torna-se

$$(1-H) \sum_{i=1}^N m_i \left(\frac{(1-c) + c \cos \frac{2\pi j}{n}}{\sigma} \right)^i = 1.$$

Portanto se λ satisfaz a equação característica (3.16) do modelo local, então

$$\sigma = \lambda \left((1 - c) + c \left(2 \cos \frac{2\pi j}{n} \right) \right),$$

satisfaz a equação característica para o modelo acoplado descrita acima, para $j = 0, \dots, n - 1$. Como $|(1 - c) + c \cos \frac{2\pi j}{n}| < 1$, temos $|\sigma| \leq |\lambda|$, ocorrendo a igualdade (em módulo e em sinal) quando $j = 0$. \square

3.3.6 A instabilidade causada pelo movimento migratório

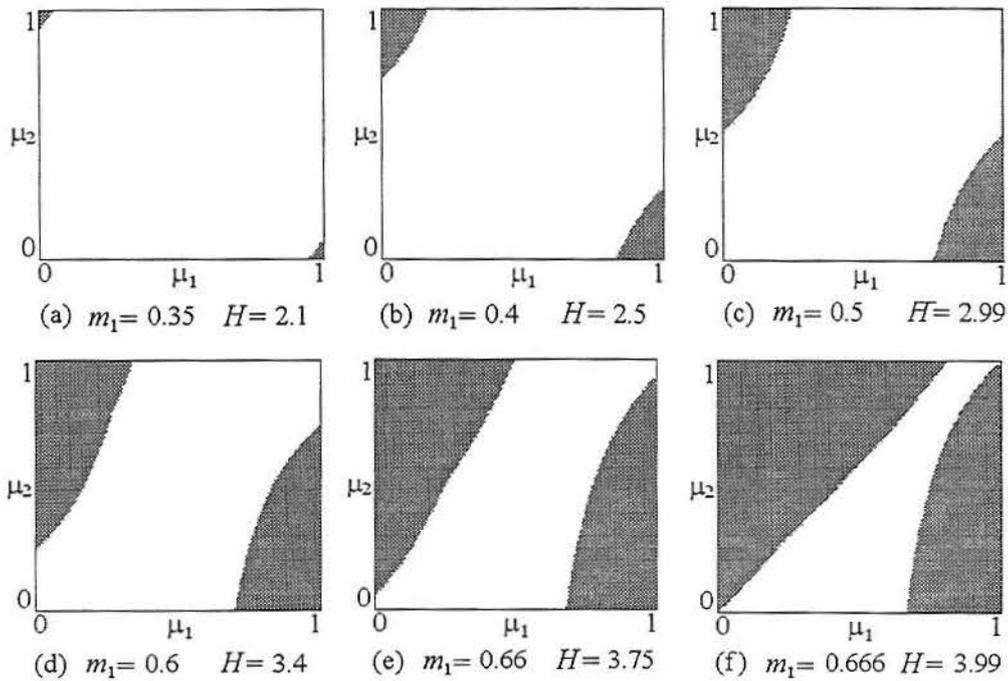


Figura 3.2: Teste de Jury aplicado a todas as possíveis configurações para as taxas migratórias em uma rede com 20 sítios com populações locais estruturadas em duas classes etárias.

Por outro lado, a migração pode, de fato, vir a desestabilizar uma rede de populações desacopladas estáveis se as taxas migratórias forem fortemente relacionadas com a idade dos indivíduos. Para isto, vamos considerar um caso específico: uma metapopulação formada por 20 sítios, tal que em cada sítio existe uma subpopulação estruturada em duas classes etárias. Na seção 3.2, o modelo local foi estudado e sua região de estabilidade está representada na figura 3.1, sendo esta delimitada pelas curvas $H = 0$, $H = 1 + \frac{1}{1-m_1}$ e $H = 1 + \frac{1}{2m_1-1}$. Aplicamos o teste de Jury a diversas configurações de parâmetros da dinâmica local (m_1 e H), tais que o ponto de equilíbrio W^* é assintoticamente estável na ausência de migração. Para visualizar os resultados, pintamos cada ponto (μ_1, μ_2) do quadrado unitário de acordo com o resultado do teste: branco representa estabilidade, cinza representa instabilidade. Assim, as regiões hachuradas representam

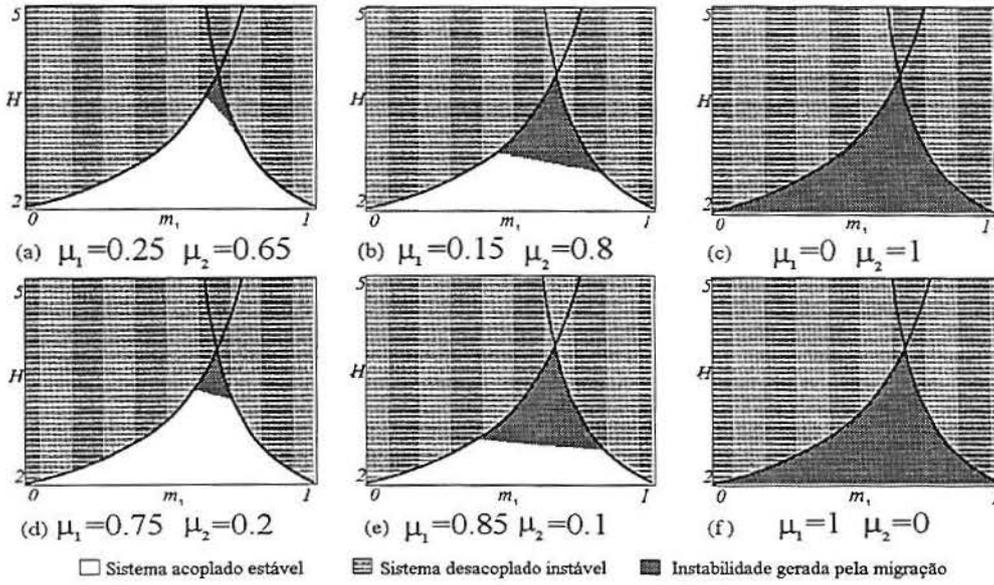


Figura 3.3: Teste de Jury aplicado a diversas configurações para uma metapopulação com duas classes etárias e 20 sítios. As curvas em preto definem a região de estabilidade para o modelo local, delimitada por $H = 0$, $H = 1 + \frac{1}{1-m_1}$ e $H = 1 + \frac{1}{2m_1-1}$.

instabilidades causadas somente pela dispersão. Nos testes realizados, observamos que, a medida que H cresce, a região de instabilidade do modelo acoplado aumenta. Para $H \approx 4$, temos a maior região de instabilidade causada pela migração. Na figura 3.2, podemos observar o aumento da região de instabilidade à medida que (m_1, H) se aproxima de $(\frac{2}{3}, 4)$. Na figura 3.3, temos a região de estabilidade para possíveis configurações no modelo acoplado, obtida através da aplicação do teste de Jury para diferentes valores de μ_1 e μ_2 . Nesta figura, diferenciamos a região onde o sistema desacoplado é instável, para uma fácil identificação da região de instabilidade gerada apenas pela migração. As figuras 3.3(a), 3.3(b) e 3.3(c) mostram que a região de estabilidade é reduzida gradualmente a região limite $0 < H < 2$ à medida que nos aproximamos de $\mu_1 = 1$ e $\mu_2 = 0$. O mesmo ocorre ao nos aproximarmos de $\mu_1 = 0$ e $\mu_2 = 1$, como indicam as figuras 3.3(d), 3.3(e) e 3.3(f). Na verdade, isto ocorre independentemente do número de classes considerado, como é mostrado nos teoremas 3.6 e 3.7.

Teorema 3.6. *Para uma rede formada por um número par de sítios tal que $\mu_1 = 1$ e $\mu_i = 0$ se $i \neq 1$, W^* é estável se e somente se $0 < H < 2$.*

Demonstração. Para tais configurações, temos

$$p_j(\sigma) = \sigma^N - (m_1\sigma^{N-1} + \dots + m_{N-1}\sigma + m_N) \cos \frac{2\pi j}{n}(1-H), \quad (3.45)$$

portanto

$$p_j(1) = 1 - \cos \frac{2\pi j}{n} (1 - H). \quad (3.46)$$

Isto implica que, se n é par, $p_{\frac{n}{2}}(1) > 0 \Leftrightarrow H < 2$. Como p_j deve satisfazer $p_j(1) > 0$ para todo j para que os autovalores do sistema sejam menores que um em módulo, temos que se $H > 2$ o sistema (sob as configurações citadas) apresenta instabilidade. \square

Este caso representa a situação onde apenas os jovens podem migrar. Para o caso contrário, onde todos os indivíduos migram e apenas os mais jovens permanecem em seu sítio de origem, o mesmo ocorre, como demonstra o resultado 3.7.

