

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

**Instabilidade de Turing e
Sincronismo em Redes de
Populações Acopladas**

por

Ana Luisa Rempel

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

Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro da Silva
Orientador

Porto Alegre, Junho de 2007.

CIP - CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

Rempel, Ana Luisa

Instabilidade de Turing e Sincronismo em Redes de Populações Acopladas / Ana Luisa Rempel.—Porto Alegre: PPG-MAp da UFRGS, 2007.

75 p.: il.

Dissertação (mestrado) —Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Porto Alegre, 2007.

Orientador: Silva, Jacques Aveline Loureiro da

Dissertação: Matemática Aplicada
metapopulação, estabilidade, migração dependente da densidade, sincronização, caos

Instabilidade de Turing e Sincronismo em Redes de Populações Acopladas

por

Ana Luisa Rempel

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:

Prof^a. Dr^a. Diomar C. Mistro
CCNE/UFSM

Prof. Dr. Luiz Alberto D. Rodrigues
CCNE/UFSM

Prof^a. Dr^a. Maria Cristina Varriale
PPGMAp/IM/UFRGS

Dissertação apresentada e aprovada em
29 de Junho de 2007.

Prof^a. Dr^a. Maria Cristina Varriale, Ph.D.
Coordenador

Aos meus pais,
Luís Carlos e Ana Julia
À minha irmã,
Ana Caroline
Ao meu noivo,
Adriano

AGRADECIMENTOS

A toda minha família pelo incentivo e confiança.

Ao meu noivo pelo apoio incondicional e paciência.

A todos colegas pelo auxílio e aprendizagem.

Ao meu orientador Jacques A. L. da Silva pela orientação.

A professora Maria Cristina Varriale pela compreensão e incentivo.

À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior) pelo apoio financeiro.

Ao Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada pela oportunidade.

Conteúdo

LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE SÍMBOLOS	xiv
RESUMO	xv
ABSTRACT	xvii
1 INTRODUÇÃO	1
1.1 O modelo	5
2 A INSTABILIDADE DE TURING	9
2.1 Análise da estabilidade	10
2.1.1 Exemplos	17
2.2 Comparação entre o modelo globalmente conectado e o localmente conectado	22
2.3 Região caótica envolvendo dois sítios	25
2.4 Evolução no tempo para 30 sítios	32
2.5 Expoentes de Lyapunov para n sítios	47
2.6 Conclusões	50
3 ESTABILIDADE DO ESTADO SÍNCRONO	52
3.1 Critério para Estabilidade do Estado Síncrono	53
3.2 Simulações Numéricas	63
3.3 Conclusões	67
4 CONCLUSÕES E SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS	68
APÊNDICE A CÁLCULO NUMÉRICO DOS EXPOENTES DE LYAPUNOV	70

BIBLIOGRAFIA **72**

Lista de Figuras

Figura 1.1	Vizinhança tipo anel cíclico com $N = 1$ (conexão local), $N = 2$ e conexão global.	7
Figura 1.2	Vizinhança de Moore: (a) com $N = 1$, (b) com $N = 2$ e Vizinhança de Von Neumann: (c) com $N = 1$, (d) com $N = 2$	8
Figura 2.1	Gráficos das funções $y = 1 - \beta_i x $ para $i = 0, i = 1, \dots, i = n - 1$	15
Figura 2.2	Região de estabilidade (clara) e de instabilidade na presença de migração (sombreada) do sistema em função dos parâmetros $f'(x^*)$ e $\phi'(x^*)$, onde $\eta = \frac{2}{\max \beta_i}$, $i = 0, 1, \dots, n - 1$	16
Figura 2.3	(a) Gráfico da função Exponencial Logística para $r = 0.7$, $r = 1$ e $r = 1.9$. (b) Diagrama de Bifurcação da função Exponencial Logística: O ponto-fixa que existe para baixos valores do parâmetro r dá lugar a uma órbita de período 2 no ponto $r = 2$ e conforme aumentamos o valor de r a órbita torna-se periódica e em seguida caótica.	17
Figura 2.4	(a) Gráfico da função de Beverton-Holt para $r = 1.5$, $r = 2.5$ e $r = 3.5$. (b) Diagrama de Bifurcação: ponto-fixa estável para qualquer valor de r , $x^* = 0$ para $0 < r < 1$	19
Figura 2.5	(a) $\mu(x)$ para $\beta = 5$, $\beta = 15$ e $\beta = 50$. (b) $\mu(x)$ para $\beta = -5$, $\beta = -15$ e $\beta = -50$	20
Figura 2.6	Região de instabilidade (sombreada) gerada pela migração em função dos parâmetros r e β para (a) Função exponencial logística onde $\rho = \frac{8}{\alpha \max \beta_j} - 2$ (b) Função de Beverton-Holt: Ambas simulações foram feitas para $\alpha = 0,75$	22
Figura 2.7	Comparação da região de estabilidade do modelo localmente conectado com o globalmente conectado: a região cinza escuro representa a região de instabilidade do sistema do modelo globalmente conectado e a união desta com a região cinza claro representa a região de instabilidade do modelo localmente conectado.	25
Figura 2.8	Atratores caóticos para Exponencial Logística: a) $r = 1,6$, $\alpha = 0,75$ e $\beta > 0$; b) $r = 1,4$, $\alpha = 0,75$ e $\beta > 0$; c) $r = 0,9$, $\alpha = 0,75$ e $\beta > 0$. Para gerar as figuras foram feitas 60000 iterações e plotadas as últimas 5000.	26

- Figura 2.9 Atratores caóticos para a Exponencial Logística: a) $r = 1,6$, $\alpha = 0,75$ e $\beta < 0$; b) $r = 1,4$, $\alpha = 0,75$ e $\beta < 0$; c) $r = 0,4$, $\alpha = 0,75$ e $\beta < 0$; d) $r = 0,9$, $\alpha = 0,75$ e $\beta < 0$. Para gerar as figuras foram feitas 60000 iterações e plotadas as últimas 5000. 27
- Figura 2.10 Atratores caóticos para a função de Beverton-Holt: $\beta > 0$: (a) $r = 1,93$, $\alpha = 0,9$ e $\beta > 0$; b) $r = 1,95$, $\alpha = 0,9$ e $\beta < 0$; c) $r = 1,97$, $\alpha = 0,9$ e $\beta < 0$. Para gerar as figuras foram feitas 60000 iterações e plotadas as últimas 5000. 28
- Figura 2.11 A delimitação central indica os valores dos parâmetros r e β para os quais o sistema permanece estável mesmo com migração e na região restante estão os valores dos parâmetros r e β para os quais o sistema se torna instável com a presença de migração. A região escura indica os valores dos parâmetros r e β para os quais a presença de migração dependente da densidade torna o sistema caótico. O gráfico foi obtido plotando os valores de r e β para os quais os expoentes de Lyapunov são maiores que zero. Isto foi feito para (a) $\alpha = 0,3$, (b) $\alpha = 0,55$, (c) $\alpha = 0,75$ e (d) $\alpha = 0,9$. 30
- Figura 2.12 A região escura indica os valores de r e β para os quais a migração gera caos para (a) $\alpha = 0,75$ e (b) $\alpha = 0,9$ no modelo com a Função de Beverton-Holt. O gráfico foi obtido plotando os valores de r e β para os quais os expoentes de Lyapunov são maiores que zero 31
- Figura 2.13 Exemplo da configuração dos gráficos espaço-tempo. A célula (t, k) é pintada de preto se $x_t^k \geq x^*$ e é pintada de branco se $x_t^k < x^*$ 33
- Figura 2.14 Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão local com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta > 0$ e $r > 1$: (a) $\beta = 65$ e $r = 1,3$ (b) $\beta = 65$ e $r = 1,5$ (c) $\beta = 65$ e $r = 1,7$ (d) $\beta = 50$ e $r = 1,3$ (e) $\beta = 50$ e $r = 1,5$ (f) $\beta = 50$ e $r = 1,7$ (g) $\beta = 15$ e $r = 1,3$ (h) $\beta = 15$ e $r = 1,5$ (i) $\beta = 15$ e $r = 1,7$ (de cima para baixo $\beta = 65, \beta = 50, \beta = 15$ da esquerda para direita $r = 1,3, r = 1,5, r = 1,7$). 35
- Figura 2.15 Séries temporais: (a) sítio 30 do caso da Figura 2.14(g); (b) sítio 25 do caso da Figura 2.14(h); (c) sítio 30 do caso da figura 2.14(h). 36

- Figura 2.16 Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão local com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta < 0$ e $r > 1$: (a) $\beta = -15$ e $r = 1,3$ (b) $\beta = -15$ e $r = 1,5$ (c) $\beta = -15$ e $r = 1,7$ (d) $\beta = -50$ e $r = 1,3$ (e) $\beta = -50$ e $r = 1,5$ (f) $\beta = -50$ e $r = 1,7$ (g) $\beta = -65$ e $r = 1,3$ (h) $\beta = -65$ e $r = 1,5$ (i) $\beta = -65$ e $r = 1,7$ (de cima para baixo, $\beta = -15, \beta = -50, \beta = -65$; da esquerda para direita, $r = 1,3, r = 1,5, r = 1,7$). 37
- Figura 2.17 Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão local com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta > 0$ e $r < 1$: (a) $\beta = 65$ e $r = 0,2$ (b) $\beta = 65$ e $r = 0,5$ (c) $\beta = 65$ e $r = 0,9$ (d) $\beta = 50$ e $r = 0,2$ (e) $\beta = 50$ e $r = 0,5$ (f) $\beta = 50$ e $r = 0,9$ (g) $\beta = 15$ e $r = 0,2$ (h) $\beta = 15$ e $r = 0,5$ (i) $\beta = 15$ e $r = 0,9$ (de cima para baixo, $\beta = 65, \beta = 50, \beta = 15$; da esquerda para direita, $r = 0,2, r = 0,5, r = 0,9$). 39
- Figura 2.18 Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão local com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta < 0$ e $r < 1$: (a) $\beta = -15$ e $r = 0,2$ (b) $\beta = -15$ e $r = 0,5$ (c) $\beta = -15$ e $r = 0,9$ (d) $\beta = -50$ e $r = 0,2$ (e) $\beta = -50$ e $r = 0,5$ (f) $\beta = -50$ e $r = 0,9$ (g) $\beta = -65$ e $r = 0,2$ (h) $\beta = -65$ e $r = 0,5$ (i) $\beta = -65$ e $r = 0,9$ (de cima para baixo, $\beta = -15, \beta = -50, \beta = -65$; da esquerda para direita, $r = 0,2, r = 0,5, r = 0,9$). 40
- Figura 2.19 Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão global com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta > 0$ e $r > 1$: (a) $\beta = 65$ e $r = 1,3$ (b) $\beta = 65$ e $r = 1,5$ (c) $\beta = 65$ e $r = 1,7$ (d) $\beta = 50$ e $r = 1,3$ (e) $\beta = 50$ e $r = 1,5$ (f) $\beta = 50$ e $r = 1,7$ (g) $\beta = 15$ e $r = 1,3$ (h) $\beta = 15$ e $r = 1,5$ (i) $\beta = 15$ e $r = 1,7$ (de cima para baixo, $\beta = 65, \beta = 50, \beta = 15$; da esquerda para direita, $r = 1,3, r = 1,5, r = 1,7$). 41
- Figura 2.20 Séries temporais: (a) qualquer sítio do caso da figura 2.19(g); (b) sítio 15 do caso da figura 2.19(h). 42

- Figura 2.21 Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão global com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta < 0$ e $r > 1$: (a) $\beta = -15$ e $r = 1,3$ (b) $\beta = -15$ e $r = 1,5$ (c) $\beta = -15$ e $r = 1,7$ (d) $\beta = -50$ e $r = 1,3$ (e) $\beta = -50$ e $r = 1,5$ (f) $\beta = -50$ e $r = 1,7$ (g) $\beta = -65$ e $r = 1,3$ (h) $\beta = -65$ e $r = 1,5$ (i) $\beta = -65$ e $r = 1,7$ (de cima para baixo, $\beta = -15, \beta = -50, \beta = -65$; da esquerda para direita, $r = 1,3, r = 1,5, r = 1,7$). 43
- Figura 2.22 Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão global com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta > 0$ e $r < 1$: (a) $\beta = 65$ e $r = 0,2$ (b) $\beta = 65$ e $r = 0,5$ (c) $\beta = 65$ e $r = 0,9$ (d) $\beta = 50$ e $r = 0,2$ (e) $\beta = 50$ e $r = 0,5$ (f) $\beta = 50$ e $r = 0,9$ (g) $\beta = 15$ e $r = 0,2$ (h) $\beta = 15$ e $r = 0,5$ (i) $\beta = 15$ e $r = 0,9$ (de cima para baixo, $\beta = 65, \beta = 50, \beta = 15$; da esquerda para direita, $r = 0,2, r = 0,5, r = 0,9$). 44
- Figura 2.23 Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão global com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta < 0$ e $r < 1$: (a) $\beta = -15$ e $r = 0,2$ (b) $\beta = -15$ e $r = 0,5$ (c) $\beta = -15$ e $r = 0,9$ (d) $\beta = -50$ e $r = 0,2$ (e) $\beta = -50$ e $r = 0,5$ (f) $\beta = -50$ e $r = 0,9$ (g) $\beta = -65$ e $r = 0,2$ (h) $\beta = -65$ e $r = 0,5$ (i) $\beta = -65$ e $r = 0,9$ (de cima para baixo, $\beta = -15, \beta = -50, \beta = -65$; da esquerda para direita, $r = 0,2, r = 0,5, r = 0,9$). 45
- Figura 2.24 A delimitação central indica que na região central estão os valores dos parâmetros r e β para os quais o sistema permanece estável mesmo com migração e na região restante estão os valores dos parâmetros r e β para os quais o sistema se torna instável com a presença de migração. A região escura indica os valores dos parâmetros r e β para os quais a presença de migração dependente da densidade torna o sistema caótico. O gráfico foi obtido plotando os valores de r e β para os quais os expoentes de Lyapunov são maiores que zero. Isto foi feito com conexão local para a função Exponencial Logística para $\alpha = 0,75$ com (a) $n = 2$, (b) $n = 4$, (c) $n = 10$ e (d) $n = 15$ 48

Figura 2.25	A delimitação central indica que na região central estão os valores dos parâmetros r e β para os quais o sistema permanece estável mesmo com migração e na região restante estão os valores dos parâmetros r e β para os quais o sistema se torna instável com a presença de migração. A região escura indica os valores dos parâmetros r e β para os quais a presença de migração dependente da densidade torna o sistema caótico. O gráfico foi obtido plotando os valores de r e β para os quais os expoentes de Lyapunov são maiores que zero. Isto foi feito com conexão global para a função Exponencial Logística para $\alpha = 0,75$ com (a) $n = 4$ e (b) $n = 10$	49
Figura 3.1	Função $\delta(x)$ de Dirac onde a medida é zero, se o intervalo não contém x^* , e um, se contém x^* .	61
Figura 3.2	Função $\rho(x)$ onde a medida é $\frac{1}{2}$, se o intervalo contém o ponto p ou o ponto q , e zero, caso contrário.	62
Figura 3.3	$L\Lambda$ em função de r num anel de 10 sítios com acoplamento local e $\alpha = 0,75$ (a) $\beta = 0,5$; (b) $\beta = 1$; (c) $\beta = 10$; (d) $\beta = 100$; (e) $\beta = -0,5$; (f) $\beta = -1$; (g) $\beta = -10$; (h) $\beta = -100$. A linha horizontal em cada figura identifica $L\Lambda = 1$, ou seja, para os valores de r plotados acima desta linha não há sincronização. Nos gráficos onde não aparece esta reta, todos os pontos plotados estão abaixo de $\Lambda = 1$.	65
Figura 3.4	$L\Lambda$ em função de r num anel de 10 sítios com acoplamento global e $\alpha = 0.75$ (a) $\beta = 0.5$; (b) $\beta = 1$; (c) $\beta = 10$; (d) $\beta = 100$; (e) $\beta = -0.5$; (f) $\beta = -1$; (g) $\beta = -10$; (h) $\beta = -100$. A linha horizontal em cada figura identifica $L\Lambda = 1$, ou seja, para os valores de r plotados acima desta linha não há sincronização. Nos gráficos onde não aparece esta reta, todos os pontos plotados estão abaixo de $\Lambda = 1$.	65
Figura 3.5	Λ em função de r num anel de 10 sítios com $\alpha = 0.75$ e $\beta = 0.5$ para (a) acoplamento local, (b) acoplamento global e (c) acoplamento local acima e acoplamento global abaixo.	66
Figura 3.6	$L\Lambda$ em função de β num anel de 10 sítios com acoplamento local e $\alpha = 0,75$ (a) $r = 2,7$, (b) $r = 2,8$, (c) $r = 3,2$, (d) $r = 3,6$. Acoplamento global, $r = 2,7$, (e) $\alpha = 0,3$, (f) $\alpha = 0,75$; E para $r = 3,6$ (g) $\alpha = 0,3$, (h) $\alpha = 0,75$. A linha horizontal no gráfico (a) identifica $L\Lambda = 1$, ou seja, para os valores de r plotados acima desta linha não há sincronização. Nos outros gráficos todos os pontos plotados estão abaixo de $\Lambda = 1$.	66

Figura 3.7	$L\Lambda$ em função de β num anel de 10 sítios com acoplamento local e $r = 3, 7$ (a) $\alpha = 0, 3$, (b) $\alpha = 0, 75$	67
------------	---	----

LISTA DE SÍMBOLOS

x_t	população x no tempo t
x_t^k	população x no sítio k no tempo t
$m_{i,j}$	número de indivíduos que migram do sítio i para o sítio j
μ	taxa migratória
c_{ji}	percentual de emigrantes do sítio i que migram para o sítio j
n	número de sítios
\Re	conjunto dos números Reais
$Viz(k)$	conjunto dos vizinhos do sítio k
N	raio da vizinhança
α	taxa migratória máxima
L	número de Lyapunov
$L\Lambda$	número de Lyapunov Transversal

RESUMO

Neste trabalho analisamos os efeitos causados pela migração dependente da densidade em metapopulações, modelada como um sistema de n sítios discretos no tempo e no espaço. A análise é feita em diferentes funções que descrevem a dinâmica local do sistema e, para configuração da rede, trabalhamos com anéis cíclicos. Este trabalho trata de dois estudos: a instabilidade de Turing e a sincronização entre os sítios.