Teorema 3.7. *Para uma rede formada por um número par de sítios tal que $\mu_1 = 0$ e $\mu_i = 1$, $i = 2, \dots, N$, W^* é estável se e somente se $0 < H < 2$.*

Demonstração. Neste caso, os polinômios $p_j(\sigma)$ são dados por

$$p_j(\sigma) = \sigma^N - (1 - H) \left(m_1 \sigma^{N-1} + \sum_{i=2}^N m_i \sigma^{N-i} \left(\cos \frac{2\pi j}{n} \right)^{i-1} \right). \quad (3.47)$$

Assim

$$(-1)^N p_j(-1) = 1 - (-1)^N (1 - H) \left(m_1 (-1)^{N-1} + \sum_{i=2}^N m_i (-1)^{N-i} \left(\cos \frac{2\pi j}{n} \right)^{i-1} \right). \quad (3.48)$$

Assumindo n par e tomando $j = \frac{n}{2}$ na expressão acima temos

$$\begin{aligned} (-1)^N p_{\frac{n}{2}}(-1) &= 1 - (-1)^N (1 - H) \left(m_1 (-1)^{N-1} + \sum_{i=2}^N m_i (-1)^{N-1} \right) \\ &= 1 - (-1)^{2N-1} (1 - H) \left(\sum_{i=1}^N m_i \right) = 2 - H, \end{aligned} \quad (3.49)$$

portanto, $(-1)^N p_{\frac{n}{2}}(-1) > 0 \Leftrightarrow H < 2$. Como pelo teste de Jury $(-1)^N p_j(-1) > 0$ é condição necessária para que não ocorram autovalores negativos com módulo maior que um, temos que o sistema sob as configurações citadas é estável se e somente se $H < 2$. \square

3.4 Conclusões

Neste capítulo, obtivemos um modelo discreto para uma metapopulação com n sítios, habitats de uma espécie estruturada em N classes etárias, com dispersão dependente da idade dos indivíduos. Comparando o comportamento do sistema obtido com o do modelo local, mostramos que a estabilidade do ponto de equilíbrio homogêneo positivo é influenciada em grande parte pelo movimento migratório. Os exemplos citados na seção anterior mostram que a condição para estabilidade $0 < H < 2$ não pode ser melhorada sem um conhecimento maior sobre o mecanismo de

migração e a relação deste com a estrutura etária da população. Hastings [20] observou indícios de que o movimento migratório em uma rede de 2 *patches* de uma população estruturada em 2 classes etárias vem a gerar caos em regiões onde tal fenômeno não ocorreria no modelo desacoplado, ou no modelo acoplado com taxas de migração independentes da idade. Estes aspectos vem a reforçar a importância de considerarmos ambas as estruturas espacial e etária de uma população em modelos matemáticos, para evitar a subestimação da região de instabilidade do sistema.

4 SINCRONISMO EM METAPOPLAÇÕES

4.1 Introdução

Neste capítulo, consideramos uma metapopulação espacialmente explícita em anel com migração para os dois vizinhos mais próximos para relacionar, com uma simples expressão matemática, caos na dinâmica local, grau de interação entre os sítios, tamanho da metapopulação e estabilidade do estado síncrono. O papel do caos na persistência em metapopulações foi examinado em [1], por meio de um modelo estocástico espacialmente explícito. As conclusões foram que o caos a nível local pode promover a assincronia entre os sítios e portanto reduzir a probabilidade de extinção na rede. Em 1998, Solé e Gamarra [51] obtiveram uma condição simples para a estabilidade do estado síncrono (quando todas as populações locais oscilam em sincronia), envolvendo somente dois parâmetros: a fração migratória e o expoente de Lyapunov da dinâmica local (sistema desacoplado). A principal restrição deste resultado é que este foi estabelecido para uma rede de apenas 2 *patches*.

O tamanho da metapopulação pode ser decisivo na persistência na rede. Através de simulações numéricas, Hassel et al. [17] e Commins et al. [4] mostraram que em uma metapopulação para espécies do tipo parasita-hospedeiro a probabilidade de extinção na rede decresce com o tamanho da metapopulação. Claramente este resultado é de grande importância para a conservação de espécies, desde que relaciona probabilidade de extinção com o número de fragmentos de habitat que formam a população total. Dada tal relevância, propomos uma extensão dos resultados de Solé e Gamarra para uma metapopulação com n sítios, obtendo uma condição para a estabilidade do estado síncrono, envolvendo os mesmos parâmetros da condição obtida em [51], com a adição de um: o número de sítios.

4.2 A Estabilidade do Estado Síncrono

Considere uma coleção de n sítios, numerados por $1, 2, \dots, n$. Em cada um destes sítios há uma população de uma única espécie, cercada por um meio hostil e totalmente inadequado para sua reprodução e sobrevivência. A metapopulação é o conjunto de todas estas subpopulações. Vamos supor que as gerações, tomadas em tempos discretos $t = 0, 1, 2, \dots$ jamais se entrelaçam. Na ausência de migração, vamos supor que a dinâmica em cada sítio k é descrita por

$$x_{t+1}^k = f(x_t^k), \quad t > 0 \quad k = 1, 2, \dots, n, \quad (4.1)$$

onde f é uma função suave definida em $[0, \infty)$. Todos os sítios são idênticos, com dinâmica descrita pela mesma função f . A equação (4.1) incorpora os processos de reprodução e mortalidade de geração à geração, de modo que estes processos dependem da densidade populacional do fragmento em questão através da função f . A comunicação entre os sítios é feita através da migração de indivíduos para os dois sítios sítios mais próximos. A quantidade de indivíduos que migram é determinada pela fração de indivíduos que deixam cada sítio entre duas gerações consecutivas, representada por μ , $0 < \mu \leq 1$. Além disto, vamos assumir condições de contorno periódicas, assim os vizinhos do sítio n são os sítios $n - 1$ e 1 enquanto que os vizinhos do sítio 1 são os sítios n e 2 . Como já salientado no capítulo 2, os dois processos, dinâmica local e a migração, devem ter sua ordem definida. Vamos assumir que a dinâmica local precede a migração. Além disso, assumimos que a dispersão não acarreta perdas na população. Assim, a dinâmica em um dado sítio k é descrita por

$$x_{t+1}^k = (1 - \mu)f(x_t^k) + \frac{\mu}{2}(f(x_t^{k-1}) + f(x_t^{k+1})), \quad k = 1, 2, \dots, n. \quad (4.2)$$

Nosso principal objetivo é a análise da estabilidade do estado síncrono. Mais precisamente, queremos determinar condições sobre os parâmetros do sistema para a estabilidade de uma órbita onde todos os sítios estão com as mesmas densidades. As subpopulações podem oscilar caoticamente, mas tem de fazer isto em sincronia. Para isto, introduzimos a mudança de variáveis

$$\begin{cases} u^k = x^k - x^{k+1}, & k = 1, 2, 3, \dots, n - 1 \\ u^n = x^n \end{cases} \quad (4.3)$$

para o sistema dado pela equação (4.2). Deste modo o estado síncrono corresponde a $u^1 = u^2 = \dots = u^{n-1} = 0$, com u^n variando livremente. Das equações (4.3) temos

$$\begin{cases} x^k = u^k + u^{k+1} + \dots + u^n, & k = 1, \dots, n - 1 \\ x^n = u^n. \end{cases} \quad (4.4)$$

Substituindo em (4.2) obtemos

$$\begin{cases} u_{t+1}^k = (1 - \frac{3\mu}{2})[f(x_t^k) - f(x_t^{k+1})] + \frac{\mu}{2}[f(x_t^{k-1}) - f(x_t^{k-2})], & k = 1, \dots, n - 1 \\ u_{t+1}^n = (1 - \mu)f(x_t^n) + \frac{\mu}{2}[f(x_t^{n-1}) + f(x_t^1)]. \end{cases} \quad (4.5)$$

onde, por simplicidade da notação, mantemos os termos x_t^j do lado direito da equação, mas estes devem ser entendidos por funções dos u_t^j dados pela expressão em (4.4). O jacobiano do sistema (4.5) no estado síncrono $u_t^1 = u_t^2 = \dots = u_t^{n-1} = 0$ é dado por

$$J = f'(x_t^n)A, \quad (4.6)$$

onde A é a matriz $n \times n$

$$A = \begin{bmatrix} 1 - \frac{3\mu}{2} & 0 & -\frac{\mu}{2} & -\frac{\mu}{2} & -\frac{\mu}{2} & \cdots & -\frac{\mu}{2} & 0 \\ \frac{\mu}{2} & 1 - \mu & \frac{\mu}{2} & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & \frac{\mu}{2} & 1 - \mu & \frac{\mu}{2} & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \ddots & & & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & \ddots & \ddots & & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & \frac{\mu}{2} & 1 - \frac{\mu}{2} & \frac{\mu}{2} & 0 \\ -\frac{\mu}{2} & -\frac{\mu}{2} & \cdots & -\frac{\mu}{2} & -\frac{\mu}{2} & 0 & 1 - \frac{3\mu}{2} & 0 \\ \frac{\mu}{2} & \frac{\mu}{2} & \cdots & \frac{\mu}{2} & \frac{\mu}{2} & \frac{\mu}{2} & \mu & 1 \end{bmatrix}. \quad (4.7)$$

Note que o termo $f'(x_t^n)$ somente envolve a dinâmica de uma população isolada. Após eliminar a última linha e a última coluna da matriz J , pode ser verificado facilmente que um de seus autovalores é $f'(x_t^n)$. Mas nós não estamos interessados neste autovalor de J , pois este corresponde à última equação do sistema, e estamos interessados somente no estado síncrono $u^1 = u^2 = \cdots = u^{n-1} = 0$. Portanto nosso problema resume-se a obter estimativas para a magnitude do autovalor dominante da matriz $(n-1) \times (n-1)$, denotada por M e dada por

$$M = \begin{bmatrix} 1 - \frac{3\mu}{2} & 0 & -\frac{\mu}{2} & -\frac{\mu}{2} & -\frac{\mu}{2} & \cdots & -\frac{\mu}{2} \\ \frac{\mu}{2} & 1 - \mu & \frac{\mu}{2} & 0 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \frac{\mu}{2} & 1 - \mu & \frac{\mu}{2} & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & 0 & \frac{\mu}{2} & 1 - \frac{\mu}{2} & \frac{\mu}{2} \\ -\frac{\mu}{2} & -\frac{\mu}{2} & \cdots & -\frac{\mu}{2} & -\frac{\mu}{2} & 0 & 1 - \frac{3\mu}{2} \end{bmatrix}. \quad (4.8)$$