A análise da instabilidade de Turing é feita comparando o comportamento do modelo local com o modelo acoplado, numa rede cuja matriz de interação é simétrica. Neste estudo foi considerado que o modelo de um único sítio (desacoplado) é estável, portanto toda instabilidade é decorrente da migração. Além disso, comparamos a região de estabilidade do modelo localmente conectado, com a região de estabilidade do modelo globalmente conectado, concluindo que quando a conexão é maior, o sistema tem uma região maior de estabilidade. A fim de determinar para quais parâmetros a migração além de tornar o sistema instável, gera oscilações caóticas, calculamos numericamente os expoentes de Lyapunov. Este cálculo foi feito para vários números de sítios, comparando: o modelo globalmente conectado com o modelo localmente conectado; modelos com diferentes taxas de migração máxima; o modelo onde a migração ocorre por escassez de parceiros (dispersão dependente da densidade negativa) com o modelo onde a migração ocorre por excesso de indivíduos no sítio (dispersão dependente da densidade positiva); e o modelo onde a taxa de reprodução do modelo desacoplado é maior que 1 com o modelo onde a taxa de reprodução do modelo desacoplado é menor que 1.

Na segunda parte estudamos a estabilidade do estado síncrono, que está fortemente correlacionada com a extinção. Pensando em estudar os fatores que levam a população à extinção, obtemos um critério de estabilidade do estado síncrono. Este critério é baseado no cálculo do número de Lyapunov Transversal dos atrato-

res no subespaço invariante de sincronia. Fizemos algumas simulações numéricas, assim como feito para a instabilidade de Turing comparando: o modelo globalmente conectado com o modelo localmente conectado; o modelo onde a migração ocorre por escassez de parceiros com o modelo onde a migração ocorre por excesso de indivíduos no sítio; e para diferentes valores na taxa de reprodução do modelo de um único sítio (desacoplado).

ABSTRACT

In this study we analyse the effects caused by density-dependent dispersal on metapopulations which are modelled as a discrete dynamical system in time and space. The analysis is done using different functional formulations describing the local dynamics while the network configuration used is of a circular type. Two different problems are studied: the Turing instability and the stability of synchronized trajectories. The Turing instability analysis is done comparing the local model behavior with the coupled map lattice with symmetric interactions. We assume the single patch model to be stable, thus any observed instability is caused by the dispersal between patches. Moreover we compare the stability region of a network where the connections are only between the two nearest neighbors sites with globally connected ensembles, and we conclude that the stability region increases when there are more connections between patches. We also computed the Lyapunov exponents of the metapopulation system in order to detect the presence of chaotic dynamics caused by the density-dependent migration. This numerical calculations were performed for various values of n (number of sites), comparing the two nearest neighbors topology with the globally connected interaction system, comparing the migration process that occurs because of lack sexual partners (negative density-dependent dispersal) with the dispersal caused by overpopulated patches (positive density-dependent dispersal), and also comparing metapopulations where the local model presents an intrinsic reproductive rate larger than one with systems where the local dynamics are driven by models with intrinsic reproductive rate less than one.

In the second part we study the stability of synchronized attractors. This is important since synchronization is closely related to the possibility of the metapopulation extinction. We obtained a stability criterion for synchronized attractors. This criterion is based on the computation of the Transversal Lyapunov

number of attractors within the synchronized invariant manifold. We performed numerical simulations as done for the Turing instability study, comparing models with different connection schemes, positive and negative density-dependent dispersal and local models with different behaviors with respect to the intrinsic reproductive rate.

1 INTRODUÇÃO

O interesse na pesquisa em modelos de dinâmica populacional é visivelmente crescente quando nos deparamos com os estudos de Hanski e Gilpin [11], Hassell et al. [15] e Cazelles et al. [4]. Nestes modelos a população, dita metapopulação, é tratada como um conjunto discreto de subpopulações localizadas em fragmentos de habitat, ditos sítios ou *patches*, que são adequados para reprodução e sobrevivência. Cada um destes sítios está cercado por um ambiente hostil e totalmente inadequado para reprodução e sobrevivência.

A conexão entre os sítios é feita através de movimentos migratórios. No contexto deste trabalho, as palavras migração e dispersão serão usadas para descrever o movimento dos indivíduos de um sítio a outro, portanto não há distinção entre elas.

Neste trabalho temos dois objetivos:

- Estudar a Instabilidade de Turing, ou seja, estudar a instabilidade gerada pela migração, considerando que o modelo de um único sítio (desacoplado) é estável;
- Estudar dinâmicas sincronizadas, ou seja, quando todos os sítios da metapopulação, com condições iniciais diferentes, têm exatamente o mesmo número de indivíduos com o passar do tempo, considerando que o modelo local (desacoplado) é instável.

Consideraremos uma população de uma única espécie distribuída em n sítios formando a metapopulação. A população, a cada geração, passa por dois processos distintos: o processo de dinâmica local (reprodução e sobrevivência) e o processo de migração (dispersão). Algumas considerações devem ser observadas:

- As gerações serão tomadas em tempos discretos $t = 0, 1, 2, \dots$ e jamais se entrelaçam (sobrepõem), isto é, os pais não vivem o suficiente para conhecer seus próprios filhos. Exemplos naturais que se enquadram nessa formulação podem ser vistos em Hanski e Gilpin [11];
- A população é composta de indivíduos machos e indivíduos fêmeas para que o processo de reprodução possa ocorrer;
- Deve ser estabelecida uma separação entre os eventos de dinâmica local (reprodução e sobrevivência) e de migração (dispersão), já que segundo Hassell et al. [15] resultados improváveis do ponto de vista biológico podem ocorrer se houver falha na separação destes processos;
- Deve ser estabelecida uma topologia para a rede, isto é, dado um sítio, quais são os seus vizinhos e para onde os indivíduos deste sítio migrarão.
- O processo de migração é de curta duração, e portanto, é razoável supormos que é 100% bem sucedido (não há mortes de indivíduos durante o processo).

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 , cresce de modo independente das demais, e sua dinâmica é dada por

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

onde f é uma função suave que incorpora os processos de reprodução e sobrevivência. 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 .

Agora vamos imaginar a existência de ligações entre as subpopulações, ou seja, vamos considerar a possibilidade dos indivíduos migrarem de seus habitats

para outro sítio da rede. Vamos supor que, a cada geração, após o processo de reprodução e sobrevivência, ocorre um processo migratório entre os sítios. Para cada sítio k , uma fração m_{kj} 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 . Neste caso, estamos considerando apenas a dependência da densidade local.

Consideraremos a topologia da rede, ou seja, dado um sítio definiremos para quais sítios os indivíduos deste podem migrar, e qual a procedência dos indivíduos que chegam a este dado sítio. Desta forma estamos estabelecendo as *vizinhanças* dos sítios. A vizinhança de um sítio k é composta pelos sítios cujos indivíduos chegam até este sítio k , podendo ser definida por:

$$Viz(k) = \{j : m_{jk} \neq 0\}. \quad (1.1)$$

Uma prática bastante comum, que consideraremos, é o uso de interações simétricas, ou seja, tais que $m_{jk}=m_{kj}$.

Estamos considerando 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 (como estudado por De Castro et al. [7]), ou considerando duas espécies que interagem entre si de algum modo (presa-predador, parasita-hospedeiro). Outra possibilidade é a inclusão de uma taxa de mortalidade associada à migração. Além das dificuldades em modelar a metapopulação que emerge ao considerarmos tais aspectos, vários trabalhos destacam a importância do movimento migratório sobre a dinâmica da metapopulação. Entre eles podemos citar os trabalhos de Rohani et al. [25] onde concluíram que, em geral, para modelos de uma única espécie com interação simétrica entre os fragmentos, o movimento migratório com taxa constante não tem nenhuma influência na estabilidade do equilíbrio homogêneo.

Além disso, Ruxton [26] mostrou que o movimento migratório dependente da densidade populacional local poderia gerar instabilidades no equilíbrio do

sistema. Rohani e Ruxton [24] investigaram o efeito da migração constante (independente da densidade) sobre o equilíbrio estável de populações locais num modelo contínuo de metapopulação hospedeiro-parasitóide e mostraram que assimetrias extremas nas frações de dispersão entre as duas espécies podem desestabilizar o equilíbrio estável da metapopulação. Além disso, se as dinâmicas locais são instáveis, então a dispersão não pode gerar estabilidade homogênea. Hassell [14] mostrou que, para populações isoladas com probabilidade de extinção, taxas suficientemente altas de migração podem resultar na persistência da metapopulação. Silva et al. [30] determinaram, para um sistema de n sítios, a região onde a migração dependente da densidade causa instabilidade no sistema de uma única espécie. Huang e Diekmann [16] formularam um modelo contínuo multi-sítios e multi-espécies em que a taxa de migração de uma espécie depende das densidades de algumas outras espécies e, focados na instabilidade de Turing, concluíram que o tipo de interação (competição, mutualismo, predador-presa) entre as espécies importa.

Outros estudos destacam o efeito estabilizador da dispersão, no sentido da sincronização como em Silva et al. [29], Hasler e Maistrenko [13] e Cazelles et al. [5]. Vários trabalhos dão destaque à sincronização, já que, segundo Earn et al. [8], ela está fortemente correlacionada com a extinção da metapopulação. Desta forma os resultados de vários estudos podem levantar informações úteis para evitá-la. Por exemplo, as simulações de dinâmicas simples (mapas logísticos), acopladas pela migração, feitas por Earn et al. [8], dão sustentação à idéia de que oscilações caóticas podem reduzir o grau de sincronismo entre os sítios, reduzindo assim a probabilidade de extinção. Eles também obtiveram um critério analítico simples para a estabilidade de oscilações sincronizadas que se aplica a metapopulações com um número arbitrário de sítios conectados. Estes resultados são generalizados por Silva et al. [27].

O papel da dispersão recebeu muita atenção na última década, mas a maioria dos estudos supõe uma migração independente da densidade. Em Ylikar-

jula et al. [34] pode-se ver uma lista de referências a este respeito. Esta hipótese de migração independente da densidade simplifica bastante o tratamento numérico e analítico dos modelos, mas claramente entra em conflito com as evidências de dispersão dependente da densidade na natureza como em Matthysen [21]. Migração dependente da densidade em modelos de metapopulações foi considerada por Ruxton [26] e Silva et al. [30] em estudos sobre a instabilidade gerada pela migração e formação de padrões, por Ylikarjula et al. [34] que estudou os efeitos do número de sítios e diferentes mecanismos de dispersão e, mais recentemente, por Silva et al. [27] sobre sincronização.

A seguir apresentamos um modelo que descreve a dinâmica da metapopulação e como ocorre este processo. Este modelo será utilizado tanto para a análise da Instabilidade de Turing no capítulo 2 quanto para a da estabilidade do estado síncrono estudada no capítulo 3.

1.1 O modelo

Consideramos n sítios idênticos, numerados por $1, 2, 3, \dots$ e tomamos x_t^j como a população de uma única espécie no sítio j , no tempo t . Na ausência de migração, a dinâmica local de reprodução e sobrevivência para cada sítio j é dada por

$$x_{t+1}^j = f(x_t^j), \quad (1.2)$$

para $t = 0, 1, 2, \dots$, onde f é uma função suave em $[0, \infty)$. Exemplos biologicamente relevantes podem ser encontrados em Hassell [14]. Note que a função f é a mesma para todos os sítios, já que consideramos anteriormente que são idênticos. Supomos também que as gerações jamais se entrelaçam.

Cada um destes sítios está cercado por um ambiente hostil e totalmente inadequado para reprodução e sobrevivência, assim a metapopulação é o conjunto destas populações, ditas locais. Existem dois processos envolvendo a dinâmica da

metapopulação: o processo de reprodução e sobrevivência, dito dinâmica local descrito pela equação 1.2 e o processo de migração (dispersão). A separação entre estes dois processos é importante, de acordo com Hassell et al. [15], pois a falha na separação pode ocasionar resultados improváveis do ponto de vista biológico. Assumimos então que, a cada passo de tempo, a dinâmica local é seguida pela migração. Trabalharemos com uma migração dependente da densidade e para modelarmos este segundo processo, ou seja, a migração, consideramos que uma fração $\mu(x_t^i)$ da população no sítio i parte deste sítio para sítios vizinhos no tempo t , assim $0 < \mu(x) < 1$ para todo x .

Definindo $\phi(x) = x\mu(x)$, vemos que $\phi(x)$ é a densidade exata de migrantes em cada sítio, mais precisamente $\phi(f(x_t^i)) = \mu(f(x_t^i))f(x_t^i)$ é a densidade da população que parte do sítio i no fim do passo de tempo t . Destes indivíduos, a proporção c_{ji} chegará no sítio j no início do passo de tempo $t + 1$. Assim, m_{ij} , a fração que migra do sítio i para o sítio j citada anteriormente será $m_{ij} = c_{ji}\mu$.

Assumimos que o processo de migração seja 100% bem sucedido, ou seja, não há perda de indivíduos durante a migração, assim $\sum_{j=1}^n c_{ji} = 1$ (todos os indivíduos que saem do sítio i chegam em algum sítio j) para todo $i = 1, 2, \dots, n$. Consideramos também que não há migração para o próprio sítio, ou seja, $c_{ii} = 0$. Assim a dinâmica da metapopulação será:

$$x_{t+1}^j = [1 - \mu(f(x_t^j))] f(x_t^j) + \sum_{i \in \text{Viz}(j)} c_{ji} \mu(f(x_t^i)) f(x_t^i), \quad (1.3)$$

ou em termos de $\phi(x)$:

$$x_{t+1}^j = f(x_t^j) - \phi(f(x_t^j)) + \sum_{i \in \text{Viz}(j)} c_{ji} \phi(f(x_t^i)) \quad (1.4)$$

onde $\text{Viz}(j)$ é a vizinhança do sítio j como definido em (1.1). O primeiro termo do lado direito nas equações acima representa os indivíduos que permaneceram no sítio j no tempo t , enquanto o segundo termo representa a soma de todos os migrantes que chegam ao sítio j .

Veja que c_{ji} depende da $Viz(j)$ escolhida, ou seja, precisamos definir a topologia da rede. Para evitar efeitos de fronteira, vários trabalhos utilizam condições de contorno periódicas, ou seja redes em forma de anéis cíclicos ou superfícies toroidais (ver [26], [30]). Para redes em forma de anéis cíclicos a vizinhança é definida por [30] como:

$$Viz(k) = \{1 + [(k + i - 1) \bmod n] : i = -N, \dots, N; i \neq 0\} \quad (1.5)$$

Ou seja, é permitida a migração somente para os $2N$ sítios mais próximos, com o sítio 1 ligado ao sítio n , formando um anel. A Figura 1.1 mostra alguns exemplos. O número de vizinhos de um sítio k é dado por $\#Viz(k) = 2N$ onde N é o raio da vizinhança. Quando $N = 1$, ou seja, só há migração para os dois vizinhos adjacentes, dizemos que a conexão é local. Já quando temos migração para todos os sítios vizinhos, dizemos que a conexão é global e $N = \frac{n-1}{2}$ se n é ímpar ou $N = \frac{n}{2}$ se n é par.

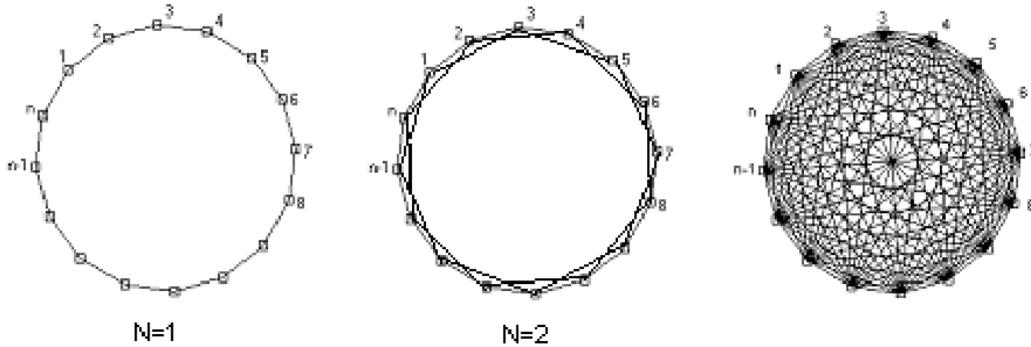


Figura 1.1: Vizinhança tipo anel cíclico com $N = 1$ (conexão local), $N = 2$ e conexão global.

Exemplos de matriz de conexão são dados abaixo, onde além de interações simétricas consideramos que a migração ocorre igualmente para todos os vizinhos. A primeira refere-se a conexão local e a segunda a conexão global.

$$C = \begin{bmatrix} 0 & \frac{1}{2} & 0 & \dots & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \dots & 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{bmatrix}, \quad (1.6)$$

com $i, j = 1, 2, \dots, n$.

$$C = \begin{bmatrix} 0 & \frac{1}{n-1} & \frac{1}{n-1} & \dots & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & 0 & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & 0 & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & \dots & \dots & \frac{1}{n-1} & 0 \end{bmatrix}, \quad (1.7)$$

com $i, j = 1, 2, \dots, n$.

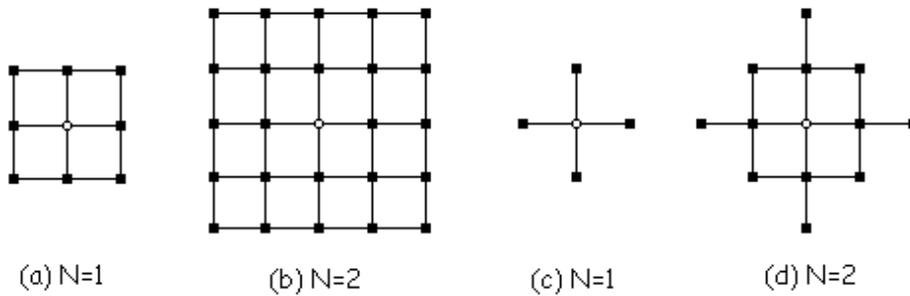


Figura 1.2: Vizinhança de Moore: (a) com $N = 1$, (b) com $N = 2$ e Vizinhança de Von Neumann: (c) com $N = 1$, (d) com $N = 2$.

Para redes em forma de superfície toroidal, as vizinhanças mais utilizadas são as de Moore e de Von Neumann. A vizinhança de Moore é dada por

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

que pode ser vista na figura 1.2, onde o número de vizinhos de um dado sítio (k, l) é dado por $\#Viz(k, l) = 2N(N + 1)$.

2 A INSTABILIDADE DE TURING

O estudo sobre os efeitos da migração em modelos de dinâmica de metapopulações, como vimos na introdução deste trabalho, tem apresentado nos últimos anos um crescimento considerável.