No apêndice D calculamos os $n-1$ autovalores de M , que são

$$\lambda_j = 1 - \mu \left(1 - \cos \frac{2\pi j}{n} \right), \quad j = 1, 2, \dots, n-1. \quad (4.9)$$

Portanto o estado síncrono será estável se e somente se

$$|f'(x_t^n)| |\lambda_j| < 1, \quad j = 1, 2, \dots, n-1. \quad (4.10)$$

Mas, se n é par

$$\max_{1 \leq j \leq n-1} (|\lambda_j|) = \begin{cases} 1 - (1 - \cos(\frac{2\pi}{n}))\mu, & \mu \leq \frac{2}{3 - \cos(\frac{2\pi}{n})} \\ 2\mu - 1, & \mu > \frac{2}{3 - \cos(\frac{2\pi}{n})}. \end{cases} \quad (4.11)$$

Portanto, a condição para a estabilidade do estado síncrono é equivalente a

$$|1 - \alpha(n, \mu)\mu| |f'(x_t^n)| < 1, \quad (4.12)$$

onde

$$\alpha(n, \mu) = \begin{cases} 1 - \cos\left(\frac{2\pi}{n}\right), & \mu \leq \frac{2}{3 - \cos\left(\frac{2\pi}{n}\right)} \\ 2, & \mu > \frac{2}{3 - \cos\left(\frac{2\pi}{n}\right)}. \end{cases} \quad (4.13)$$

No caso em que n é ímpar a expressão para $\alpha(n, \mu)$ torna-se um tanto mais complicada mas ainda assim pode ser facilmente obtida de (4.11), sendo omitida aqui. Em qualquer caso, para qualquer valor fixo de μ tal que $\mu \leq \frac{2}{3 - \cos\left(\frac{2\pi}{n}\right)}$, $\alpha(n, \mu)$ é uma seqüência não crescente. A condição de estabilidade (4.12) pode ser redefinida por

$$|f'(x_i^n)| < \frac{1}{|1 - \alpha(n, \mu)\mu|}. \quad (4.14)$$

Vamos agora assumir que o estado síncrono é estável. Então (4.14) é satisfeita e podemos escrever

$$\left(\prod_{i=1}^t |f'(x_i^n)| \right)^{1/t} < \frac{1}{|1 - \alpha(n, \mu)\mu|}. \quad (4.15)$$

Consequentemente o número de Lyapunov L , para uma população isolada dada pela equação (4.1) satisfaz

$$L < \frac{1}{|1 - \alpha(n, \mu)\mu|} \quad (4.16)$$

pois L é o limite quando $t \rightarrow +\infty$ do lado esquerdo de (4.15).

O número de Lyapunov fornece a média geométrica da separação de órbitas próximas (veja apêndice E). Caos é caracterizado por $L > 1$ (expoente de Lyapunov = $\ln L > 0$). Podemos agora concluir que uma condição necessária para a estabilidade do estado síncrono é que a força do caos no sistema desacoplado, medida pelo número de Lyapunov L , tem que ser limitada pela expressão à direita de (4.16), que envolve somente a fração migratória e o tamanho da metapopulação.

4.3 Conclusões

Recentemente, Solé e Gamarra [51] mostraram que para um anel de 2 sítios, uma condição necessária para a estabilidade do estado síncrono é $L < \frac{1}{1-2\mu}$. Neste capítulo generalizamos este resultado para um anel com n subpopulações. Note que quando $n = 2$, $\alpha = 2$ para todo μ portanto a equação (4.16) inclui o resultado de Solé e Gamarra.

A figura 4.1 mostra os resultados de uma simulação em um anel com 5 sítios sujeitos a dinâmica local dada pelo mapa logístico clássico $f(x) = rx(1-x)$ em $[0, 1]$. Plotamos o diagrama de bifurcação para a variável $z_t = \frac{1}{4} \sum_{k=1}^4 |x_t^k - x_t^{k+1}|$ com o parâmetro de migração μ variando. Deste modo $z_t = 0$ é equivalente a sincronização. Note que a medida que o número de Lyapunov L aumenta a região de valores de μ em que o estado síncrono é estável é reduzida.

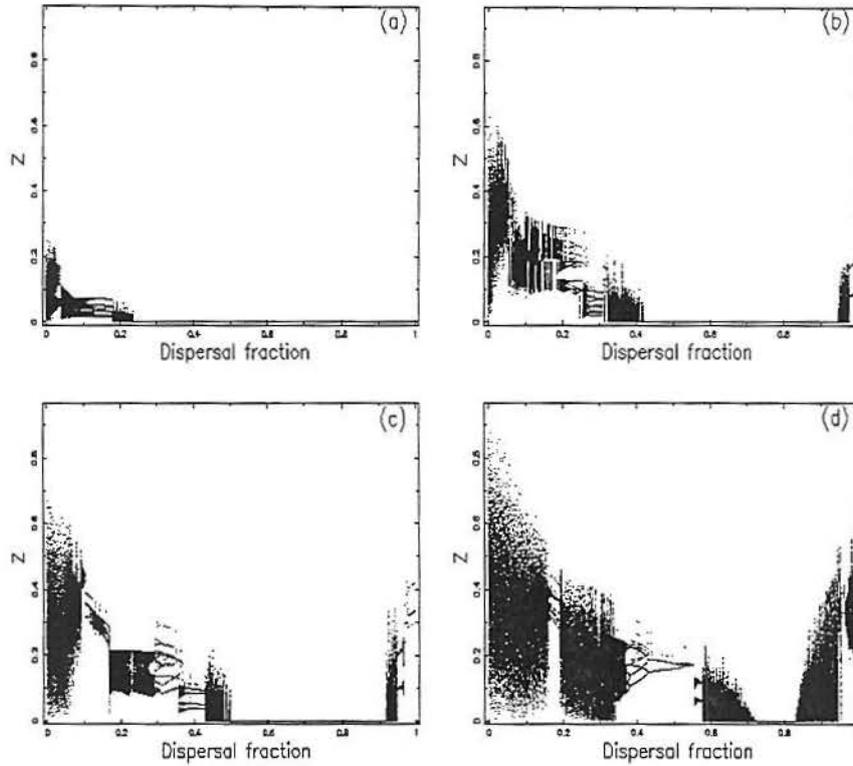


Figura 4.1: Simulação de uma metapopulação com 5 sítios com dinâmica local dada pelo mapa logístico. Diagrama de bifurcação para $z_t = \frac{1}{4} \sum_{k=1}^4 |x_t^k - x_t^{k+1}|$ versus μ , $0 \leq \mu \leq 1$. Para cada valor de μ o sistema foi iterado 10000 vezes e as últimas 200 iterações são plotadas. Condições iniciais: $x_0^1 = 0.25, x_0^k = x_0^1 + \epsilon_t, k = 2, 3, 4, 5, |\epsilon_t| \leq 0.01, \epsilon_t$ aleatório. (a) $r = 3.6 \Rightarrow L = 1.201$ (b) $r = 3.7 \Rightarrow L = 1.429$ (c) $r = 3.8 \Rightarrow L = 1.538$ (d) $r = 4 \Rightarrow L = 2$.

A migração pode promover homogeneidade e conseqüentemente ser responsável por um aumento no sincronismo enquanto este não é tão intenso. Por exemplo tomando $n = 6$ a condição de estabilidade (4.16) pode ser redefinida por

$$\mu > 2 \left(1 - \frac{1}{L} \right), \quad (4.17)$$

que é válida desde que $\mu < 0.8$. De (4.17) é claro que se o grau de interação entre os sítios é pequeno o suficiente, o estado síncrono é instável. Esta característica não permanece válida se $\mu > 0.8$ porque neste caso (4.16) torna-se

$$\mu < \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{L} \right). \quad (4.18)$$

Portanto se $\mu > \max(0.8, \frac{1}{2} (1 - \frac{1}{L}))$ a estabilidade do estado síncrono é perdida. A figura 4.2 esclarece a situação. Simulamos um anel com 6 patches com dinâmica local dada pelo mapa logístico e graficamos uma seqüência de diagramas de bifurcação similares aos mostrados na figura 4.1, com a diferença que na figura 4.2 fixamos μ e variamos a taxa intrínseca de crescimento r na região caótica do mapa logístico: $3.57 \leq r \leq 4$. Observe que a região de sincronia ($z_t = 0$) aumenta