A Instabilidade de Turing ficou conhecida pois um sistema de reação-difusão exibe instabilidade causada pela difusão se o estado estacionário homogêneo é estável para pequenas perturbações na ausência de difusão, mas instável para perturbações espaciais pequenas quando a difusão está presente. Esse mecanismo mostra como padrões de manchas e listras podem ser criados. No contexto biológico, podemos fazer um paralelo do sistema de reação-difusão com um sistema onde espécies interagem e dispersam. Estudos de formação de padrões em modelo presa-predador podem ser vistos em Rodrigues et al. [23]. Neste sentido são necessárias duas espécies e estuda-se os padrões espaciais heterogêneos estáveis.

Neste estudo, tomaremos a Instabilidade de Turing com um conceito um pouco diferente, já que trabalharemos com uma única espécie. A Instabilidade de Turing será verificada se, para populações de uma única espécie isoladas existe estabilidade e, quando há migração, o sistema torna-se instável. Existem vários estudos posteriores ao de Turing neste sentido, por exemplo, Rohani et al. [25], Rohani e Ruxton [24], Ruxton [26], Hanski e Gilpin [12], Hassell [14] e Silva et al. [30].

Neste capítulo, analisaremos os efeitos da migração dependente da densidade na estabilidade do sistema que dará continuidade aos estudos desenvolvidos por Silva et al. [30]. Utilizando o modelo descrito anteriormente no capítulo 1, mostraremos as condições que devem ser satisfeitas para que a migração cause instabilidade no sistema acoplado, considerando que um único sítio (desacoplado) é estável. Em seguida analisaremos exemplos deste modelo utilizando as funções Ex-

ponencial Logística e de Beverton-Holt para a dinâmica local. Na seção 2.2 faremos uma comparação entre o modelo globalmente conectado e localmente conectado. Na seção 2.3 determinamos numericamente as condições para que a migração além de gerar instabilidade, gere caos, utilizando a função exponencial logística para dinâmica local e considerando a interação entre 2 sítios. Esta mesma análise é feita para outros números de sítios na seção 2.5, passando pela seção 2.4 onde observamos os padrões gerados para diferentes parâmetros e para conexões local e global.

2.1 Análise da estabilidade

Utilizando o modelo descrito no capítulo 1, nesta seção mostraremos uma extensão das condições estabelecidas por Silva et al. [30] para que a migração dependente da densidade cause instabilidade no sistema. Considere o sistema descrito no capítulo anterior:

$$x_{t=1}^j = f(x_t^j) - \phi(f(x_t^j)) + \sum_{i=1}^n c_{j,i} \phi(f(x_t^i)). \quad (2.1)$$

Assim, considerando o modelo local isolado, ou seja, tomando $x^* = f(x^*)$ ponto-fixa estável, o equilíbrio x^* será estável se $|f'(x^*)| < 1$. Agora precisamos analisar a estabilidade do sistema acoplado nesta região dos parâmetros. Vamos supor que f possua um único ponto de equilíbrio positivo $x^* = f(x^*) > 0$. Veremos a seguir as condições para que o sistema acoplado possua um único equilíbrio homogêneo não-trivial, dado pelo vetor $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$, $x^* > 0$.

Relembrando, consideramos no capítulo anterior que não há perda de indivíduos durante a migração por:

$$\sum_{j=1}^n c_{ji} = 1,$$

$\forall i = 1, 2, \dots, n$, ou seja, a matriz C tem a soma dos elementos de uma mesma coluna igual a 1.

Se $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$ é um equilíbrio não trivial, isto é $x^* > 0$, então a equação do sistema fica:

$$x^* = f(x^*) - \phi(f(x^*)) + \sum_{i=1}^n c_{ji} \phi(f(x^*)).$$

Como $\phi(f(x^*))$ não depende mais de j então pode sair do somatório:

$$x^* = f(x^*) - \phi(f(x^*)) + \phi(f(x^*)) \sum_{i=1}^n c_{ji}.$$

E, se $\phi(f(x^*)) \neq 0$, podemos isolar $\sum_{i=1}^n c_{ji}$ conforme a equação:

$$\sum_{i=1}^n c_{ji} = \frac{x^* - f(x^*)}{\phi(f(x^*))} + 1$$

$\forall j = 1, 2, \dots, n$, que implica em $\sum_{i=1}^n c_{ji} = \kappa$, $\forall j = 1, 2, \dots, n$, ou seja, a soma dos elementos de uma mesma linha é constante.

Mas a soma dos elementos de uma mesma coluna é igual 1, logo a soma total das entradas da matriz C será n . Assim $n\kappa = \text{Soma Total} = n$. Logo $\kappa = 1$, ou seja $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$, $\forall j = 1, 2, \dots, n$.

A hipótese usada de que $\phi(f(x^*)) \neq 0$ ($\phi \circ f(x^*)$) se $x^* > 0$ é verificada pois supomos $f(x) > 0$, $\forall x > 0$ e $0 < \mu(x) < 1$, $\forall x > 0$. Assim garantimos que existe a solução homogênea se $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$.

Por outro lado, se $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$, suponhamos que exista um outro ponto de equilíbrio homogêneo $P = (p, p, \dots, p)^T$. Substituindo na equação do sistema

obtemos:

$$\begin{aligned}
 p &= f(p) - \phi(f(p)) + \sum_{i=1}^n c_{ji} \phi(f(p)) \\
 &= f(p) - \phi(f(p)) + \phi(f(p)) \\
 &= f(p).
 \end{aligned}$$

Logo, é necessário que $p = f(p)$. Mas x^* é o único ponto de equilíbrio de f , então segue que $p = x^*$, e portanto $P = X^*$. Assim, $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$ é o único ponto de equilíbrio homogêneo do sistema.

Conclusão: O sistema 2.1 possui um único equilíbrio homogêneo não trivial, dado por $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$, onde $x^* = f(x^*) > 0$ se, e somente se,

$$\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1, \tag{2.2}$$

para todo $i = 1, 2, \dots, n$.

Desta forma, estamos supondo $\sum_{j=1}^n c_{ji} = 1, \forall i = 1, 2, \dots, n$ para que não haja perda de indivíduos durante a migração e $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$ para a existência de equilíbrio homogêneo não trivial. Temos assim que a matriz $C = [c_{ji}]$ é duplamente estocástica.

A estabilidade de X^* é estudada pelo procedimento padrão de linearização. Calculando a matriz jacobiana J do sistema dado por (1.4) e aplicando no vetor X^* temos:

$$J(X^*) = \begin{pmatrix} 1 - \phi'(f(x^*))f'(x^*) & c_{12}\phi'(f(x^*))f'(x^*) & \dots & c_{1n}\phi'(f(x^*))f'(x^*) \\ c_{21}\phi'(f(x^*))f'(x^*) & 1 - \phi'(f(x^*))f'(x^*) & \dots & c_{2n}\phi'(f(x^*))f'(x^*) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ c_{n1}\phi'(f(x^*))f'(x^*) & c_{n2}\phi'(f(x^*))f'(x^*) & \dots & 1 - \phi'(f(x^*))f'(x^*) \end{pmatrix}, \quad (2.3)$$

ou seja,

$$J(X^*) = f'(x^*)M, \quad (2.4)$$

onde M é uma matriz $n \times n$ com entradas $\alpha_{i,j}$ dadas por:

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

Claramente (2.4) implica que os autovalores da matriz $J(X^*)$ são

$$f'(x^*)\lambda_i,$$

$i = 1, 2, \dots, n$, onde os λ_i são os autovalores de M .

Mas $J(X^*)$ pode ainda ser escrito como:

$$J(X^*) = f'(x^*)(I - \phi'(x^*)B), \quad (2.5)$$

onde I é a matriz identidade $n \times n$ e B é a matriz, também $n \times n$, dada abaixo:

$$B = \begin{pmatrix} 1 & -c_{12} & -c_{13} & \dots & -c_{1n} \\ -c_{21} & 1 & -c_{23} & \dots & -c_{2n} \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ -c_{(n-1)1} & -c_{(n-1)2} & \dots & 1 & -c_{(n-1)n} \\ -c_{n1} & -c_{n2} & -c_{n3} & \dots & 1 \end{pmatrix}. \quad (2.6)$$

Note que a matriz B depende do modo como a conexão entre os sítios é feita, mais precisamente, tomando $C = (c_{ji})$ matriz de conexão, $B = I - C$.

Desta forma, os autovalores λ_i da matriz jacobiana $J(X^*)$ do sistema acoplado serão da forma:

$$\lambda_i = f'(x^*)(1 - \beta_i \phi'(x^*)), i = 0, 1, \dots, n - 1, \quad (2.7)$$

onde β_i são os autovalores da matriz B .

Note que, considerando b_{ji} os elementos da matriz B , (2.2) e (2.6) implicam que:

$$\sum_{j=1}^n b_{ji} = 1 - \sum_{j=1}^n c_{ji} = 1 - 1 = 0,$$

$i=1,2,\dots,n$. Desta forma, checamos facilmente que $\lambda = 0$ é um autovalor da matriz B , associado ao autovetor $\mathbf{1} = (1, 1, \dots, 1)^T$, já que:

$$\begin{aligned} B \cdot \mathbf{1} &= \left(\sum_{j=1}^n b_{1j}, \sum_{j=1}^n b_{2j}, \dots, \sum_{j=1}^n b_{nj} \right)^T \\ &= (0, 0, \dots, 0)^T \\ &= 0. \end{aligned}$$

Queremos que $\max |\lambda_i| < 1$ para o sistema permanecer estável ou $\max |\lambda_i| > 1$ para se tornar instável. Temos:

$$\max |\lambda_i| = \max |f'(x^*)(1 - \phi'(x^*)\beta_i)| = |f'(x^*)| \max |1 - \phi'(x^*)\beta_i|$$

O teorema de Gershgorin, dado em Davis [6], diz que: Se $A \in C^{(n \times n)}$ onde a_{jk} denota os elementos de A para $j = 1, \dots, n$, $k = 1, \dots, n$, e

$$\rho_j = \sum_k |a_{jk}|,$$

onde \sum_k denota a soma de $k = 1, \dots, n$ com $k \neq j$, então todo autovalor de A está em pelo menos um dos discos

$$\{z : |z - a_{jj}| \leq \rho_j\},$$

$j = 1, 2, \dots, n$, z no plano complexo.

Considerando a matriz B , temos que $\rho_j = 1, \forall j$ e $a_{jj} = 1, \forall j$. Assim, todos os autovalores de B estão no disco de raio 1 e centro $(1, 0)$ do plano complexo. Supondo que a matriz de conexão $C = [c_{ij}]$ seja simétrica, B também será simétrica e portanto os autovalores β_i são reais, ou seja, $0 \leq \beta_i \leq 2$. Já sabemos que 0 é um autovalor, logo é o menor deles e podemos ordená-los de forma crescente: $0 = \beta_0 < \beta_1 < \dots < \beta_{n-1} \leq 2$. A seguir, na Figura 2.1, temos os gráficos das funções $y = |1 - \beta_i x|$, onde $x = \phi'(x^*)$.

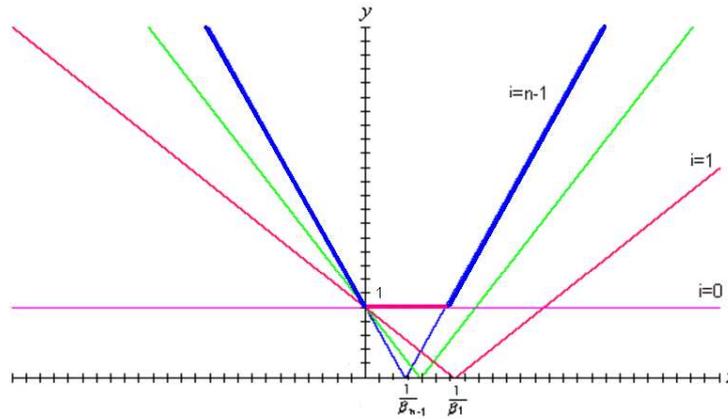


Figura 2.1: Gráficos das funções $y = |1 - \beta_i x|$ para $i = 0, i = 1, \dots, i = n - 1$

Como pode ser observado na Figura 2.1, teremos:

$$|f'(x^*)| \max |1 - \phi'(x^*)\beta_i| = |f'(x^*)| \begin{cases} 1, & \text{se } 0 < \phi'(x^*) < \frac{2}{\max \beta_i} \\ 1 - \phi'(x^*) \max \beta_i, & \text{se } \phi'(x^*) < 0 \\ \phi'(x^*) \max \beta_i - 1, & \text{se } \phi'(x^*) > \frac{2}{\max \beta_i} \end{cases}$$

ou seja, X^* é estável se:

$$\begin{aligned} |f'(x^*)| < 1, & \quad \text{se } 0 < \phi'(x^*) < \frac{2}{\max \beta_i} \\ \phi'(x^*) > \frac{1}{\max \beta_i} \left(1 - \frac{1}{|f'(x^*)|}\right), & \quad \text{se } \phi'(x^*) < 0 \\ \phi'(x^*) < \frac{1}{\max \beta_i} \left(1 + \frac{1}{|f'(x^*)|}\right), & \quad \text{se } \phi'(x^*) > \frac{2}{\max \beta_i} \end{aligned} \quad (2.8)$$

E conseqüentemente X^* é instável se:

$$\begin{aligned} \phi'(x^*) &< \frac{1}{\max\beta_i} \left(1 - \frac{1}{|f'(x^*)|}\right), \quad \text{se } \phi'(x^*) < 0 \\ \phi'(x^*) &> \frac{1}{\max\beta_i} \left(1 + \frac{1}{|f'(x^*)|}\right), \quad \text{se } \phi'(x^*) > \frac{2}{\max\beta_i} \end{aligned}, \quad (2.9)$$

onde $|f'(x^*)| < 1$.

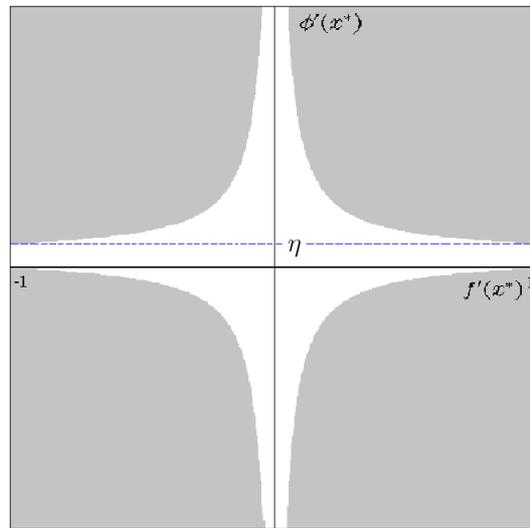


Figura 2.2: Região de estabilidade (clara) e de instabilidade (sombreada) do sistema em função dos parâmetros $f'(x^*)$ e $\phi'(x^*)$, onde $\eta = \frac{2}{\max\beta_i}$, $i = 0, 1, \dots, n - 1$.

Podemos observar na Figura 2.2, a região de estabilidade e de instabilidade do sistema em função dos parâmetros $f'(x^*)$ e $\phi'(x^*)$.

Diferente do trabalho de Silva et al. [30], aqui encontramos a região de instabilidade considerando $\phi'(x^*)$ positivo ou negativo. Isto significa, como discutido em Ylikarjula et al. [34], que os indivíduos podem migrar: a) pelo excesso de indivíduos que causa escassez de recursos para sobrevivência, no caso em que $\phi'(x^*)$ é positivo; b) pela escassez de indivíduos, que tentam se agrupar na dificuldade de encontrar parceiros, no caso em que $\phi'(x^*)$ é negativo.

2.1.1 Exemplos

Nesta seção, iremos visualizar as condições (2.8) e (2.9) para funções específicas. Várias funções podem ser admitidas para a dinâmica local, em Murray [22] podemos encontrar exemplos destas funções e seus diagramas de bifurcação. Aqui tomaremos dois exemplos clássicos: função exponencial logística, também conhecida como função de Ricker e a função de Beverton-Holt.

A função exponencial logística, dada por

$$f(x) = xe^{r(1-x)}, \quad (2.10)$$

onde r é a taxa de reprodução intrínseca da população. Na Figura 2.3 temos o Diagrama de Bifurcação e o gráfico desta função que é inicialmente crescente e em seguida decrescente.

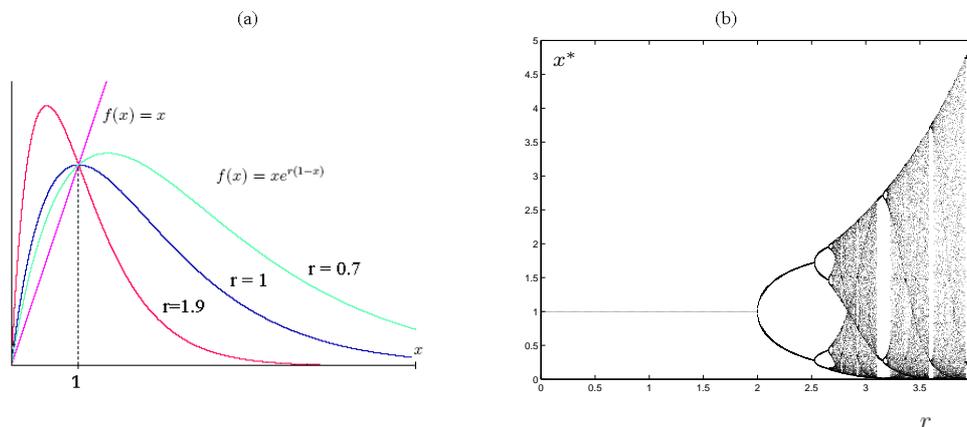


Figura 2.3: (a) Gráfico da função Exponencial Logística para $r = 0.7$, $r = 1$ e $r = 1.9$. (b) Diagrama de Bifurcação da função Exponencial Logística: O ponto-fixo que existe para baixos valores do parâmetro r dá lugar a uma órbita de período 2 no ponto $r = 2$ e conforme aumentamos o valor de r a órbita torna-se periódica e em seguida caótica.