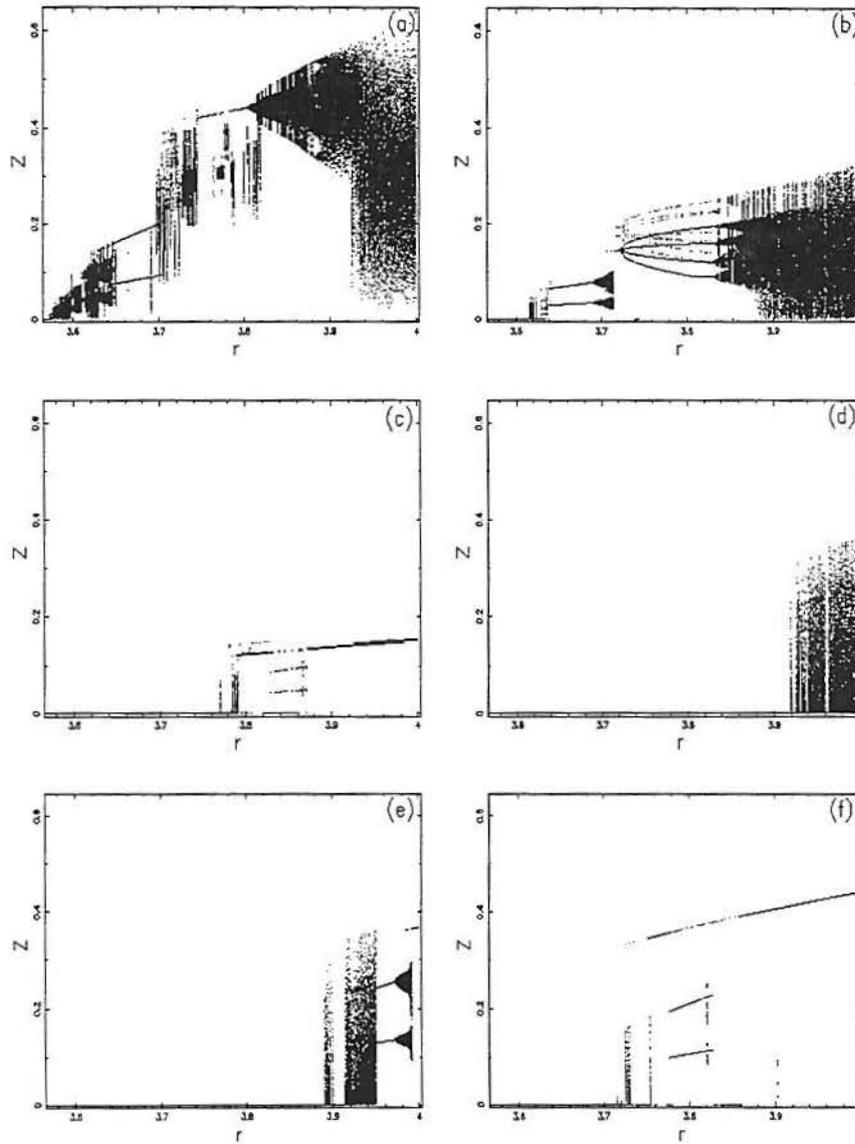


Figura 4.2: Simulação de uma metapopulação com 6 sítios dinâmica local dada pela equação logística. Diagramas de bifurcação para $z_t = \frac{1}{5} \sum_{k=1}^5 |x_t^k - x_t^{k+1}|$ versus r , $3.57 \leq r \leq 4$. Para cada valor de r o sistema foi iterado 10000 vezes e as últimas 200 iterações são plotadas. Condições iniciais: $x_0^1 = 0.63$, $x_0^k = x_0^1 + \epsilon_t$, $k = 2, 3, \dots, 6$, $|\epsilon_t| \leq 0.01$, ϵ_t aleatório. (a) $\mu = 0.1$ (b) $\mu = 0.35$ (c) $\mu = 0.65$ (d) $\mu = 0.8$ (e) $\mu = 0.81$ (f) $\mu = 0.85$.

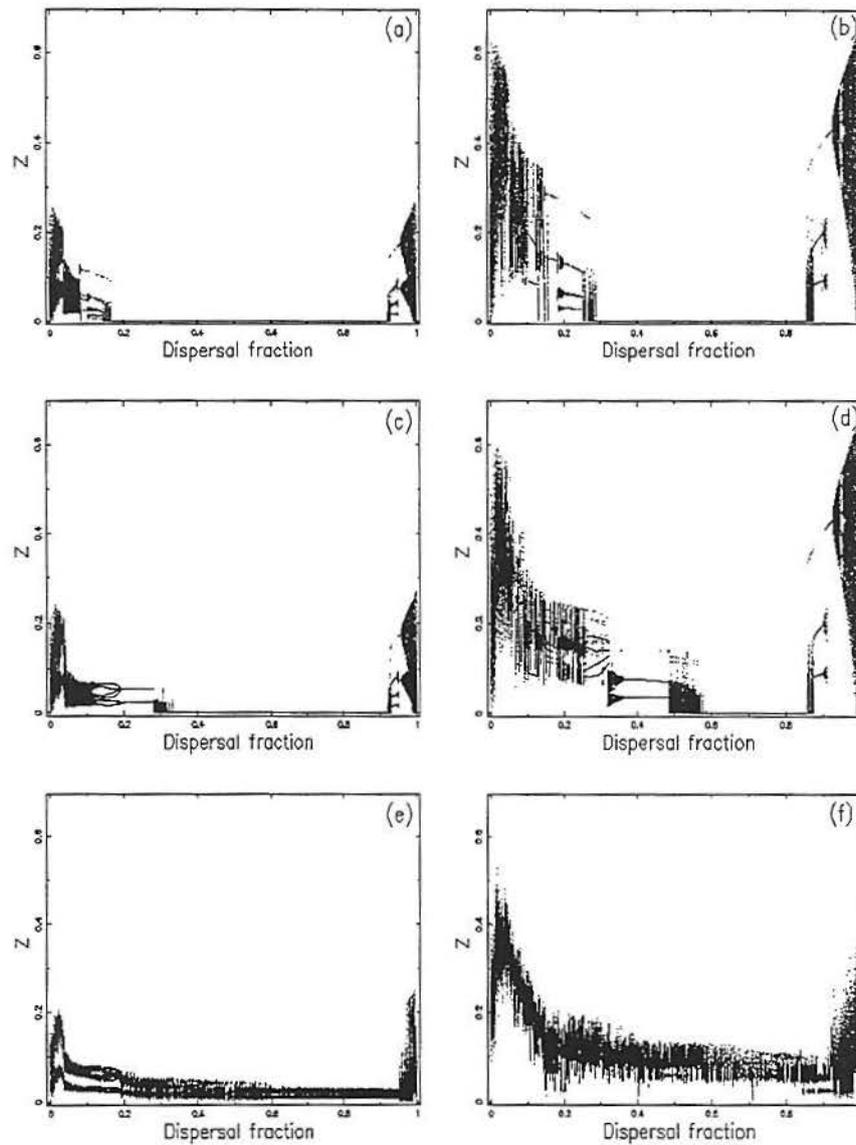


Figura 4.3: Diagrama de bifurcação para $z_t = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^4 |x_t^k - x_t^{k+1}|$ versus μ , $0 \leq \mu \leq 1$, onde n é o tamanho da rede. Para cada valor de μ o sistema foi iterado 10000 vezes e as últimas 200 iterações foram plotadas. Condições iniciais: $x_0^1 = 0.25$, $x_0^k = x_0^1 + \epsilon_t$, $k \neq 1$, $|\epsilon_t| \leq 0.01$, ϵ_t aleatório. (a) $r = 3.6, n = 6$ (b) $r = 3.7, n = 6$ (c) $r = 3.6, n = 8$ (d) $r = 3.7, n = 8$ (e) $r = 3.6, n = 10$ (f) $r = 3.7, n = 10$.

para para valores pequenos e intermediários de μ , mas passa a diminuir quando μ alcança $\mu = 0.8$. A existência deste *threshold value* é uma característica comum, ao menos entre as redes de tamanho pequeno-médio, como pode ser observado nas simulações com diferentes valores para o tamanho da metapopulação. Quando há muitos sítios, há uma drástica redução da região de estabilidade do estado síncrono e torna-se difícil observar se a região de estabilidade passa a diminuir a partir de um certo valor de μ .

Ao generalizar o resultado de Solé e Gamarra, introduzimos o tamanho da rede n na relação entre sincronia, caos e dispersão. O termo $\alpha(n, \mu)$ em (4.16) é uma seqüência não crescente de n , com $\lim_{n \rightarrow \infty} \alpha(n, \mu) = 0$, para μ . Neste caso limite (com tamanho da rede infinito), a condição (4.16) torna-se simplesmente $L < 1$. Isto significa que para um número infinito de sítios, caos a um nível local não permite a estabilidade de órbitas sincronizadas. Nós ilustramos este fato na figura 4.3, onde plotamos diagramas de bifurcação similares aos da figura 4.1 para diferentes valores de n . Pode-se observar as reduções na região de estabilidade do estado síncrono a medida que o tamanho da rede cresce. A influência de tamanho na chance de sincronização está relacionada a um conceito fundamental em conservação de espécies: a existência de um tamanho mínimo de habitat que permite a persistência da espécie. Nos artigos de Hassel [17] e Commins et al. [4], através da simulação da interação parasita-hospedeiro clássica do tipo Nicholson-Bailey em uma rede bidimensional com vizinhança do tipo Moore, concluiu-se que a probabilidade de extinção na rede decresce com o tamanho da metapopulação, dando suporte aos nossos resultados.

5 CONCLUSÕES E SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS

O papel da dispersão na formação de padrões espaciais sempre recebeu atenção. O mecanismo pelo qual a dispersão poderia desestabilizar o estado homogêneo em modelos contínuos no tempo e espaço foi primeiro identificado por Turing em 1952 ([55]), sendo mais tarde explorado em [29], [37], [35] e [38]. No contexto de metapopulação baseada no modelo de um *coupled map lattice* (rede de mapas acoplados), onde tempo e espaço são discretos, mostramos no capítulo 2 que um mecanismo de migração dependente da densidade que aumente o número de emigrantes com o aumento da população pode gerar instabilidades nestes sistemas. Ao considerarmos o caso em que a migração precede a dinâmica local e eliminarmos a hipótese de que a matriz $M(X^*)$ deveria ser irredutível, extendemos os resultados de Jang e Mitra em [22] e também os resultados obtidos em [47], ambos extensões de [45], um dos primeiros (senão o primeiro) trabalhos a considerar a dependência da densidade na taxa migratória em metapopulações.