Observando o Diagrama de Bifurcação da Figura 2.3 (b) verificamos que no modelo com a função exponencial logística podemos ter dinâmicas variadas: ponto-fixo, soluções periódicas e caos. Como o que nos interessa é o ponto-fixo estável, cálculos simples fornecem que o único ponto de equilíbrio positivo é $x^* = 1$,

que também pode ser observado na Figura 2.3. Aplicamos o critério de estabilidade dado por (ver [10], [17], [2]):

$$\begin{aligned} |f'(x^*)| < 1 &\Rightarrow x^* \text{ é estável,} \\ |f'(x^*)| > 1 &\Rightarrow x^* \text{ é instável.} \end{aligned} \tag{2.11}$$

Segue que: $\left| \frac{d}{dx} [x \cdot \exp(r(1-x))] \right|_{x=x^*=1} < 1 \Leftrightarrow |1-r| < 1 \Leftrightarrow 0 < r < 2$. Portanto, $x^* = 1$ é estável se $0 < r < 2$, ou seja, o sistema local (desacoplado) é estável para $0 < r < 2$.

Analisamos o sistema de um único sítio (desacoplado), ou seja, na ausência de migração o modelo local é dado pelo mapa logístico exponencial

$$x_{t+1} = x_t e^{r(1-x_t)},$$

cuja solução, após o processo de linearização na vizinhança de um equilíbrio x^* , pode ser expressa na forma

$$\delta_{t+1} \approx f'(x^*) \delta_t,$$

onde $f'(x^*) = 1 - r$ e $\delta_t = x_t - x^*$ é uma pequena perturbação. Considerando $\lambda = f'(x^*)$, segue-se que

$$\delta_{t+1} \approx \lambda^{t+1} \delta_0.$$

Quando $0 < \lambda < 1$ a perturbação δ_t decai de forma exponencial. E, portanto, o sistema se aproxima do ponto de equilíbrio estável monotonicamente se $0 < r < 1$. Se $1 < r < 2$ o sistema se aproxima do ponto de equilíbrio de forma oscilatória, pois a perturbação δ_t decai de forma exponencial oscilando quando $-1 < \lambda < 0$. Aumentos no parâmetro r , isto é, quando $r > 2$ fazem com que o ponto de equilíbrio $x^* = 1$ deixe de ser estável. Este ponto deixa de ser atrator e passa a ser repulsor.

Observe na Figura 2.3 que, conforme a taxa de crescimento intrínseca da população r cresce, começamos a obter ciclos de período-2 estáveis, com os valores alternando-se entre x_1^* e x_2^* (ponto-fixo de período 2). O parâmetro r continua

crecendo e então as ciclos de período-2 tornam-se instáveis e obtemos ciclos de período-4 estáveis, e esta bifurcação repete-se novamente. Observe que estas bifurcações geram uma seqüência de ciclos com período 2^n , $\forall n \in \mathbb{N}$. Estas bifurcações ocorrem até que o parâmetro r atinge um valor cujas bifurcações de período 2^n não ocorrem mais. Este estágio é então denominado de caótico, pois não há regularidade e apresenta dependência sensível às condições iniciais.

Agora analisaremos a de função de Beverton-Holt que é dada por

$$f(x) = \frac{rx}{1+x}, \quad (2.12)$$

onde r também é a taxa de reprodução intrínseca da população. Na Figura 2.4 temos o gráfico desta função e o Diagrama de Bifurcação da equação correspondente.

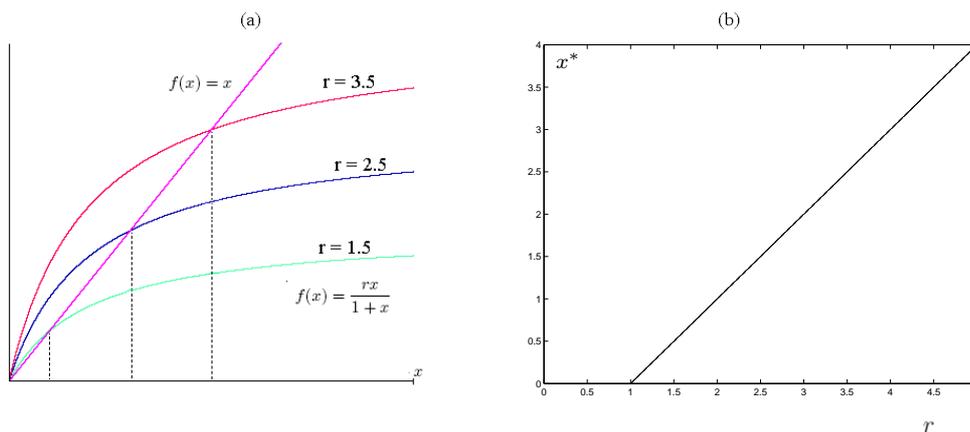


Figura 2.4: (a) Gráfico da função de Beverton-Holt para $r = 1.5$, $r = 2.5$ e $r = 3.5$.
 (b) Diagrama de Bifurcação: ponto-fixo estável para qualquer valor de r , $x^* = 0$ para $0 < r < 1$.

Note que esta função é sempre crescente e o comportamento da solução da equação $x_{t+1} = f(x_t)$ é sempre estável para qualquer valor do parâmetro r . É fácil ver que os pontos de equilíbrio desta equação são $x^* = 0$ e $x^* = r - 1$. E, fazendo a análise da estabilidade temos $x^* = 0$ estável para $0 < r < 1$ e $x^* = r - 1$ estável para $r > 1$. Como a extinção não nos interessa, trabalharemos com $r > 1$.

A função de migração que utilizamos, citada em Ylikarjula et al. [34], é:

$$\mu(x) = \frac{\alpha}{(1 + e^{\beta(\gamma-x)})}, \quad (2.13)$$

onde α é a fração máxima de dispersão, β descreve o quão abrupto é o crescimento ($\beta > 0$) ou decrescimento ($\beta < 0$) na taxa de dispersão e γ determina o ponto de inflexão da $\mu(x)$. Note que estamos considerando β positivo e negativo (veja

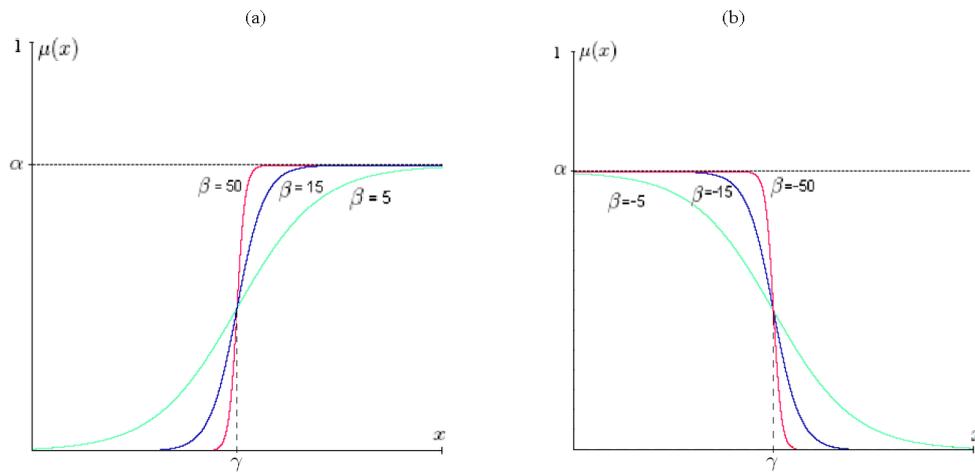


Figura 2.5: (a) $\mu(x)$ para $\beta = 5$, $\beta = 15$ e $\beta = 50$. (b) $\mu(x)$ para $\beta = -5$, $\beta = -15$ e $\beta = -50$.

Figura 2.5) o que significa que, assim como consideramos anteriormente para ϕ' , os indivíduos podem migrar: a) pelo excesso de indivíduos que causa escassez de recursos para sobrevivência; b) pela escassez de indivíduos, que tentam se agrupar na dificuldade de encontrar parceiros. Exemplos podem ser encontrados em Ylikarjula et al. [34]. Além disso, quando $\beta \rightarrow +\infty$ ou $\beta \rightarrow -\infty$ a migração se torna do tipo degrau, ou seja:

$$\mu(x) = \begin{cases} 0, & x < \gamma, \\ \alpha, & x > \gamma, \end{cases} \quad (2.14)$$

para $\beta \rightarrow +\infty$.

$$\mu(x) = \begin{cases} \alpha, & x < \gamma, \\ 0, & x > \gamma, \end{cases} \quad (2.15)$$

para $\beta \rightarrow -\infty$.

Utilizaremos $\gamma = 1$ fazendo assim com que o ponto de inflexão de $\mu(x)$ coincida com o ponto de equilíbrio da função exponencial logística (considerando $\alpha \neq 0$ e $\beta \neq 0$), ou seja, para valores grandes positivos de β , se o número de indivíduos é menor que o equilíbrio não há migração e se é maior que o equilíbrio, existe migração constante de uma fração de α indivíduos. E para valores grandes negativos de β , se o número de indivíduos é menor que o equilíbrio há uma migração constante de uma fração de α indivíduos e se é maior que o equilíbrio não há migração de indivíduos.

Para a função exponencial logística a condição dada em (2.8) fica conforme dado abaixo:

$$\begin{aligned} 0 < r < 2, & \quad \text{se } -2 < \beta < \frac{8}{\alpha \max \beta_j} - 2 \\ \beta > \frac{4}{\alpha \max \beta_j} \left(1 - \frac{1}{|1-r|}\right) - 2, & \quad \text{se } \beta < -2 \\ \beta < \frac{4}{\alpha \max \beta_j} \left(1 + \frac{1}{|1-r|}\right) - 2, & \quad \text{se } \beta > \frac{8}{\alpha \max \beta_j} - 2. \end{aligned} \quad (2.16)$$

Estas condições para estabilidade estão representadas no gráfico da Figura 2.6 (a). Na figura está achurada a região onde os parâmetros r e β tornam o sistema instável para $\alpha = 0,75$.

Já para a função de Beverton-Holt não conseguimos explicitar as condições como feito acima, porém obtemos implicitamente, através da condição (2.8), a região de estabilidade representada no gráfico da Figura 2.6 (b).

Notamos que a região de instabilidade no modelo de Beverton-Holt é bem menor em comparação a do modelo exponencial logístico. Observe também que a região de instabilidade é um pouco maior para $\beta < 0$, ou seja, a instabilidade é maior na migração devido a falta de parceiros. Notamos também que, no modelo com a função exponencial logística, há uma simetria com relação a reta $r = 1$, ou seja, a região de instabilidade gerada pela migração é a mesma tanto para a dinâmica

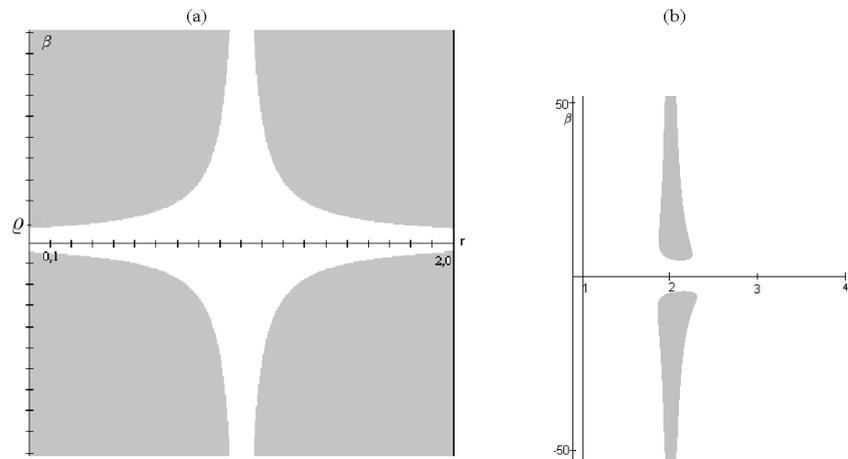


Figura 2.6: Região de instabilidade (sombreada) gerada pela migração em função dos parâmetros r e β para (a) Função exponencial logística onde $\varrho = \frac{8}{\alpha \max \beta_j} - 2$ (b) Função de Beverton-Holt: Ambas simulações foram feitas para $\alpha = 0,75$.

local aproximando-se do ponto de equilíbrio estável monotonicamente $0 < r < 1$, quanto para a aproximação oscilatória $1 < r < 2$.

2.2 Comparação entre o modelo globalmente conectado e o localmente conectado

Nesta seção iremos fazer uma comparação da região de estabilidade do modelo localmente conectado, ou seja modelos em que a migração ocorre apenas para os vizinhos mais próximos, com a região de estabilidade do modelo globalmente conectado, no qual a migração de um sítio ocorre para todos os outros sítios da metapopulação.

Note que a condição (2.16) foi estabelecida independente dos aspectos topológicos da rede. Agora, para compararmos o modelo localmente conectado com o modelo globalmente conectado precisamos definir a topologia da rede. Utilizaremos neste trabalho anéis cíclicos, uma topologia clássica da literatura definida em 1.5.

Como vimos, o número de vizinhos de um sítio k é dado por $\#Viz(k) = 2N$, onde N é o raio da vizinhança. Iremos comparar o modelo localmente conectado com o modelo globalmente conectado. As respectivas matrizes de conexão estão dadas em (1.6) e (1.7).

A migração ocorre de forma igual para todos os sítios, ou seja a matriz $C = [c_{i,j}]$ além de simétrica é circulante.

A matriz jacobiana associada a este sistema, avaliada em $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$, será:

$$D(X^*) = \begin{bmatrix} a & b & \cdots & b & & b & \cdots & b \\ b & a & b & & \ddots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & & b \\ b & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & \\ & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots \\ & & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & b \\ b & & & \ddots & & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & & & \ddots & & \ddots & b \\ b & \cdots & b & & b & \cdots & b & a \end{bmatrix}, \quad (2.17)$$

onde

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

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

Note que em cada linha temos $2N$ elementos iguais a b . Os espaços em branco devem ser interpretados como zeros.

Podemos escrever também: $D(X^*) = f'(x^*)(I - \phi'(x^*))B$ onde I é a matriz identidade e B é a matriz circulante $B = circ(1, -\frac{1}{2N}, \dots, -\frac{1}{2N}, 0, \dots, 0, -\frac{1}{2N}, \dots, -\frac{1}{2N})$, onde após o 1 temos N vezes $-\frac{1}{2N}$, seguidos de $n - 2N - 1$ zeros e novamente de N vezes $-\frac{1}{2N}$.

Assim, os autovalores de $D(X^*)$ serão dados por:

$$\lambda_j = f'(x^*)(1 - \phi'(x^*))\beta_j \quad (2.18)$$

onde β_j são os autovalores de B . Pelo teorema de Gershgorin, como vimos anteriormente, $0 \leq \beta_j \leq 2$, mais ainda, como B é uma matriz circulante, os autovalores são facilmente encontrados. Em Davis [6] os autovalores de uma matriz circulante $(a_0, a_1, \dots, a_{n-1})$ são dados por $\alpha_k = \sum_{j=0}^{n-1} a_j(w_k)^j$ onde $w_k = e^{\frac{2k\pi}{n}i}$ para $j = 0, 1, \dots, n-1$.

Para o modelo localmente conectado, a matriz B é circulante dada por $B = \text{circ}(1, -\frac{1}{2}, 0, \dots, 0, -\frac{1}{2})$ e os autovalores $\beta_k = \sum_{j=0}^{n-1} a_j(w_k)^j$ onde $w_k = e^{\frac{2k\pi}{n}i}$ para $j = 0, 1, \dots, n-1$, ou seja,

$$\begin{aligned} \beta_k &= 1 - \frac{1}{2}w_k^1 - \frac{1}{2}w_k^{n-1}, \\ &= 1 - \frac{1}{2}(w_k + \bar{w}_k), \\ &= 1 - \frac{1}{2}2\text{Re}(w_k), \\ &= 1 - \cos\frac{2k\pi}{n}. \end{aligned}$$

Assim, se n for par, então $\max\beta_k = 2$ e se n for ímpar, então $\max\beta_k \rightarrow 2$ quando $n \rightarrow \infty$.

Para o caso globalmente conectado, a matriz B será a matriz circulante $B = \text{circ}(1, -\frac{1}{n-1}, -\frac{1}{n-1}, \dots, -\frac{1}{n-1})$ cujos autovalores serão:

$$\begin{aligned} \beta_k &= 1 - \frac{w_k}{n-1} - \frac{w_k^2}{n-1} - \dots - \frac{w_k^{n-1}}{n-1} \\ &= 1 - \frac{1}{n-1}(w_k + w_k^2 + \dots + w_k^{n-1}) \end{aligned}$$

Se $k = 0$ então $w_0 = 1$ e $\beta_0 = 0$. Se $w_k \neq 0$ podemos utilizar a soma da série geométrica e teremos

$$\beta_k = 1 + \frac{1}{n-1},$$

ou seja, exceto o zero, todos os autovalores são iguais, independente de k . Desta forma $\max \beta_k = 1 + \frac{1}{n-1}$ e quando $n \rightarrow \infty$, $\max \beta_k \rightarrow 1$.

Comparando os resultados obtidos acima através da Figura 2.7, concluímos que quando a conexão é maior, o sistema tem uma região de estabilidade maior.

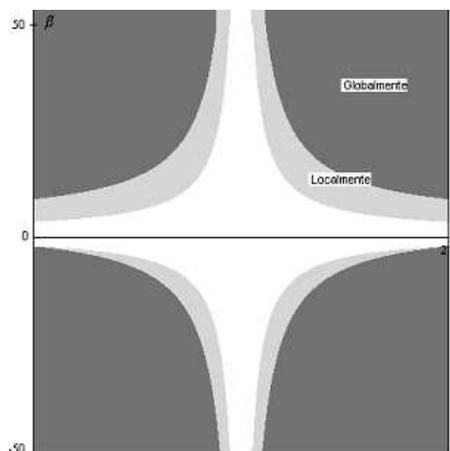


Figura 2.7: Comparação da região de estabilidade do modelo localmente conectado com o globalmente conectado: a região cinza escuro representa a região de instabilidade do sistema do modelo globalmente conectado e a união desta com a região cinza claro representa a região de instabilidade do modelo localmente conectado.

2.3 Região caótica envolvendo dois sítios

Sabemos até agora que a migração pode causar instabilidade no sistema; mas que tipo de instabilidade? Será que o sistema se torna periódico, será que a migração pode causar caos? Uma órbita caótica, conforme Alligood [2], é aquela que permanece num comportamento instável para sempre. Em qualquer ponto de tal órbita, existem pontos arbitrariamente próximos que se moverão para pontos distan-

tes um do outro. Esta irregularidade se mantém e é quantificada pelos Números de Lyapunov e pelos expoentes de Lyapunov que veremos a seguir. Também conforme Alligood [2], atrator caótico é o conjunto atrator dos pontos de uma órbita caótica.