Infelizmente, algumas das hipóteses utilizadas na modelagem não são biologicamente realísticas e o modelo não pode ser aplicado diretamente a populações naturais. Apesar de simples, o modelo utilizado no capítulo 2 é uma extensão dos modelos utilizados em [14], [40], [45] e [22], que combinam um mecanismo de sobrevivência e reprodução simples com um mecanismo de migração dependente da densidade. Esta simplicidade permite um melhor entendimento sobre os efeitos da migração, dado que procuramos isolar este efeito. Certamente possibilidades reais como morte durante o movimento migratório e heterogeneidade dos *patches* devem ser incluídas em trabalhos futuros. Em especial, uma taxa de mortalidade associada a migração causaria um forte efeito estabilizador. Ruxton [43] considerou um custo de mortalidade constante em um anel com migração simétrica e independente da densidade entre os dois vizinhos mais próximos e concluiu analiticamente que, para qualquer valor de parâmetros para a dinâmica local, sempre existe um intervalo de valores para a fração migratória e para a taxa mortalidade durante a dispersão que força o sistema à estabilidade do estado homogêneo. Seria muito interessante estender o modelo de Ruxton para o caso de migração dependente da densidade. Já a inclusão da heterogeneidade ambiental reduz imensamente a tratabilidade matemática do modelo, exceto para casos extremamente simples como um modelo com 2 sítios [6, 27].

Ao considerarmos a estrutura etária da população no capítulo 3, extendemos os resultados obtidos por Hastings [20]. Apesar de considerar um modelo com n sítios e N classes etárias, Hastings mostrou a existência de instabilidades geradas pela difusão apenas para o caso de uma rede de 2 sítios e 2 classes etárias. A diferença básica entre o modelo utilizado por Hastings e o utilizado no capítulo 3 é a ordem dos eventos dinâmica local e migração. Hastings considerou a

dinâmica local seguida de migração, enquanto que aqui consideramos migração seguida de dinâmica local. Seria interessante verificar qual a influência da ordem dos efeitos sobre a dinâmica do sistema. Hastings, através de simulações numéricas, encontrou indícios de caos no sistema. Seria interessante calcular os expoentes de Lyapunov do sistema a fim de confirmar em parte tais indícios.

Quanto ao capítulo 4, devemos salientar a relevância do tema em questão. A importância do sincronismo das populações locais está no fato que a metapopulação somente será extinta se todas as subpopulações forem extintas. Se as populações locais oscilam em sincronia e se estas flutuações são severas o bastante de modo que possam vir a baixar drasticamente as densidades locais, então o risco de extinção via efeitos ambientais estocásticos é maior. Este fato está bem documentado em [11]. Caos pode causar oscilações violentas ao mesmo tempo que pode reduzir o grau de sincronia pela separação exponencial de órbitas próximas e isto pode reduzir o grau de extinção. Isto foi mostrado por Allen et al.[1] em simulações com um modelo de mapas acoplados com ruído. A diferença básica é que aqui nós medimos a força do caos pelo número de Lyapunov enquanto que Allen et al. utilizaram um parâmetro r , a taxa intrínseca de crescimento. Um aumento no parâmetro r pode levar o sistema a instabilidades e caos [33, 32]. Assim, (4.16) nos diz que uma alta sensibilidade às condições iniciais impede a sincronia entre sítios e portanto pode reduzir a chance de extinção global. Seria interessante a extensão dos resultados obtidos a vizinhanças mais genéricas, possivelmente utilizando proporções migratórias c_{ij} como as utilizadas no capítulo 2.

REFERÊNCIAS

- [1] J.C. Allen, W. M. Schaffer, and D. Rosko. Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. *Nature*, 364:229–232, 1993.
- [2] R. J. A. Beverton and S. J. Holt. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Minist. Agric. Fish Food (UK) Ser II*, 19:1–533, 1957.
- [3] H. Caswell. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer, Sunderland-MA, 1989.
- [4] H. N. Commins, M. P. Hassel, and R. M. May. The spatial dynamics of host parasitoid systems. *J. Anim. Ecol.*, 61:735–748, 1992.
- [5] P. J. Davis. *Circulant Matrices*. John Wiley & Sons, New York, 1979.
- [6] M. Doebeli. Dispersal and dynamics. *Theor. Pop. Biol.*, 47:82–106, 1995.
- [7] J. C. Frauenthal. *Analysis of age structured models*, volume 17 of *Biomathematics*, pages 117–148. Springer-Verlag, Berlin, 1986.
- [8] B. Friedman. Eigenvalues of composite matrices. *Proc. Cambr. Phil. Soc.*, 57:37–49, 1961.
- [9] M. E. Gilpin and I. Hanski. *Metapopulation dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Academic Press, London, 1991.
- [10] C. Grebogi, E. Ott, and J. A. Yorke. Chaos, strange attractors and fractal basin boundaries in nonlinear dynamics. *Science*, 238:632–637, 1987.
- [11] I. Hanski. *Metapopulation dynamics: from concepts and observations to predictive models*. Academic Press, London, 1997.
- [12] I. Hanski and M. E. Gilpin. *Metapopulation Biology: Ecology Genetics and Evolution*. Academic Press, London, 1997.
- [13] M. P. Hassel, H. N. Commins, and R. M. May. The spatial dynamics of host-parasitoid systems. *J. Anim. Ecol.*, 61:735–748, 1992.
- [14] M. P. Hassel, O. Miramontes, P. Rohani, and R. M. May. Appropriate formulations for dispersal in spatially structured models comments on bascompte & solé. *J. Anim. Ecol.*, 64:662–664, 1995.
- [15] M. P. Hassell. Density-dependence in single species populations. *J. Anim. Ecol.*, 44:283–295, 1975.

- [16] M. P. Hassell. Density-dependence in single species populations. *J. Anim. Ecology*, 44:283–295, 1975.
- [17] M. P. Hassell, H. N. Commins, and R. M. May. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature*, 364:229–232, 1991.
- [18] M. P. Hassell, H. N. Commins, and R. M. May. Species coexistence and self-organizing spatial dynamics. *Nature*, 370:290–292, 1994.
- [19] M. P. Hassell, J. H. Lawton, and R. M. May. Patterns of dynamical behaviour in single species populations. *J. Anim. Ecol.*, 45:735–748, 1976.
- [20] A. Hastings. Age dependent dispersal is not a simple process: density dependence, stability, and chaos. *Theor. Pop. Biol.*, 41:388–400, 1992.
- [21] A. Hastings. Complex interactions between dispersal and dynamics: lessons from coupled logistic equations. *Ecology*, 74(5):1362–1372, 1993.
- [22] S. R.-J. Jang and A. K. Mitra. Equilibrium stability of single - species metapopulations. *Bull. Math. Biol.*, 62:155–161, 2000.
- [23] E. I. Jury. The inners approach to some problem of system theory. *IEEE Trans. Automatic Contr.*, 16:233–240, 1971.
- [24] K. Kaneko. Pattern dynamics in spatiotemporal chaos. *Physica D*, 34:1–41, 1989.
- [25] K. Kaneko. Spatiotemporal chaos in one- and two-dimensional coupled map lattices. *Physica D*, 37:60–82, 1989.
- [26] K. Kaneko. *Theory and Applications of Coupled Map Lattices*. Wiley & Sons, New York, 1993.
- [27] B. E Kendall and G. A Fox. Spatial structure, environmental heterogeneity, and population dynamics: analysis of the coupled logistic map. *Theor. Pop. Biol.*, 54:11–37, 1998.
- [28] P. Lancaster and M. Tismenetsky. *The Theory of Matrices*. Academic Press, London, 1985.
- [29] S. A. Levin. Dispersion and population interactions. *American Nat.*, 108:207–228, 1974.
- [30] S. H. Lewis. *Network Models in Population Biology*, volume 7 of *Biomathematics*. Springer-Verlag, New York, 1977.
- [31] A. L. Lloyd. The coupled logistic map: a simple model for the effects of spatial heterogeneity on population dynamics. *Theor. Pop. Biol.*, 173:217–230, 1995.

- [32] R. M. May. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science*, 86:645–647, 1974.
- [33] R. M. May. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*, 261:459–469, 1976.
- [34] R. M. May and G. F. Oster. Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models. *Amer. Naturalist*, 110:573–799, 1976.
- [35] J. D. Murray. *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, Berlin, 1989.
- [36] R. M. Nisbet and W. S. C. Gurney. *The formulation of age structured models*, volume 17 of *Biomathematics*, pages 95–116. Springer-Verlag, Berlin, 1986.
- [37] A. Okubo. *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models*. Springer-Verlag, Berlin, 1980.
- [38] M. Pascual. Diffusion-induced chaos in a spatial predator-prey system. *Proceedings of Royal Society of London B*, 251:1–7, 1993.
- [39] W. E. Ricker. Stock and recruitment. *J. Fish Res. Board Can*, 11:559–623, 1954.
- [40] P. Rohani, R. M. May, and M. P. Hassel. Metapopulation and equilibrium stability: the effects of spatial structure. *J. Theor. Biol.*, 181:97–109, 1996.
- [41] P. Rohani and G. D. Ruxton. Dispersal-induced instabilities in host-parasitoid metapopulations. *Theor. Pop. Biol.*, 55:23–36, 1999.
- [42] G. D. Ruxton and M. Doebeli. Spatial self organization and persistence of transients in a metapopulation model. *Proceedings of Royal Society of London B*, 263:625–631, 1996.
- [43] G. D. Ruxton, J. L. Gonzalez-Andujar, and J. N. Perry. Mortality during dispersal and the stability of a metapopulation. *J. theor. Biol.*, 186:389–396, 1997.
- [44] G. D. Ruxton and P. Rohani. The consequences of stochasticity for self-organized spatial dynamics, persistence and coexistence in spatially extended host-parasitoid communities. *Proceedings of Royal Society of London B*, 263:625–631, 1996.
- [45] G. M. Ruxton. Density-dependent migration and stability in a system of linked populations. *Bull. Math. Biol.*, 58:643–660, 1996.
- [46] G. M. Ruxton. Synchronization between individuals and the dynamics of linked populations. *J. Theor. Biol.*, 183:47–54, 1996.
- [47] J. A. L. Silva, M. L. Castro, and D. A. R. Justo. Stability in a density-dependent metapopulation model. *Bull. Math. Biol.*, to appear, 2000.