Vamos fazer algumas simulações simples para 2 sítios utilizando o modelo descrito anteriormente e as condições iniciais escolhidas aleatoriamente próximas ao ponto de equilíbrio do sistema desacoplado x^* :

$$x_0^i = x^* \pm \epsilon \quad \text{onde} \quad 0 < \epsilon < 0,01. \quad (2.19)$$

Após sucessivas simulações observamos no diagrama de fase a presença de: ponto-fixo heterogêneo, soluções periódicas e atratores caóticos. Isto é, suposta presença, pois aqui estamos apenas visualizando os últimos 5000 pontos de uma órbita de 60000 pontos com uma condição inicial específica. Encontramos atratores caóticos tanto usando a função exponencial logística quanto usando a função de Beverton-Holt. Exemplos de atratores caóticos estão nas Figuras 2.8, 2.9 e 2.10.

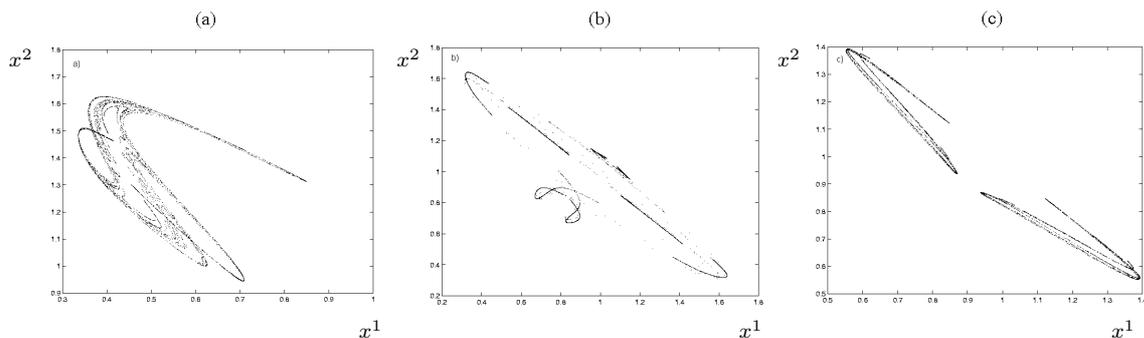


Figura 2.8: Atratores caóticos para Exponencial Logística: a) $r = 1,6$, $\alpha = 0,75$ e $\beta > 0$; b) $r = 1,4$, $\alpha = 0,75$ e $\beta > 0$; c) $r = 0,9$, $\alpha = 0,75$ e $\beta > 0$. Para gerar as figuras foram feitas 60000 iterações e plotadas as últimas 5000.

A partir destas figuras podemos observar que os atratores caóticos da função de Beverton-Holt (Figura 2.10) são parecidos com o atrator da função exponencial logística para $r < 1$ (Figura 2.9 (c)) e associamos isto ao fato de que para

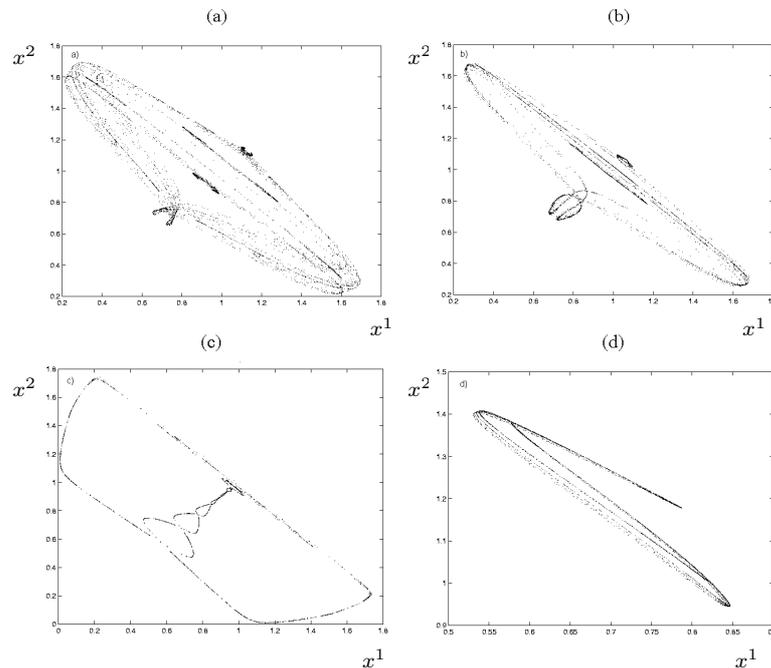


Figura 2.9: Atratores caóticos para a Exponencial Logística: a) $r = 1,6$, $\alpha = 0,75$ e $\beta < 0$; b) $r = 1,4$, $\alpha = 0,75$ e $\beta < 0$; c) $r = 0,4$, $\alpha = 0,75$ e $\beta < 0$; d) $r = 0,9$, $\alpha = 0,75$ e $\beta < 0$. Para gerar as figuras foram feitas 60000 iterações e plotadas as últimas 5000.

$r < 1$ o ponto fixo da função exponencial logística tem uma aproximação monotônica, como a função de Beverton-Holt. Isto se deve, conforme a Figura 2.3, ao fato do ponto-fixo $x^* = 1$ da função exponencial logística ocorrer quando a função ainda é crescente, para $r < 1$.

Observamos também que os pontos estão distribuídos em torno de uma reta decrescente, ou seja, no momento em que um sítio tem uma alta população o outro está com uma população baixa e vice-versa.

Até aqui, temos fortes evidências da presença de órbitas caóticas para determinados valores de r , β e α . Para confirmarmos esta hipótese, precisamos calcular os Números de Lyapunov, ou Expoentes de Lyapunov. Define-se por Número de Lyapunov, a taxa média de divergência ou convergência, por passo de tempo, de pontos próximos ao longo da evolução de suas órbitas. O Expoente de Lyapunov é o logaritmo natural do Número de Lyapunov. Os Números de Lyapunov, ou Ex-

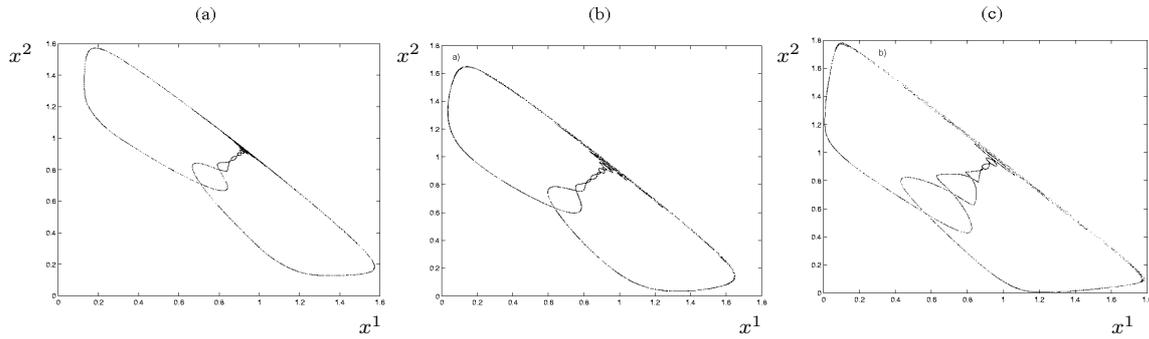


Figura 2.10: Atratores caóticos para a função de Beverton-Holt: $\beta > 0$: (a) $r = 1,93$, $\alpha = 0,9$ e $\beta > 0$; b) $r = 1,95$, $\alpha = 0,9$ e $\beta < 0$; c) $r = 1,97$, $\alpha = 0,9$ e $\beta < 0$. Para gerar as figuras foram feitas 60000 iterações e plotadas as últimas 5000.

poentes de Lyapunov fornecem, uma medida da dependência sensível às condições iniciais. Exemplos para sistemas dinâmicos que apresentam dependência sensível às condições iniciais podem ser encontrados em Alligood [2], bem como a seguinte definição: Um sistema é caótico se possuir um número de Lyapunov maior que um, ou o seu correspondente expoente de Lyapunov maior que zero.

Para um mapa em \mathfrak{R} , o número de Lyapunov $L(x_1)$ de uma órbita $\{x_1, x_2, \dots\}$ é definido por

$$L(x_1) = \lim_{n \rightarrow \infty} (|f'(x_1)| \dots |f'(x_n)|)^{\frac{1}{n}}, \quad (2.20)$$

se este limite existe, para f uma função suave definida em \mathfrak{R} . O expoente de Lyapunov $h(x_1)$ é definido por

$$h(x_1) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} (\ln |f'(x_1)| + \dots + \ln |f'(x_n)|)$$

se este limite existe. Observe que h existe $\Leftrightarrow L$ existe e $\ln L = h$.

Para um mapa em \mathfrak{R}^m , caso abordado neste trabalho, o k -ésimo número de Lyapunov L é dado por

$$L_k = \lim_{n \rightarrow \infty} (r_k^n)^{\frac{1}{n}}, \quad (2.21)$$

se este limite existe. Aqui r_k^n é o comprimento do k -ésimo eixo ortogonal do elipsóide $J_n U$ para uma órbita de ponto inicial v_0 , para todo $k = 1, 2, \dots, m$, $J_n = Df^n(v_0)$

matriz Jacobiana e U esfera unitária com centro em v_0 . Observamos que r_k^n mede a contração ou expansão de órbitas próximas de v_0 durante as primeiras n iterações do sistema. O expoente de Lyapunov de v_0 é $h_k = \ln L_k$.

Um estudo mais completo sobre números de Lyapunov e expoentes de Lyapunov para os mapas unidimensionais e multidimensionais podem ser encontrados em Alligood [2]. Aqui, nos preocupamos apenas em apresentar as definições dos mesmos e verificar que quando obtivermos um número de Lyapunov maior que 1 ou expoente de Lyapunov maior que zero, o sistema apresenta órbitas caóticas, dando maior sustentação aos nossos resultados.

Fixando α que é a fração máxima de migração, calculamos numericamente, em Fortran conforme o algoritmo sugerido em Alligood [2], e descrito no Apêndice A, os Expoentes de Lyapunov. Para a função exponencial logística calculamos para $0 < r < 2$ com intervalos de 0,005 e $-100 < \beta < 100$ com intervalos de 0,5. Para a Função de Beverton-Holt calculamos para $1,5 < r < 2,5$ com intervalos de 0,002 e $-100 < \beta < 100$ com intervalos de 0,5. Após estas exaustivas simulações, plotamos para quais destes valores o maior Expoente de Lyapunov é maior que zero. Desta forma, determinamos a região em que a migração gera caos para diferentes valores de α no intervalo $(0, 1)$ conforme a Figura 2.11 para a função Exponencial Logística e a Figura 2.12 para a função de Beverton-Holt.

As regiões de caos apresentadas para a Função Exponencial Logística, para os diferentes valores da fração migratória máxima na Figura 2.11, encontram-se dentro da região da instabilidade causada pela migração dependente da densidade, determinada no início deste capítulo, o que já era esperado.

Quando $\alpha = 0,3$ observamos na Figura 2.11 (a) uma pequena região aperiódica (caótica). Aumentos no parâmetro α , fazem com que a região caótica aumente de forma gradual.

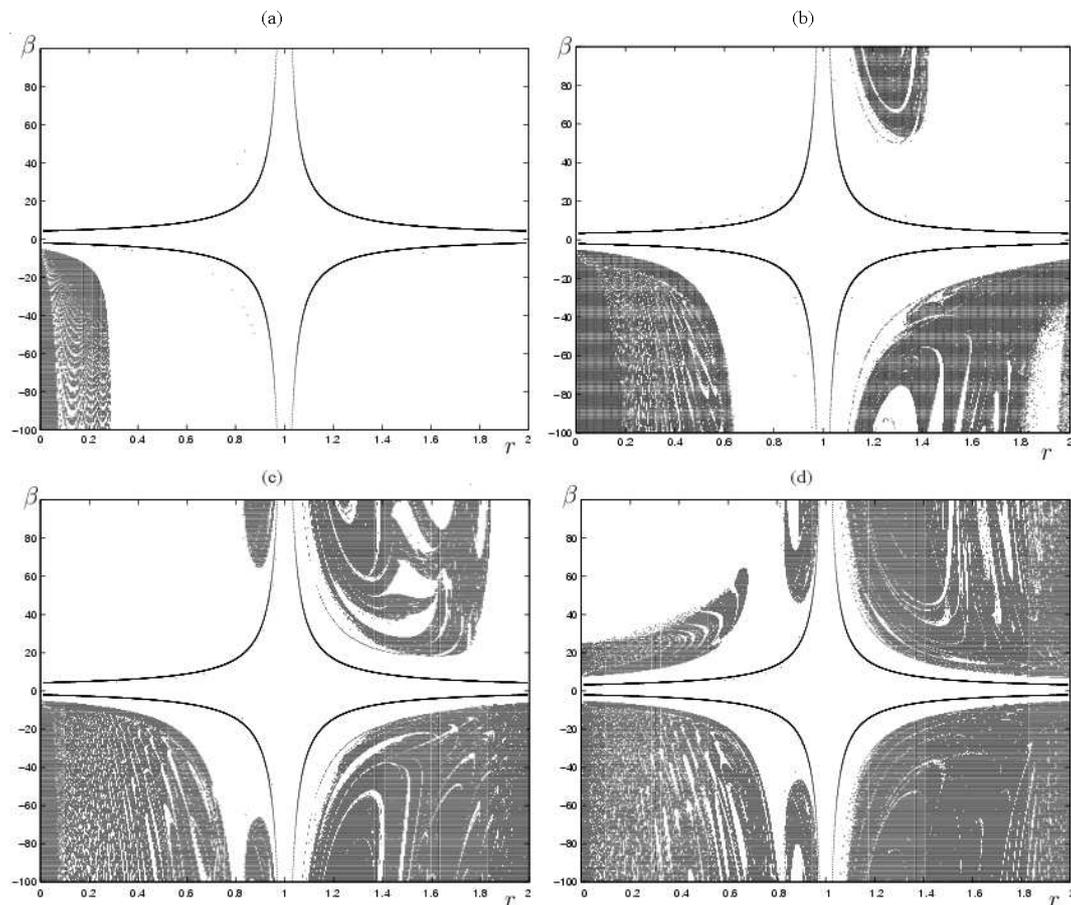


Figura 2.11: A delimitação central indica os valores dos parâmetros r e β para os quais o sistema permanece estável mesmo com migração e na região restante estão os valores dos parâmetros r e β para os quais o sistema se torna instável com a presença de migração. A região escura indica os valores dos parâmetros r e β para os quais a presença de migração dependente da densidade torna o sistema caótico. O gráfico foi obtido plotando os valores de r e β para os quais os expoentes de Lyapunov são maiores que zero. Isto foi feito para (a) $\alpha = 0,3$, (b) $\alpha = 0,55$, (c) $\alpha = 0,75$ e (d) $\alpha = 0,9$.

Esta evolução pode ser observada na Figura 2.11 (a), (b), (c) e (d), note que em (d), para $\alpha = 0,9$ obtemos uma região aperiódica bem mais relevante.

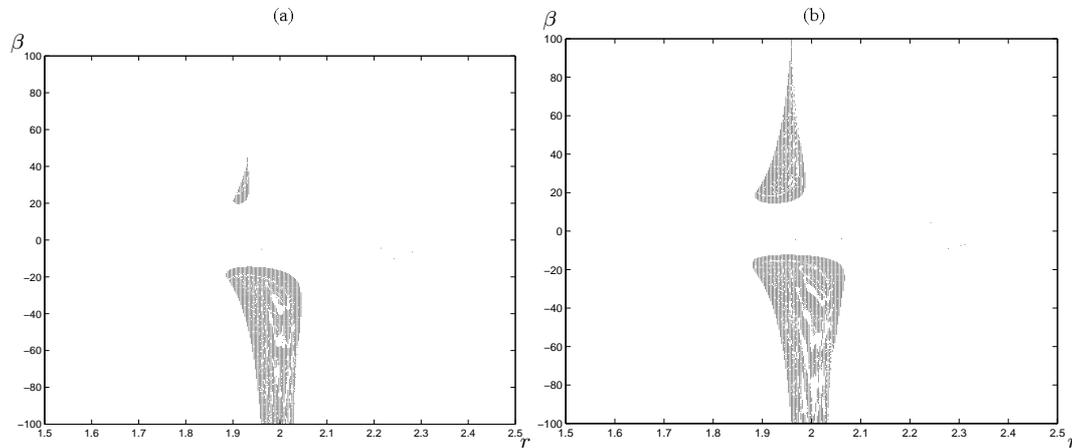


Figura 2.12: A região escura indica os valores de r e β para os quais a migração gera caos para (a) $\alpha = 0.75$ e (b) $\alpha = 0.9$ no modelo com a Função de Beverton-Holt. O gráfico foi obtido plotando os valores de r e β para os quais os expoentes de Lyapunov são maiores que zero

Note que nas Figuras 2.12 (a) e (b) a região de caos aparenta ser maior que a região de instabilidade dada na Figura 2.6, o que não ocorre pois a escala da Figura 2.12 é de r em (1,5, 2,5). Esta escala foi tomada para podermos visualizar melhor a região caótica que ocorre apenas para valores próximos de $r = 2$.

Quando $\alpha = 0,75$ observamos uma pequena região aperiódica (caótica) e quando $\alpha = 0,9$ verificamos uma região maior. Simulações foram feitas para valores menores do parâmetro α , as quais geraram uma região de caos muito pequena. Daqui concluímos que, quanto maior a fração máxima de migração, maior a possibilidade do sistema tornar-se caótico.

Verificamos tanto na Figura 2.12 (a) quanto na (b), uma região maior de caos para $\beta < 0$, o que significa uma possibilidade maior de caos quando temos uma migração devido à escassez de indivíduos.

Concluímos que aumentos no valor da fração migratória máxima α , isto é, maior migração de indivíduos no sistema, determinam uma região caótica

mais expressiva. Esta idéia de que quanto maior a fração máxima de migração, maior a possibilidade do sistema tornar-se caótico, foi verificada tanto para a função Exponencial Logístico quanto para a função de Beverton-Holt. É razoável que isto aconteça, pois temos uma quantidade crescente de indivíduos interagindo.

Além disso, percebemos em todas as situações da Figura 2.11, a presença de uma região maior de caos para β menor que zero, assim como na Figura 2.12 que refere-se à simulação com a função de Beverton-Holt. Novamente reforçamos a idéia de uma probabilidade maior de caos quando tratamos de uma migração devido à escassez de indivíduos.

Quando falamos em possibilidade (ou probabilidade) estamos nos referindo à medida de probabilidade, ou seja, à proporção de pontos plotados sob o número total de pontos computados. Um estudo sob este assunto pode ser encontrado em Alligood [2].

Outro ponto que pode ser observado em todas as situações da Figura 2.11 é a presença de uma região maior de caos para $r > 1$ do que para $r < 1$ nas figuras (b), (c) e (d), onde temos $\alpha = 0.55$, $\alpha = 0.75$ e $\alpha = 0.9$ respectivamente. Já na figura (a), onde $\alpha = 0.3$, ocorre o contrário, ou seja, só temos caos para $r < 1$.

Os gráficos das figuras desta seção foram feitos a partir de uma geração de dados em Fortran90 e plotados no Matlab.

2.4 Evolução no tempo para 30 sítios

Na seção anterior identificamos a ocorrência de caos quando duas populações interagem. Sabemos de Ylikarjula et al. [34] que, para dois sítios, a dinâmica populacional sofre influência da função de migração que estamos considerando. No entanto, para um número maior de sítios as dinâmicas são similares independente da regra de dispersão. Nesta seção, realizaremos simulações com 30 sítios intera-

gindo. Buscaremos os tipos de padrões que a população apresenta ao fim de um longo tempo. Tentaremos, da mesma forma que para dois sítios, verificar a presença de padrões caóticos. Um padrão caótico é um padrão que continuamente apresenta comportamentos instáveis, não existindo possibilidade de ser caracterizado como um comportamento fixo ou periódico. As condições iniciais utilizadas são dadas na seção 2.3 pela equação (2.19).

É importante salientar que este estudo tem o objetivo de verificar a evolução dos sítios com o passar do tempo. Os padrões que estamos falando não são os padrões de Turing. Turing estudou padrões espaciais heterogêneos estáveis e, como comentamos anteriormente, são necessárias duas espécies interagindo entre si.

Apresentaremos gráficos de espaço-tempo com os sítios, numerados de 1 a 30 ao longo do eixo vertical e no eixo horizontal, representamos os passos de tempo plotados após o descarte dos transientes (19900 passos de tempo). O reticulado é organizado da seguinte forma: a célula (t, k) é pintada de preto se a densidade no sítio k no instante t for maior ou igual que a densidade de equilíbrio, isto é, $x_t^k \geq x^*$; e a célula é pintada de branco se $x_t^k < x^*$ (densidade no sítio k no tempo t menor que o ponto de equilíbrio) como exemplificado na Figura 2.13.

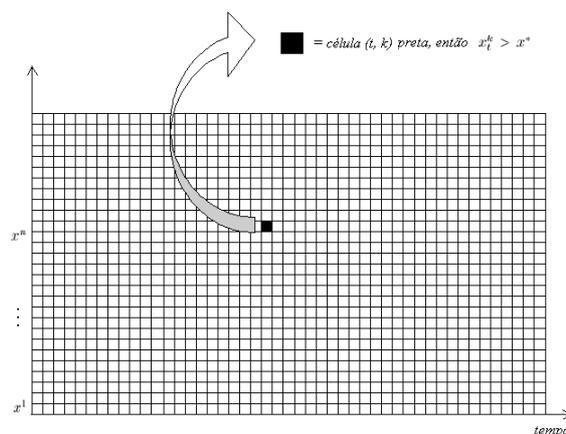


Figura 2.13: Exemplo da configuração dos gráficos espaço-tempo. A célula (t, k) é pintada de preto se $x_t^k \geq x^*$ e é pintada de branco se $x_t^k < x^*$.

Na seção anterior não havia distinção entre modelo globalmente conectado e localmente conectado pois estávamos trabalhando com apenas dois sítios e os dois tipos de conexão se tornam iguais. Agora, trabalhando com um número maior de sítios é necessário saber quais são os vizinhos para onde a população pode migrar. Simularemos conexão global (migração de cada sítio para todos os outros sítios da rede) e conexão local (migração apenas para os vizinhos mais próximos), interagindo como descrito na seção 2.2.

Para os resultados que seguem, estamos utilizando a função exponencial logística para descrever a dinâmica local do sistema. As figuras foram geradas em Fortran90, 20000 iterações e plotadas as 50 últimas em Matlab conforme a configuração descrita acima na Figura 2.13.

Nos gráficos espaço-tempo na Figura 2.14, onde $\alpha = 0,9$, $\beta > 0$ e $r > 1$, observamos que os padrões podem ser caóticos ou não. Analisando os 30 sítios que compõem o sistema da Figura 2.14 (g) percebemos que todos os sítios apresentam densidade sempre acima ou sempre abaixo do ponto de equilíbrio. Já nos sistemas das figuras 2.14 (b), (h) e (i), alguns sítios apresentam densidade sempre acima ou sempre abaixo do ponto de equilíbrio e outros apresentam um comportamento irregular. Nos sistemas das Figuras 2.14 (c), (e) e (f), também temos alguns sítios com densidade sempre acima ou sempre abaixo do ponto de equilíbrio e os outros sítios estão variando a cada intervalo de tempo entre acima e abaixo do ponto de equilíbrio. E nos sistemas das Figuras 2.14 (a) e (d) temos padrões totalmente irregulares.

Como estamos apenas distinguindo se cada sítio está acima ou abaixo do equilíbrio a cada passo de tempo, vejamos algumas séries temporais na Figura 2.15. No caso (a) temos o sítio 30 do caso (g) da Figura 2.14. Percebemos um comportamento estável deste sítio e esta estabilidade também foi verificada para os outros sítios deste caso, diferindo na densidade. Desta forma confirmamos uma estabilidade heterogênea para o caso (g) da Figura 2.14.

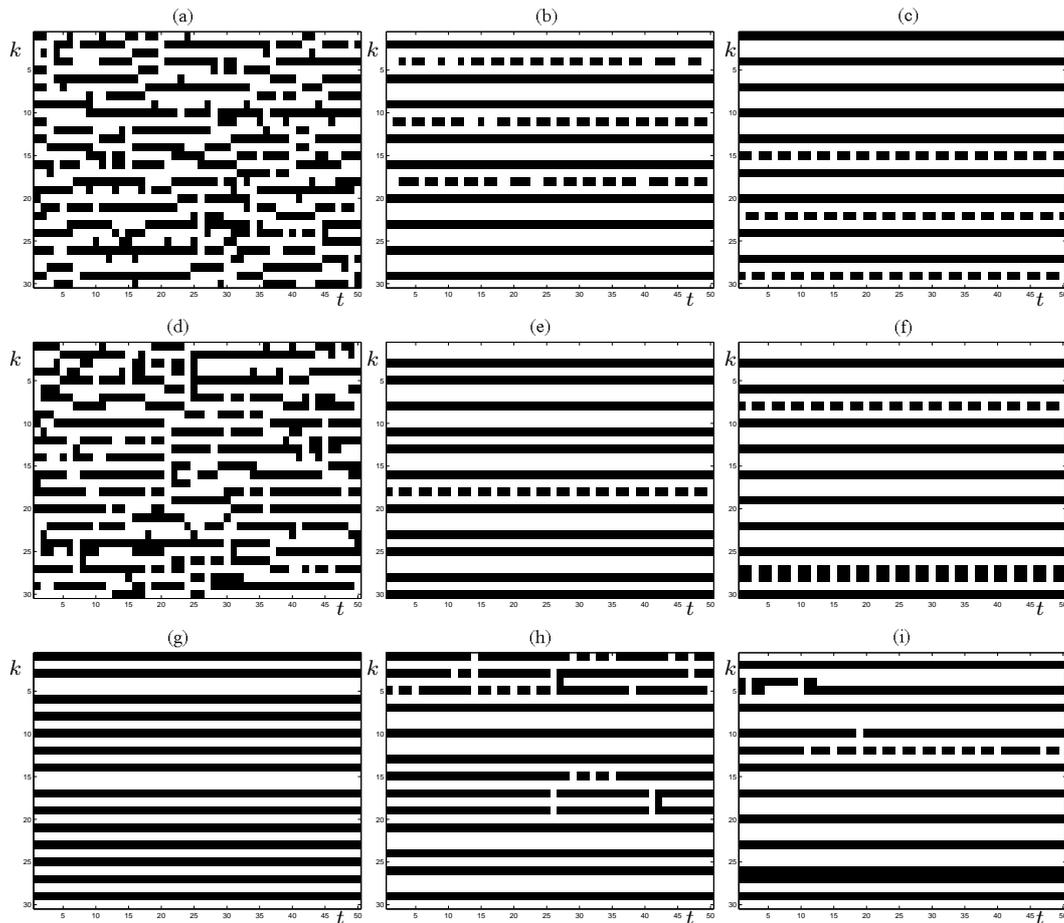


Figura 2.14: Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão local com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta > 0$ e $r > 1$: (a) $\beta = 65$ e $r = 1,3$ (b) $\beta = 65$ e $r = 1,5$ (c) $\beta = 65$ e $r = 1,7$ (d) $\beta = 50$ e $r = 1,3$ (e) $\beta = 50$ e $r = 1,5$ (f) $\beta = 50$ e $r = 1,7$ (g) $\beta = 15$ e $r = 1,3$ (h) $\beta = 15$ e $r = 1,5$ (i) $\beta = 15$ e $r = 1,7$ (de cima para baixo $\beta = 65, \beta = 50, \beta = 15$ da esquerda para direita $r = 1,3, r = 1,5, r = 1,7$).

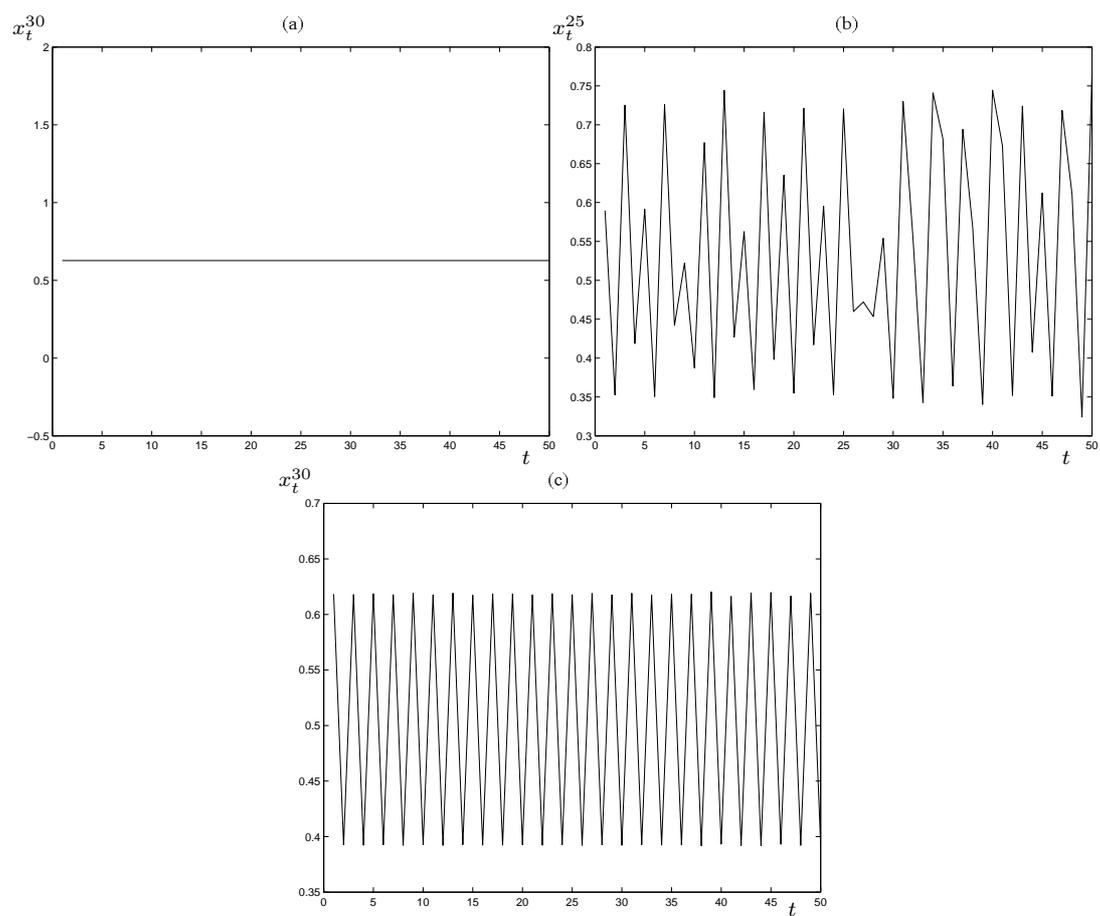


Figura 2.15: Séries temporais: (a) sítio 30 do caso da Figura 2.14(g); (b) sítio 25 do caso da Figura 2.14(h); (c) sítio 30 do caso da figura 2.14(h).

Nos casos (b) e (c) da Figura 2.15 temos as séries temporais para os sítios 25 e 30 do caso (h) da Figura 2.14. Aqui observamos comportamentos diferentes para duas "listras brancas". No caso (b) oscilações caóticas sempre abaixo do ponto de equilíbrio e, no caso (c), oscilações periódicas, também sempre abaixo do equilíbrio.

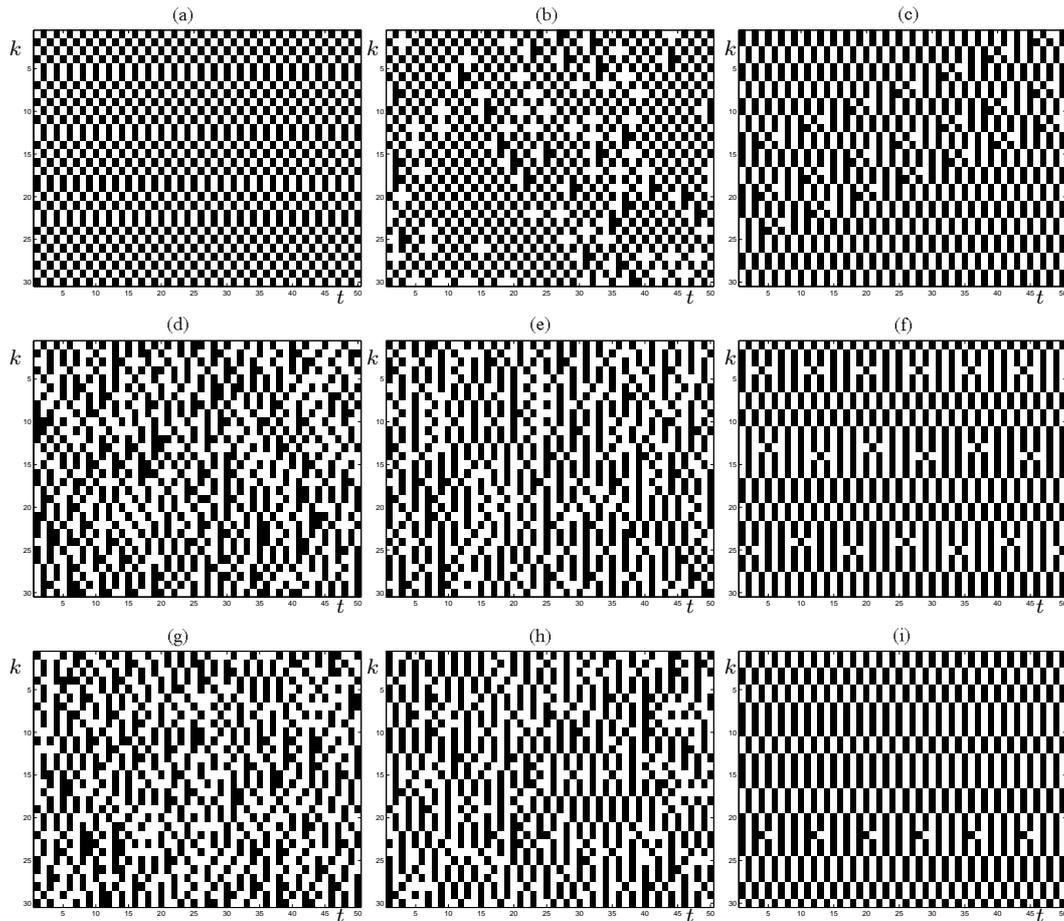


Figura 2.16: Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão local com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta < 0$ e $r > 1$: (a) $\beta = -15$ e $r = 1,3$ (b) $\beta = -15$ e $r = 1,5$ (c) $\beta = -15$ e $r = 1,7$ (d) $\beta = -50$ e $r = 1,3$ (e) $\beta = -50$ e $r = 1,5$ (f) $\beta = -50$ e $r = 1,7$ (g) $\beta = -65$ e $r = 1,3$ (h) $\beta = -65$ e $r = 1,5$ (i) $\beta = -65$ e $r = 1,7$ (de cima para baixo, $\beta = -15, \beta = -50, \beta = -65$; da esquerda para direita, $r = 1,3, r = 1,5, r = 1,7$).

Nos gráficos espaço-tempo na Figura 2.16, onde $\alpha = 0,9$, $\beta < 0$ e $r > 1$, observamos um número maior de padrões caóticos para os mesmos valores

de r utilizados anteriormente nas simulações mostradas na Figura 2.14 e valores de β simétricos aos anteriores. Na seção 2.3 tínhamos concluído que, para dois sítios, valores de β negativos provocam uma probabilidade maior de caos. Isto parece ser válido também, para um número maior de sítios, ao compararmos estes padrões. Para verificarmos esta suposição precisamos calcular os expoentes de Lyapunov, assim como foi feito para dois sítios. Este estudo será feito em seguida, na seção 2.5.

Na Figura 2.16, apenas as simulações (a), (f) e (i) têm padrões regulares, onde os sítios intercalam entre população acima e abaixo do ponto de equilíbrio a cada passo de tempo. Além disso, alguns sítios vizinhos também intercalam entre acima e abaixo do ponto de equilíbrio.

Já na Figura 2.17, onde $\alpha = 0,9$, $\beta > 0$ e $r < 1$ observamos um número bem maior de padrões regulares comparado a figura 2.14. Neste caso, estamos trabalhando com os mesmos valores de β que na Figura 2.14, apenas tomando valores de r menores que 1. Novamente percebemos uma similaridade com o modelo estudado para dois sítios, em que a região de caos para $\beta > 0$ e $r < 1$ era bem menor. Observe também que na Figura 2.17 (i) todos os sítios encontram-se sempre com densidades acima do ponto de equilíbrio.

Novamente, como na Figura 2.16, observamos os padrões regulares onde os sítios intercalam entre população acima e abaixo do ponto de equilíbrio a cada passo de tempo. Além disso, quase todos os sítios vizinhos também intercalam entre acima e abaixo do ponto de equilíbrio.