- [48] J. A. L. Silva, M. L. Castro, and D. A. R. Justo. Synchronism in a metapopulation model. *Bull. Math. Biol.*, 62:337–349, 2000.
- [49] J. A. L. Silva, M. L. de Castro, and D. A. R. Justo. Estabilidade do estado homogêneo em redes de populações acopladas. *Tema*, 1:475–484, 2000b.
- [50] J. A. L. Silva and T. G. Hallam. Compensation and stability in nonlinear matrix models. *Mathematical Biosciences*, 110:67–101, 1992.
- [51] R. V. Solé and J. P. G. Gamarra. Chaos, dispersal and extinction in coupled ecosystems. *J. Theor. Biol.*, 193:539–541, 1998.
- [52] R. V. Solé and J. Valls. On structural stability and chaos in biological systems. *J. Theor. Biol.*, 155:87–102, 1992.
- [53] R. V. Solé and J. Valls. Spiral waves, chaos and multiple attractors in lattice models of interaction populations. *Physics Letters A*, 166:123–128, 1992.
- [54] D. Tilman and P. Kareiva. *Spatial Ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, 1997.
- [55] A. Turing. The chemical basis of morphogenesis. *Philos. Trans. R. Soc. London B*, 237:7–72, 1952.

APÊNDICE A

Seja $(A_0, A_1, \dots, A_{n-1})$ uma seqüência de n objetos. Os objetos A_0, A_1, \dots, A_{n-1} podem ser números ou matrizes. Aqui será usada a notação $\text{circ}(A_0, \dots, A_{n-1})$ para a matriz circulante $n \times n$

$$\text{circ}(A_0, A_1, \dots, A_{n-1}) = \begin{bmatrix} A_0 & A_1 & \cdots & A_{n-1} \\ A_1 & A_0 & \cdots & A_{n-2} \\ & & \ddots & \\ A_{n-1} & \cdots & A_1 & A_0 \end{bmatrix} \quad (\text{A.1})$$

Em particular, se A_0, A_1, \dots, A_{n-1} são matrizes $n \times n$, então $\text{circ}(A_0, \dots, A_{n-1})$ é uma matriz circulante por blocos $n^2 \times n^2$. Vamos começar pelo cálculo dos autovalores de (2.16), que pode ser escritas por $\text{circ}(a, b, \dots, b, 0, \dots, 0, b, \dots, b)$, onde a é seguido por N b 's, seguidos por $n - 1 - 2N$ zeros, que são seguidos de N b 's. Os autovalores λ_k podem ser calculados através de uma fórmula dada em [28]. Os autovalores de qualquer matriz $\text{circ}(a_0, a_1, \dots, a_{n-1})$, são dados por

$$\lambda_k = \sum_{j=0}^{n-1} a_j \epsilon_k^j, \quad k = 0, \dots, n-1, \quad (\text{A.2})$$

onde $\epsilon_k = \exp(\frac{2\pi k}{n} i)$, $i = \sqrt{-1}$. Usando a fórmula acima podemos escrever os autovalores de $\text{circ}(a, b, \dots, b, 0, \dots, 0, b, \dots, b)$ por

$$\lambda_k = a + b(\epsilon_k + \bar{\epsilon}_k) + b(\epsilon_k^2 + \bar{\epsilon}_k^2) + \dots + b(\epsilon_k^N + \bar{\epsilon}_k^N), \quad k = 0, 1, \dots, n-1 \quad (\text{A.3})$$

o que pode ser escrito como

$$\lambda_k = a + 2b \left(\cos \frac{2\pi k}{n} + \cos \frac{4\pi k}{n} + \dots + \cos \frac{2N\pi k}{n} \right), \quad k = 0, 1, \dots, n-1. \quad (\text{A.4})$$

Portanto,

$$\lambda_k = a + b \left[D_N \left(\frac{2\pi k}{n} \right) - 1 \right], \quad k = 0, 1, \dots, n-1; \quad (\text{A.5})$$

onde $D_N(x) = \frac{\sin[x(N+1/2)]}{\sin x/2}$.

A seguir, vamos calcular os n^2 autovalores das matrizes dadas em (2.22) e (2.28), fazendo uso do seguinte teorema provado por Friedman em [8]:

Teorema. *Seja $H = \text{circ}(A_0, A_1, \dots, A_{n-1})$, onde A_0, \dots, A_{n-1} são matrizes quadradas. Considere as n matrizes $T_k = \sum_{j=0}^{n-1} A_j (\epsilon_k)^j$, $k = 0, \dots, n-1$. Então o polinômio característico da matriz H é o produto dos polinômios característicos das matrizes T_k , $k = 0, 1, \dots, n$.*

A matriz dada em (2.22) é da forma

$$DG(X^*) = \text{circ}(A, B_N, B_{N-1}, \dots, B_1, 0, \dots, 0, B_1, \dots, B_N), \quad (\text{A.6})$$

onde

$$A = \text{circ}(a, b, \dots, b, 0, \dots, 0, b, \dots, b) \quad (\text{A.7})$$

e

$$B_k = \text{circ}(b, b, \dots, b, 0, \dots, 0, b, \dots, b), \quad k = 1, 2, \dots, N \quad (\text{A.8})$$

Seja $\theta = 2\pi j/n$, $j = 0, 1, \dots, n-1$. Calculando as matrizes auxiliares utilizadas no teorema de Friedman, obtemos

$$T(\theta) = A + B_N(e^{i\theta} + e^{(n-1)i\theta}) + \dots + B_1(e^{iN\theta} + e^{i(n-N)\theta}), \quad (\text{A.9})$$

o que pode ser simplificado por

$$T(\theta) = A + 2(B_N \cos \theta + B_{N-1} \cos 2\theta + \dots + B_1 \cos N\theta). \quad (\text{A.10})$$

Como A, B_1, B_2, \dots, B_N são matrizes circulares $n \times n$, usando suas definições e um pouco de álgebra temos

$$T(\theta) = \text{circ}(a + b[D_N(\theta) - 1], bD_{N-1}(\theta), \dots, bD_0(\theta), 0, \dots, 0, bD_{N-1}(\theta), \dots, bD_0(\theta)), \quad (\text{A.11})$$

Agora podemos fazer uso da fórmula utilizada anteriormente para os autovalores de uma matriz circular

$$\lambda_k = a + b[D_N(\theta) - 1] + bD_{N-1}(\theta)(\epsilon_k + \epsilon_k^{n-1}) + bD_{N-2}(\theta)(\epsilon_k^2 + \epsilon_k^{n-2}) + \dots + bD_0(\theta)(\epsilon_k^n + \epsilon_k^{n-N}) \quad (\text{A.12})$$

com $k = 0, 1, \dots, n-1$. Simplificando e lembrando que $\theta = \frac{2\pi j}{n}$, obtemos

$$\begin{aligned} \lambda_{jk} &= a + b \left[D_N \left(\frac{2\pi j}{n} \right) - 1 \right] + 2b \left[D_{N-1} \left(\frac{2\pi j}{n} \right) \cos \frac{2\pi k}{n} \right. \\ &\quad \left. + D_{N-2} \left(\frac{2\pi j}{n} \right) \cos \frac{4\pi k}{n} + \dots + D_0 \left(\frac{2\pi j}{n} \right) \cos \frac{2N\pi k}{n} \right] \quad (\text{A.13}) \\ & \quad j = 0, 1, \dots, n-1, \quad k = 0, 1, \dots, n-1. \end{aligned}$$

Finalmente vamos calcular os autovalores de (2.28) fazendo uso do teorema de Friedman. Neste caso $DG(X^*)$ possui a forma

$$DG(X^*) = \text{circ}(A, B_N, \dots, B_N, 0, \dots, 0, B_N, \dots, B_N), \quad (\text{A.14})$$

onde A é uma matriz $n \times n$ da forma de (2.16) e B_N é uma matriz da forma dada em (2.23). Este é um caso especial do que foi feito anteriormente, portanto temos

$$T(\theta) = A + 2B_N(\cos \theta + \dots + \cos N\theta) = A + B_N(D_N(\theta) - 1). \quad (\text{A.15})$$

Escrevendo $T(\theta)$ como uma matriz circular

$$T(\theta) = \text{circ}(a + b(D_N(\theta) - 1), bD_N(\theta), \dots, bD_N(\theta), \dots, bD_N(\theta), \dots, bD_N(\theta)). \quad (\text{A.16})$$

Agora, usando a fórmula para os autovalores de uma matriz circulante, temos

$$\lambda_k = a + b(D_N(\theta) - 1) + 2bD_N(\theta) \left(\cos \frac{2\pi k}{n} + \cos \frac{4\pi k}{n} + \dots + \cos \frac{2N\pi k}{n} \right), \quad (\text{A.17})$$

$$k = 0, 1, \dots, n-1;$$

o que pode ser escrito por

$$\lambda_{jk} = a + b \left[D_N \left(\frac{2\pi j}{n} \right) D_N \left(\frac{2\pi k}{n} \right) - 1 \right], \quad (\text{A.18})$$

$$j = 0, 1, \dots, n-1, \quad k = 0, 1, \dots, n-1.$$

APÊNDICE B

Antes de enunciarmos o teorema de Friedman, peça chave para o cálculo dos autovalores da matriz X , são necessárias algumas definições.

Definição. O produto de Kronecker de duas matrizes $A = [a_{ij}]$, $n \times n$ e B é definido por

$$A \otimes B = \begin{bmatrix} a_{11}B & \cdots & \cdots & a_{1n}B \\ a_{21}B & a_{22}B & \cdots & a_{2n}B \\ \vdots & & \ddots & \vdots \\ a_{n1}B & a_{n2}B & \cdots & a_{nn}B \end{bmatrix}.$$

Teorema 1. Se A é uma matriz $n \times n$ com autovalores λ_r , $r = 1, 2, \dots, n$ e B é uma matriz $m \times m$ com autovalores μ_s , $s = 1, 2, \dots, m$ então os autovalores de $A \otimes B$ são $\lambda_r \mu_s$, $r = 1, 2, \dots, n$ e $s = 1, 2, \dots, m$.

Demonstração. Ver [28], pag. 411. □

Definição. Seja Θ uma família de matrizes diagonalizáveis $n \times n$. Dizemos que Θ é simultaneamente diagonalizável se $\exists P$, não singular, tal que $P^{-1}AP$ é diagonal para toda matriz $A \in \Theta$.

Teorema 2. Se Θ é uma família de matrizes circulantes $n \times n$ então Θ é simultaneamente diagonalizável.

Demonstração. Seja A uma matriz $n \times n$ circulante, isto é,

$$A = \begin{bmatrix} a_0 & a_1 & \cdots & a_{n-1} \\ a_{n-1} & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & a_1 \\ a_1 & \cdots & a_{n-1} & a_0 \end{bmatrix}. \quad (\text{B.1})$$

Os autovalores e autovetores de A são respectivamente [28]

$$\lambda_k = \sum_{j=0}^{n-1} \epsilon_k^j$$

e

$$u_k = (1, \epsilon_k, \epsilon_k^2, \dots, \epsilon_k^{n-1})^T, \quad k = 0, 1, \dots, n-1;$$

onde $\epsilon_k = e^{\frac{2\pi k i}{n}}$. Seja a matriz de Fourier F , dada por

$$F = [u_0 \quad u_1 \quad \cdots \quad u_{n-1}] \quad (\text{B.2})$$

Observe que $AF = F\Lambda$, onde $\Lambda = \text{diag}(\lambda_0, \lambda_1, \dots, \lambda_{n-1})$. Além disso, note que a transposta da matriz conjugada de F , \bar{F}^T , satisfaz $\bar{F}^T F = F \bar{F}^T = I$, o que implica que F possui inversa $F^{-1} = \bar{F}^T$ [5]. Logo $A = F\Lambda F^{-1}$. Como F independe de A , o resultado está demonstrado. □

Teorema 3 (Friedman). *Seja $M = A_1 \otimes B_1 + A_2 \otimes B_2 + \dots + A_p \otimes B_p$. Suponha que o conjunto $\Theta = B_1, B_2, \dots, B_p$ é simultaneamente diagonalizável por blocos, isto é, $\exists P$ tal que*

$$P^{-1}B_kP = \begin{bmatrix} Q_{k1} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & Q_{kn} \end{bmatrix}, k = 1, 2, \dots, p$$

Então todo autovalor de $H_j = A_1 \otimes Q_{1j} + A_2 \otimes Q_{2j} + \dots + A_p \otimes Q_{pj}$, $j = 1, 2, \dots, n$ é autovalor de M , e reciprocamente, todo autovalor de M é autovalor de alguma das matrizes H_j .

Demonstração. Ver [8]. □

Observe que o teorema de Friedman é obviamente válido se a família Θ for simultaneamente diagonalizável, ou seja, se os blocos Q_{k1}, \dots, Q_{kn} forem escalares (justamente os autovalores de B_k). Agora estamos aptos para estimar os autovalores de $J = J(W^*)$. Claramente a matriz J pode ser escrita por

$$J = P_1 \otimes A_1 + \dots + P_N \otimes A_N + Q_1 \otimes B_1 + \dots + Q_{N-1} \otimes B_{N-1},$$

onde

$$(P_l)_{ij} = \begin{cases} 1 & (i, j) = (1, l) \\ 0 & \text{c.c} \end{cases}$$

$$(Q_k)_{ij} = \begin{cases} 1 & (i, j) = (k+1, k) \\ 0 & \text{c.c} \end{cases}$$

Pelo Teorema 2, $\Theta = A_1, \dots, A_N, B_1, \dots, B_{N-1}$ forma uma família simultaneamente diagonalizável tal que

$$F^{-1}A_lF = \text{diag}(\lambda_0^l, \lambda_1^l, \dots, \lambda_{n-1}^l), \quad l = 1, \dots, N$$

$$F^{-1}B_kF = \text{diag}(\nu_0^k, \nu_1^k, \dots, \nu_{n-1}^k), \quad k = 1, \dots, N-1$$

onde F é a matriz de Fourier (B.2), λ_j^l , $j = 0, \dots, n-1$ são os autovalores de A_l e ν_j^k , $j = 0, \dots, n-1$ são os autovalores de B_k . Pelo teorema de Friedman os autovalores de J são os autovalores de

$$H_j = P_1 \otimes \lambda_j^1 + \dots + P_N \otimes \lambda_j^N + Q_1 \otimes \nu_j^1 + \dots + Q_{N-1} \otimes \nu_j^{N-1}, \quad j = 0, \dots, n-1;$$

ou seja,

$$H_j = \begin{bmatrix} \lambda_j^1 & \lambda_j^2 & \dots & \lambda_j^{N-1} & \lambda_j^N \\ \nu_j^1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & \nu_j^2 & 0 & & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & \nu_j^{N-1} & 0 \end{bmatrix}, \quad j = 0, \dots, n-1.$$

Para obter o espectro das matrizes H_j , vamos nos valer da seguinte propriedade

$$H_j v_j = \sigma_j v_j, \quad v_j = (v_j^1, \dots, v_j^N)^T,$$

onde v_j representa o autovetor associado com autovalor σ_j de H_j . Isto fornece o sistema

$$\begin{aligned} \lambda_j^1 v_j^1 + \lambda_j^2 v_j^2 + \dots + \lambda_j^{N-1} v_j^{N-1} + \lambda_j^N v_j^N &= \sigma_j v_j^1 \\ \nu_j^1 v_j^1 &= \sigma_j v_j^2 \\ \nu_j^2 v_j^2 &= \sigma_j v_j^3 \\ \vdots &= \vdots \\ \nu_j^{N-1} v_j^{N-1} &= \sigma_j v_j^N \end{aligned} \quad (\text{B.3})$$

com um pouco de álgebra obtemos que

$$\frac{\lambda_j^1}{\sigma} + \sum_{l=2}^N \frac{\lambda_j^l \prod_{k=1}^{l-1} \nu_j^k}{\sigma^l} = 1.$$

Os autovalores λ_j^l de A_l e ν_j^k de B_k podem ser calculados através da fórmula (A.2) do Apêndice A, sendo dados por

$$\begin{aligned} \lambda_j^l &= \alpha_l + \beta_l \left(\frac{\sin \frac{3\pi j}{n}}{\sin \frac{\pi j}{n}} - 1 \right) = \alpha_l + \beta_l \left(4 \cos^2 \frac{\pi j}{n} - 2 \right), \quad j = 0, \dots, n-1; \\ \nu_j^k &= \gamma_k + \xi_k \left(\frac{\sin \frac{3\pi j}{n}}{\sin \frac{\pi j}{n}} - 1 \right) = \gamma_k + \xi_k \left(4 \cos^2 \frac{\pi j}{n} - 2 \right), \quad j = 0, \dots, n-1. \end{aligned}$$

APÊNDICE C TESTE DE JURY

Teorema 1 (Teste de Jury). *Seja A uma matriz $n \times n$ com polinômio característico*

$$p(\lambda) = \lambda^n + a_1\lambda^{n-1} + \cdots + a_{n-1}\lambda + a_n.$$

Considere

$$\begin{aligned}
 b_n &= 1 - a_n^2 \\
 b_{n-1} &= a_1 - a_n a_{n-1} \\
 &\vdots \\
 b_{n-k} &= a_k - a_n a_{n-k} \\
 &\vdots \\
 b_1 &= a_{n-1} - a_n a_1 \\
 c_n &= b_n^2 - b_1^2 \\
 c_{n-1} &= b_n b_{n-1} - b_1 b_2 \\
 &\vdots \\
 c_{n-k} &= b_n b_{n-k} - b_1 b_{k+1} \\
 &\vdots \\
 c_2 &= b_n b_2 - b_1 b_{n-1} \\
 d_n &= c_n^2 - c_2^2 \\
 d_{n-1} &= c_n c_{n-1} - c_2 c_3 \\
 &\vdots \\
 d_{n-k} &= c_n c_{n-k} - c_2 c_{k+2} \\
 &\vdots \\
 d_3 &= c_n c_3 - c_2 c_{n-1}
 \end{aligned} \tag{C.1}$$

O número de equações em cada bloco diminui a cada estágio até restarem 3 equações no último bloco,

$$\begin{aligned}
 q_n &= p_n^2 - p_{n-3}^2 \\
 q_{n-1} &= p_n p_{n-1} - p_{n-3} p_{n-2} \\
 q_{n-2} &= p_n p_{n-2} - p_{n-3} p_{n-1}.
 \end{aligned} \tag{C.2}$$

Todos os autovalores λ de A satisfazem $|\lambda| < 1$ se e somente se as três condições abaixo são satisfeitas

$$(i) \quad p(1) > 0$$

$$(ii) \quad (-1)^n p(-1) > 0$$

(iii)

$$\begin{aligned} |a_n| &< 1 \\ |b_n| &> b_1 \\ |c_n| &> c_2 \\ |d_n| &> d_3 \\ &\vdots \\ |q_n| &> |q_{n-2}| \end{aligned}$$

Demonstração. Ver [23, 30].