Na Figura 2.18, onde $\alpha = 0,9$, $\beta < 0$ e $r < 1$, novamente temos a presença de vários padrões em que todos os sítios apresentam densidade sempre acima ou sempre abaixo do ponto de equilíbrio, como na Figura 2.14. Neste caso, estamos trabalhando com valores de β negativos simétricos ao caso anterior e r menores do que 1.

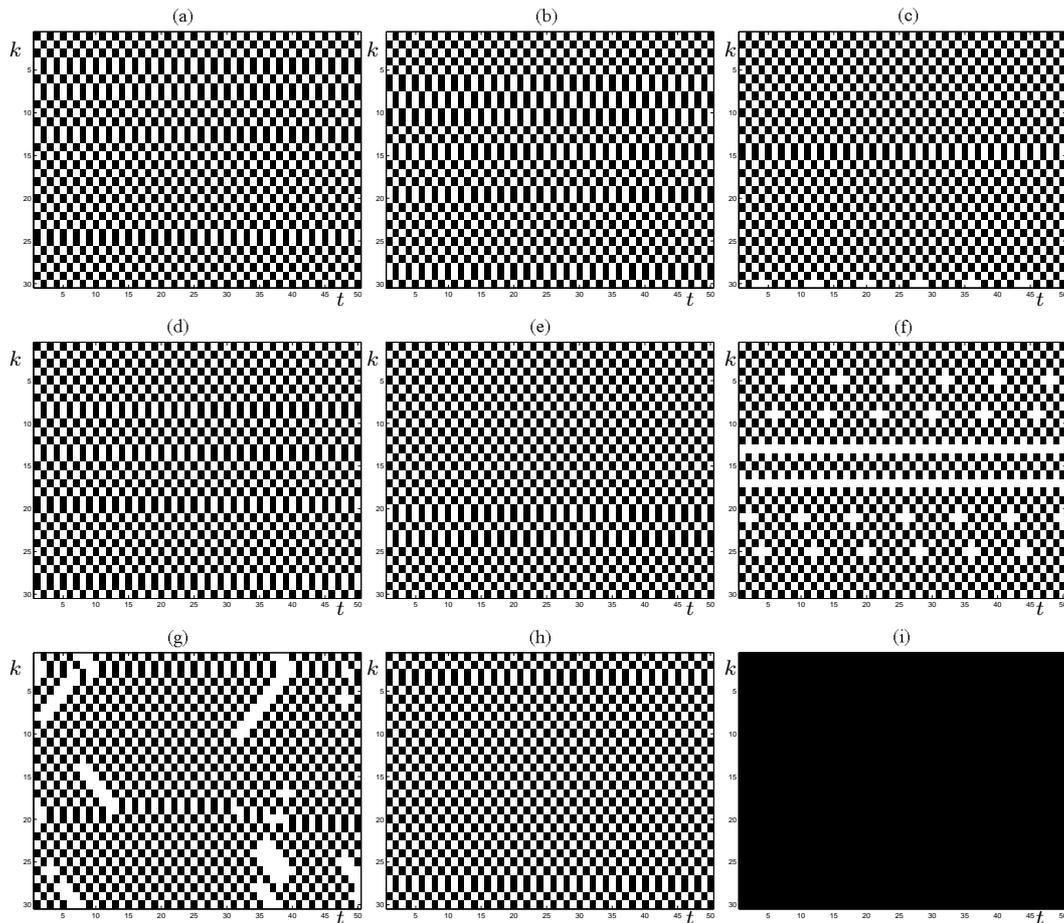


Figura 2.17: Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão local com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta > 0$ e $r < 1$: (a) $\beta = 65$ e $r = 0,2$ (b) $\beta = 65$ e $r = 0,5$ (c) $\beta = 65$ e $r = 0,9$ (d) $\beta = 50$ e $r = 0,2$ (e) $\beta = 50$ e $r = 0,5$ (f) $\beta = 50$ e $r = 0,9$ (g) $\beta = 15$ e $r = 0,2$ (h) $\beta = 15$ e $r = 0,5$ (i) $\beta = 15$ e $r = 0,9$ (de cima para baixo, $\beta = 65$, $\beta = 50$, $\beta = 15$; da esquerda para direita, $r = 0.2$, $r = 0.5$, $r = 0.9$).

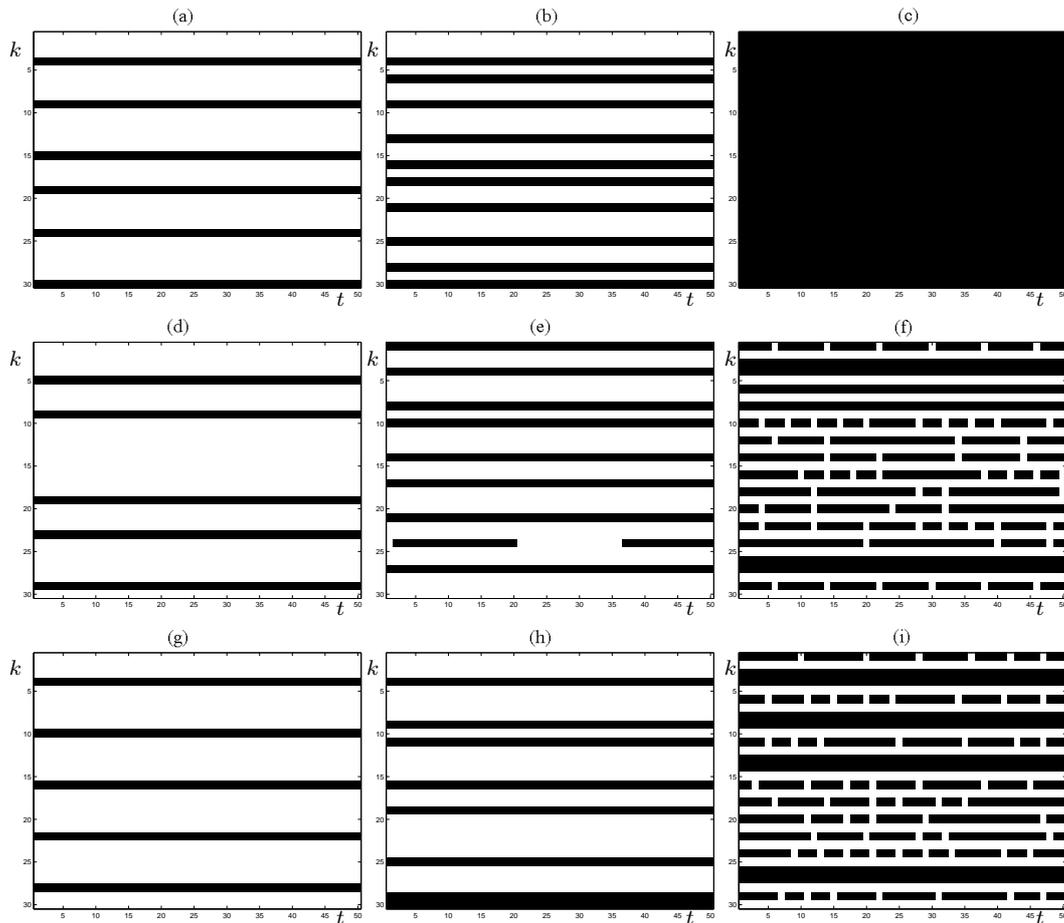


Figura 2.18: Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão local com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta < 0$ e $r < 1$: (a) $\beta = -15$ e $r = 0,2$ (b) $\beta = -15$ e $r = 0,5$ (c) $\beta = -15$ e $r = 0,9$ (d) $\beta = -50$ e $r = 0,2$ (e) $\beta = -50$ e $r = 0,5$ (f) $\beta = -50$ e $r = 0,9$ (g) $\beta = -65$ e $r = 0,2$ (h) $\beta = -65$ e $r = 0,5$ (i) $\beta = -65$ e $r = 0,9$ (de cima para baixo, $\beta = -15, \beta = -50, \beta = -65$; da esquerda para direita, $r = 0,2, r = 0,5, r = 0,9$).

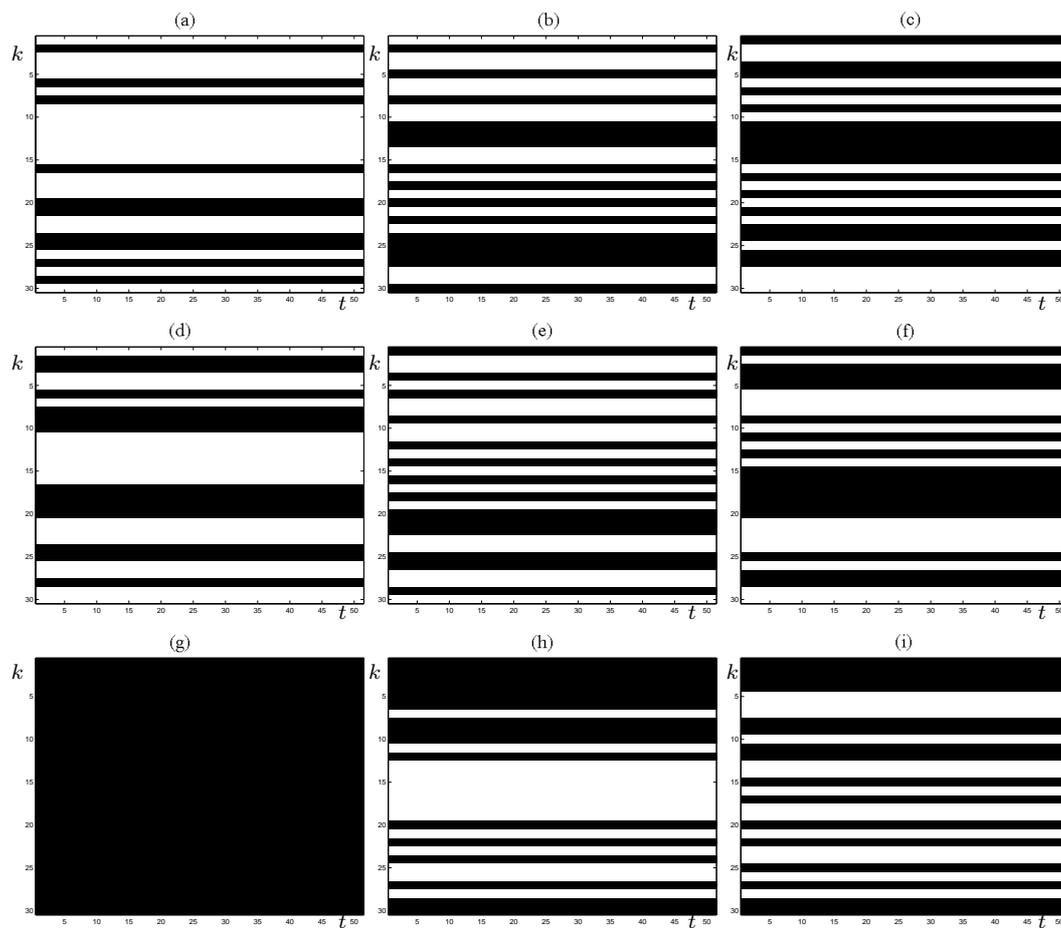


Figura 2.19: Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão global com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta > 0$ e $r > 1$: (a) $\beta = 65$ e $r = 1,3$ (b) $\beta = 65$ e $r = 1,5$ (c) $\beta = 65$ e $r = 1,7$ (d) $\beta = 50$ e $r = 1,3$ (e) $\beta = 50$ e $r = 1,5$ (f) $\beta = 50$ e $r = 1,7$ (g) $\beta = 15$ e $r = 1,3$ (h) $\beta = 15$ e $r = 1,5$ (i) $\beta = 15$ e $r = 1,7$ (de cima para baixo, $\beta = 65$, $\beta = 50$, $\beta = 15$; da esquerda para direita, $r = 1,3$, $r = 1,5$, $r = 1,7$).

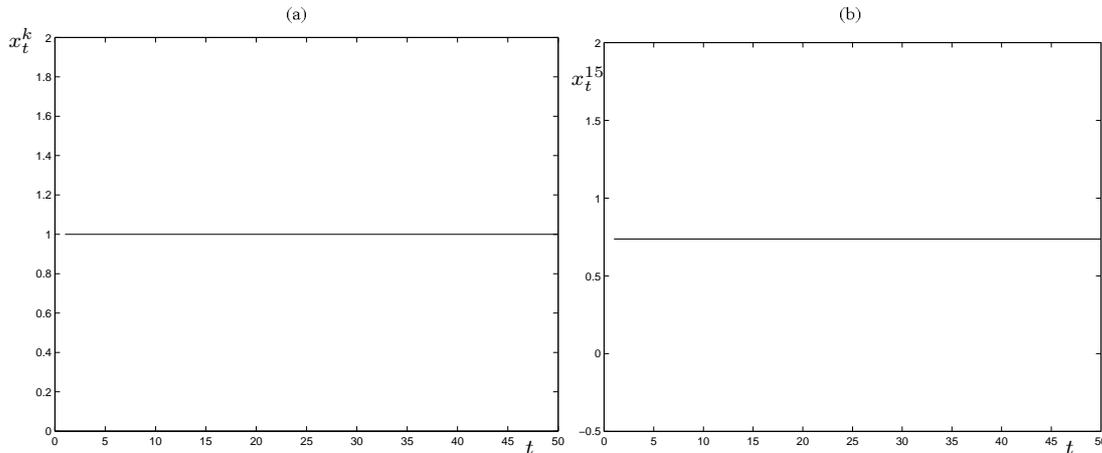


Figura 2.20: Séries temporais: (a) qualquer sítio do caso da figura 2.19(g); (b) sítio 15 do caso da figura 2.19(h).

Nas Figuras 2.19, 2.21, 2.22 e 2.23 temos os padrões para o acoplamento global para os mesmos valores de r e β utilizados nas figuras de acoplamento local. Na Figura 2.19 temos padrões para $\beta > 0$ e $r > 1$ para o acoplamento global. Percebemos que quase todos os casos analisados na Figura 2.19, os sítios apresentam densidades sempre acima ou sempre abaixo do ponto de equilíbrio. A exceção é o caso (g) onde entramos na área de estabilidade e temos todos os sítios com densidade 1. No acoplamento local, mostrado na Figura 2.14, tínhamos encontrado padrões caóticos para parâmetros que com o acoplamento global tornam o comportamento regular. Por exemplo: o mesmo modelo de 30 sítios com parâmetros $\alpha = 0,9$, $\beta = 65$ e $r = 1,3$ com acoplamento local tem padrão caótico 2.14(a) e com acoplamento global, apresenta maior regularidade conforme a Figura 2.19(a).

Assim como feito no acoplamento local, plotamos, na Figura 2.20, as séries temporais para alguns sítios dos casos (g) e (h) da Figura 2.19. A série temporal do caso (a) é verificada para todos os sítios da Figura 2.19(g), ou seja, temos estabilidade homogênea. Então para os mesmos parâmetros aos quais no acoplamento local correspondia uma estabilidade heterogênea, agora a estabilidade é homogênea.

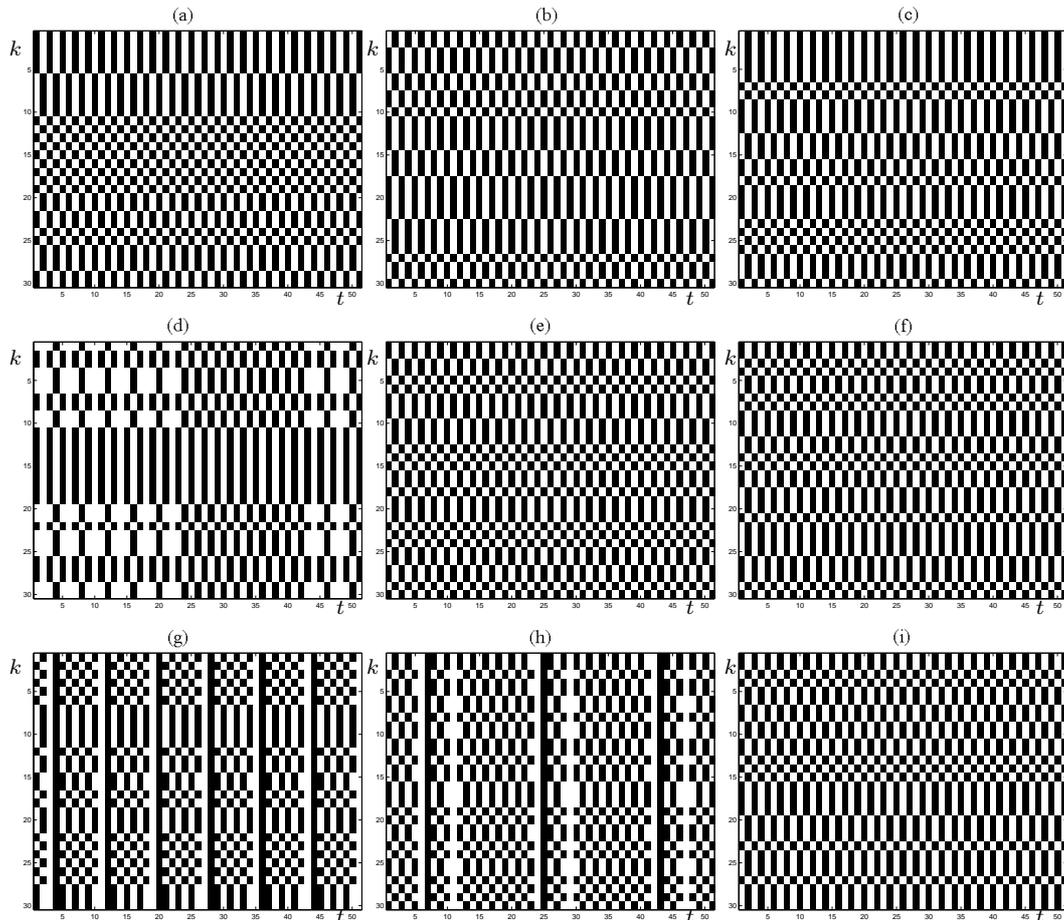


Figura 2.21: Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão global com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta < 0$ e $r > 1$: (a) $\beta = -15$ e $r = 1,3$ (b) $\beta = -15$ e $r = 1,5$ (c) $\beta = -15$ e $r = 1,7$ (d) $\beta = -50$ e $r = 1,3$ (e) $\beta = -50$ e $r = 1,5$ (f) $\beta = -50$ e $r = 1,7$ (g) $\beta = -65$ e $r = 1,3$ (h) $\beta = -65$ e $r = 1,5$ (i) $\beta = -65$ e $r = 1,7$ (de cima para baixo, $\beta = -15, \beta = -50, \beta = -65$; da esquerda para direita, $r = 1,3, r = 1,5, r = 1,7$).