□

APÊNDICE D

Seja M uma matriz $n \times n$ da forma dada por (4.8) e λ o autovalor associado ao autovetor $v = (v_1, v_2, \dots, v_n)^T$. A equação $Mv = \lambda v$ pode ser escrita por

$$(1 - \frac{3\mu}{2})v_1 - \frac{\mu}{2}v_3 - \frac{\mu}{2}v_4 - \dots - \frac{\mu}{2}v_n = \lambda v_1 \quad (\text{D.1})$$

$$\frac{\mu}{2}v_{k-1} + (1 - \mu)v_k + \frac{\mu}{2}v_{k+1} = \lambda v_k, \quad k = 2, 3, \dots, n-1 \quad (\text{D.2})$$

$$-\frac{\mu}{2}v_1 - \frac{\mu}{2}v_3 - \frac{\mu}{2}v_4 - \dots - \frac{\mu}{2}v_{n-2} + (1 - \frac{3\mu}{2})v_n = \lambda v_n \quad (\text{D.3})$$

Em (D.2) procuramos por soluções da forma σ^k . Portanto,

$$\frac{\mu}{2}\sigma^{k-1} + (1 - \mu)\sigma^k + \frac{\mu}{2}\sigma^{k+1} = \lambda\sigma^k, \quad (\text{D.4})$$

fornecendo a equação característica

$$\frac{\mu}{2}\sigma^2 + (1 - \mu - \lambda)\sigma + \frac{\mu}{2} = 0. \quad (\text{D.5})$$

A linearidade em (D.2) permite-nos escrevermos a solução geral por

$$v_k = A(\lambda)\sigma_1^k(\lambda) + B(\lambda)\sigma_2^k(\lambda), \quad (\text{D.6})$$

dado que $\sigma_1(\lambda) \neq \sigma_2(\lambda) \neq 1$. Para que (D.1) seja satisfeita, impomos a condição de contorno

$$(1 - \frac{3\mu}{2})v_1 - \frac{\mu}{2}v_3 - \frac{\mu}{2}v_4 - \dots - \frac{\mu}{2}v_n = \lambda v_1 = \frac{\mu}{2}v_0 + (1 - \mu)v_1 + \frac{\mu}{2}v_2, \quad (\text{D.7})$$

que pode ser simplificado a

$$v_0 = -(v_1 + v_2 + \dots + v_n). \quad (\text{D.8})$$

Impondo condição de contorno similar a v_{n+1} ,

$$v_{n+1} = -(v_1 + v_2 + \dots + v_n), \quad (\text{D.9})$$

e substituindo (D) em (D.7) e (D.8) temos

$$\begin{aligned} v_0 &= -A\sigma_1 \frac{(1-\sigma_1^n)}{1-\sigma_1} - B\sigma_2 \frac{(1-\sigma_2^n)}{1-\sigma_2} \\ v_{n+1} &= A\sigma_1 \frac{(1-\sigma_1^n)}{1-\sigma_1} + B\sigma_2 \frac{(1-\sigma_2^n)}{1-\sigma_2}. \end{aligned} \quad (\text{D.10})$$

Fazendo $k = 0$ e $k = n + 1$ em (D) e combinando com (D.9) obtemos

$$\begin{aligned} A + B &= -A\sigma_1 \frac{(1-\sigma_1^n)}{1-\sigma_1} - B\sigma_2 \frac{(1-\sigma_2^n)}{1-\sigma_2} \\ A\sigma_1^{n+1} + B\sigma_2^{n+1} &= A\sigma_1 \frac{(1-\sigma_1^n)}{1-\sigma_1} + B\sigma_2 \frac{(1-\sigma_2^n)}{1-\sigma_2}. \end{aligned} \quad (\text{D.11})$$

Da primeira das equações acima obtemos

$$A = B \left(\frac{1 + \sigma_2 \frac{1-\sigma_2^n}{1-\sigma_2}}{1 + \sigma_1 \frac{1-\sigma_1^n}{1-\sigma_1}} \right) \quad (\text{D.12})$$

e somando ambas as equações a (D.10) obtemos

$$A(1 - \sigma_1^{n+1}) = B(\sigma_2^{n+1} - 1). \quad (\text{D.13})$$

Combinando (D.11) e (D.12) temos

$$\frac{(1 - \sigma_1^{n+1})(1 - \sigma_2^{n+1})}{1 - \sigma_2} = \frac{(1 - \sigma_1^{n+1})(\sigma_2^{n+1} - 1)}{1 - \sigma_1} \quad (\text{D.14})$$

Se $\sigma_j^{n+1} \neq 1$, $j = 1, 2$, então (D.14) pode ser simplificada a $\sigma_1 + \sigma_2 = 2$. Mas, da equação característica (D.5), temos que ter $\sigma_1\sigma_2 = 1$. Portanto neste caso $\sigma_1 = \sigma_2 = 1$, o que não é uma solução válida. Assim, ou σ_1^{n+1} ou $\sigma_2^{n+1} = 1$. Mas $\sigma_1\sigma_2 = 1$ e portanto ambos σ_1 e σ_2 tem que ser raízes da unidade de ordem $n + 1$.

Escrevendo $\sigma = \exp(i\frac{2\pi j}{n+1})$, $j = 1, 2, \dots, n$, (excluindo $j = 0$ pois neste caso $\sigma = 1$) e substituindo em (D.5) obtemos

$$\frac{\mu}{2} \exp(i\frac{4\pi j}{n+1}) + (1 - \mu) \exp(i\frac{2\pi j}{n+1}) + \frac{\mu}{2} = \lambda \exp(i\frac{2\pi j}{n+1}). \quad (\text{D.15})$$

Dividindo por $\exp(i\frac{2\pi j}{n+1})$ e simplificando, finalmente obtemos

$$\lambda = 1 - \mu + \mu \cos(\frac{2\pi j}{n+1}), \quad j = 1, 2, \dots, n. \quad (\text{D.16})$$

APÊNDICE E NÚMERO DE LYAPUNOV

Considere um mapa contínuo

$$x_{t+1} = f(x_t). \quad (\text{E.1})$$

A órbita de um ponto inicial x_0 é dada por

$$\{x_0, f(x_0), f^2(x_0), f^3(x_0), \dots\}, \quad (\text{E.2})$$

onde $f^2(x_0) = f(f(x_0)) = x_1$, $f^3(x_0) = f(f(f(x_0))) = x_2$, \dots . Similarmente, uma órbita próxima de x_0 , com ponto inicial $x_0 + h$, é dada por

$$\{x_0 + h, f(x_0 + h), f^2(x_0 + h), f^3(x_0 + h), \dots\}. \quad (\text{E.3})$$

Para h suficientemente pequeno, podemos aproximar o erro entre as órbitas de x_0 e $x_0 + h$ através de

$$\begin{aligned} f(x_0 + h) - f(x_0) &\approx hf'(x_0) \\ f^2(x_0 + h) - f^2(x_0) &\approx hf^2'(x_0) = hf'(f(x_0))f'(x_0) = hf'(x_1)f'(x_0) \\ f^3(x_0 + h) - f^3(x_0) &\approx hf^3'(x_0) = hf'(f^2(x_0))f^2'(x_0) = hf'(x_2)f'(x_1)f'(x_0) \\ &\vdots \\ f^n(x_0 + h) - f^n(x_0) &\approx hf^n'(x_0) = hf'(x_{n-1}) \dots f'(x_1)f'(x_0). \end{aligned} \quad (\text{E.4})$$

Denotando por δ_n a distância entre as órbitas de x_0 e $x_0 + h$ na n -ésima etapa,

$$\delta_0 = |f^0(x_0 + h) - f^0(x_0)| = |x_0 + h - x_0| = |h|, \quad (\text{E.5})$$

$$\delta_n = |f^n(x_0 + h) - f^n(x_0)| \approx |f'(x_0)f'(x_1) \dots f'(x_{n-1})|\delta_0, \quad (\text{E.6})$$

e escrevendo

$$L = |f'(x_0)f'(x_1) \dots f'(x_{n-1})|^{\frac{1}{n}} \quad (\text{E.7})$$

temos

$$\delta_n \approx L^n \delta_0 \Leftrightarrow \delta_{n+1} \approx L \delta_n \quad (\text{E.8})$$

Portanto, definindo o número de Lyapunov por

$$L = \lim_{n \rightarrow \infty} |f'(x_0)f'(x_1) \dots f'(x_{n-1})|^{\frac{1}{n}}. \quad (\text{E.9})$$

temos que L representa o fator multiplicativo médio de propagação do erro entre as órbitas de x_0 e $x_0 + h$. Assim, se $L < 1$, temos que as órbitas aproximam-se cada vez mais; se $L = 1$, a distância inicial h é preservada e se $L > 1$, a distância entre as órbitas cresce exponencialmente a uma taxa média de $\lambda = \ln L$ (exponente de Lyapunov).