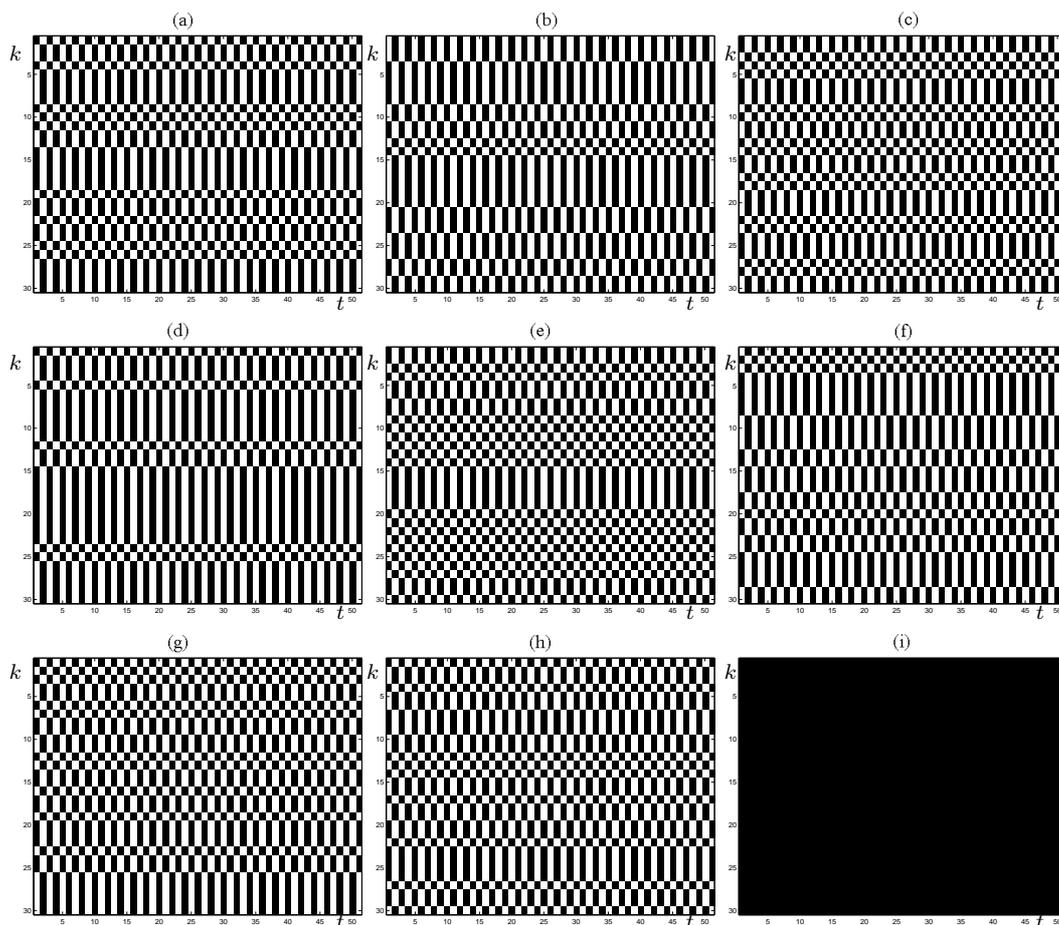


Figura 2.22: Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão global com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta > 0$ e $r < 1$: (a) $\beta = 65$ e $r = 0,2$ (b) $\beta = 65$ e $r = 0,5$ (c) $\beta = 65$ e $r = 0,9$ (d) $\beta = 50$ e $r = 0,2$ (e) $\beta = 50$ e $r = 0,5$ (f) $\beta = 50$ e $r = 0,9$ (g) $\beta = 15$ e $r = 0,2$ (h) $\beta = 15$ e $r = 0,5$ (i) $\beta = 15$ e $r = 0,9$ (de cima para baixo, $\beta = 65$, $\beta = 50$, $\beta = 15$; da esquerda para direita, $r = 0,2$, $r = 0,5$, $r = 0,9$).

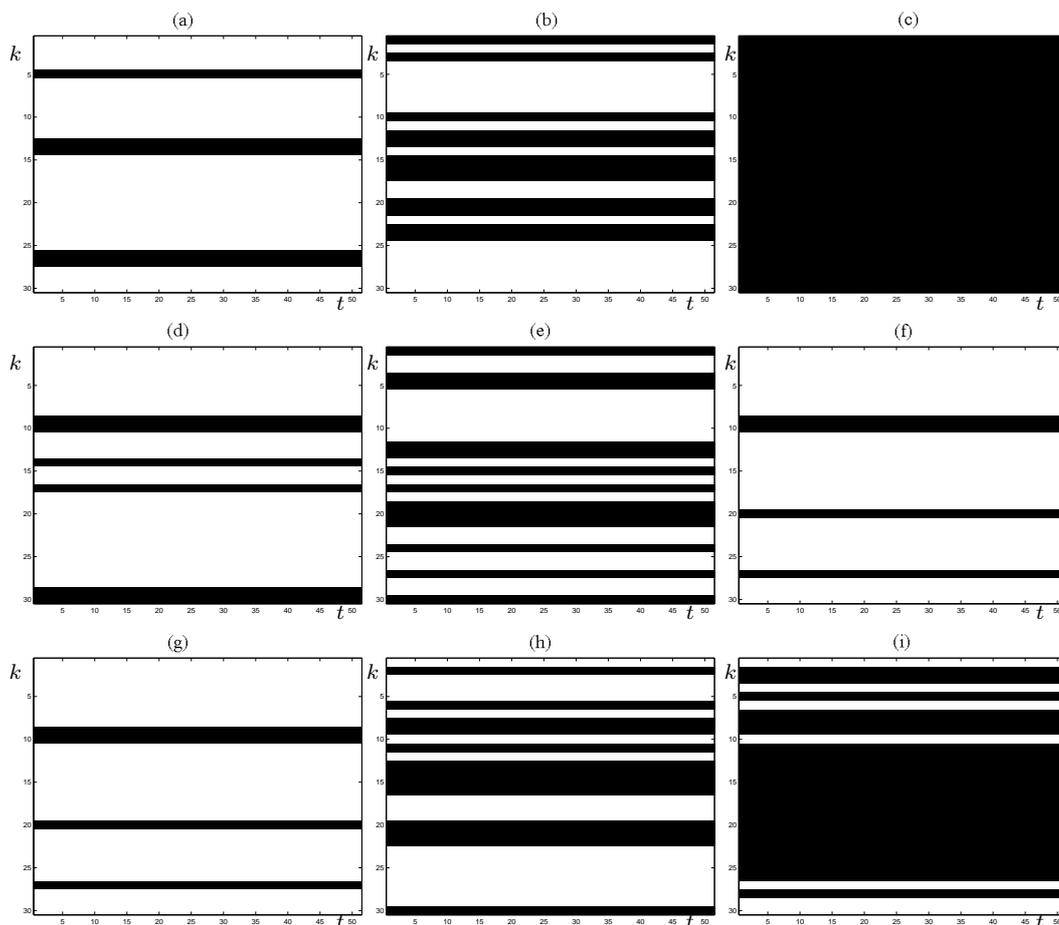


Figura 2.23: Gráficos espaço-tempo correspondentes à dinâmica local do tipo Exponencial Logística e conexão global com fração migratória máxima $\alpha = 0,9$, para $\beta < 0$ e $r < 1$: (a) $\beta = -15$ e $r = 0,2$ (b) $\beta = -15$ e $r = 0,5$ (c) $\beta = -15$ e $r = 0,9$ (d) $\beta = -50$ e $r = 0,2$ (e) $\beta = -50$ e $r = 0,5$ (f) $\beta = -50$ e $r = 0,9$ (g) $\beta = -65$ e $r = 0,2$ (h) $\beta = -65$ e $r = 0,5$ (i) $\beta = -65$ e $r = 0,9$ (de cima para baixo, $\beta = -15, \beta = -50, \beta = -65$; da esquerda para direita, $r = 0,2, r = 0,5, r = 0,9$).

A série temporal do caso (b) refere-se ao sítio de número 15 da Figura 2.19(h). Esta estabilidade é verificada para os outros sítios deste caso, diferindo na densidade. Desta forma temos estabilidade heterogênea.

Na Figura 2.21 temos padrões para o acoplamento global para $\beta < 0$ e $r > 1$. Nas Figuras 2.21 (a), (b), (c), (e), (f) e (i) cada sítio oscila acima e abaixo do ponto de equilíbrio. Padrões mais irregulares foram encontrados nos casos (d), (g) e (h). Como já verificado para o acoplamento local, verificamos aqui também padrões mais irregulares para $\beta < 0$. Se comparado com a Figura 2.16 também percebemos a irregularidade maior para conexão local.

Na Figura 2.22 temos padrões para o acoplamento global para $\beta > 0$ e $r < 1$. Agora percebemos que nas Figuras 2.22 (a), (b), (c), (d), (e), (f), (g), (h) todos os sítios apresentam oscilações que intercalam acima e abaixo do ponto de equilíbrio. A figura (i) é o caso onde os parâmetros entram na região estável, ou seja, todos os sítios estão no equilíbrio $x^* = 1$. Novamente não encontramos nenhum padrão aperiódico no acoplamento global com $\beta > 0$ como verificado na Figura 2.19.

Na Figura 2.23 temos padrões para o acoplamento global para $\beta < 0$ e $r < 1$. Percebemos que nos casos analisados na Figura 2.23, todos os sítios apresentam densidades sempre acima ou sempre abaixo do ponto de equilíbrio. Isto já tinha acontecido na Figura 2.19 nas quais também usamos valores de $r > 1$, porém $\beta > 0$.

Em geral, comparando as figuras geradas com acoplamento local (Figuras 2.14, 2.16, 2.17 e 2.18) com as figuras geradas com acoplamento global (Figuras 2.19, 2.21, 2.22 e 2.23) pode-se perceber que os padrões encontrados para o acoplamento global são mais regulares que os padrões encontrados no acoplamento local. Na seção 2.2 já vimos que com a conexão global, tínhamos uma probabilidade maior de estabilidade do que com o acoplamento local. Aqui temos evidências de que também haverá uma probabilidade menor de dinâmicas caóticas para o acopla-

mento global. Para confirmar esta hipótese iremos, assim como foi feito na seção 2.3, calcular os expoentes de Lyapunov.

2.5 Expoentes de Lyapunov para n sítios

Na seção anterior observamos a presença de padrões caóticos para 30 sítios. Para dar sustentação a estes resultados que acabamos de mencionar, utilizaremos os números de Lyapunov ou seus correspondentes expoentes de Lyapunov, definidos na equação (2.21). Como vimos na seção 2.3, se tivermos um número de Lyapunov maior que um, ou um expoente de Lyapunov maior que zero, o sistema é considerado caótico. Para fazer o cálculo numérico dos expoentes de Lyapunov utilizamos o algoritmo apresentado em Alligood [2].

Os resultados apresentados nesta seção foram obtidos para o sistema (1.3) considerando topologia de anel cíclico localmente conectado e globalmente conectado. A função f usada para a obtenção destes resultados é a função exponencial logística (2.10) e a função μ é dada por (2.13). Os gráficos foram gerados para diferentes números de sítios com $\alpha = 0,75$. Foram realizadas inúmeras simulações para valores da taxa de crescimento r variando entre 0 e 2 com passos de 0.005 e valores do parâmetro β variando entre -100 e 100 com passo de 0.5. Este processo foi realizado para $n = 2, 5, 10, 15$. As regiões apresentadas foram determinadas plotando os valores dos parâmetros r e β para os quais o maior Expoente de Lyapunov é maior que zero. Desta forma, determinamos a região em que a migração gera caos. A região central é onde o sistema é estável como determinado na condição (2.16).

Na Figura 2.24 temos a região caótica para $n = 2$, $n = 4$, $n = 10$ e $n = 15$ com conexão local. Na Figura 2.24(a), para $n = 2$, observamos a presença de uma região caótica significativa, principalmente para valores de $\beta < 0$ como já havíamos observado em seção anterior.

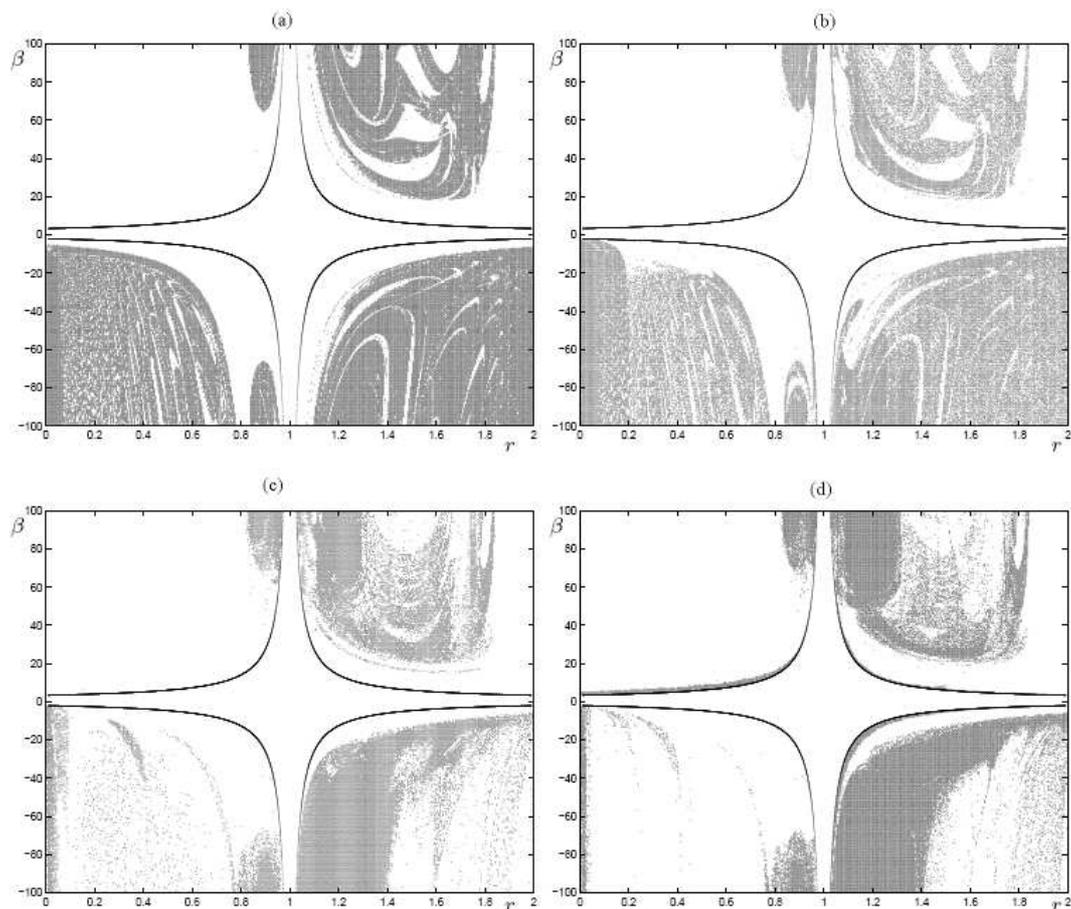


Figura 2.24: A delimitação central indica que na região central estão os valores dos parâmetros r e β para os quais o sistema permanece estável mesmo com migração e na região restante estão os valores dos parâmetros r e β para os quais o sistema se torna instável com a presença de migração. A região escura indica os valores dos parâmetros r e β para os quais a presença de migração dependente da densidade torna o sistema caótico. O gráfico foi obtido plotando os valores de r e β para os quais os expoentes de Lyapunov são maiores que zero. Isto foi feito com conexão local para a função Exponencial Logística para $\alpha = 0,75$ com (a) $n = 2$, (b) $n = 4$, (c) $n = 10$ e (d) $n = 15$.

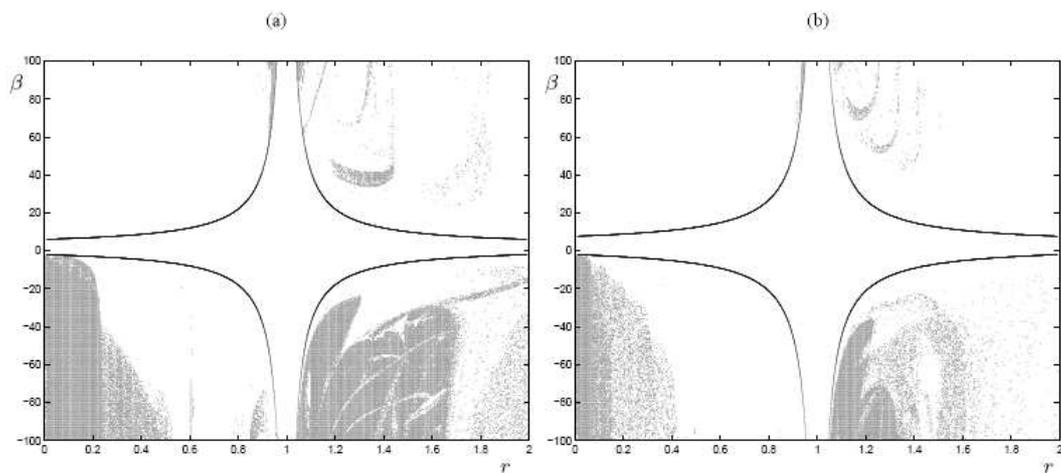


Figura 2.25: A delimitação central indica que na região central estão os valores dos parâmetros r e β para os quais o sistema permanece estável mesmo com migração e na região restante estão os valores dos parâmetros r e β para os quais o sistema se torna instável com a presença de migração. A região escura indica os valores dos parâmetros r e β para os quais a presença de migração dependente da densidade torna o sistema caótico. O gráfico foi obtido plotando os valores de r e β para os quais os expoentes de Lyapunov são maiores que zero. Isto foi feito com conexão global para a função Exponencial Logística para $\alpha = 0,75$ com (a) $n = 4$ e (b) $n = 10$

À medida que aumentamos o número de sítios do sistema, obtemos uma região caótica menos expressiva como pode ser observado nas figuras (b) e (c), representando $n = 4$ e $n = 10$ respectivamente. Esta diferença não é tão relevante quando aumentamos de 10 para 15 sítios, conforme figuras (c) e (d)

Comparando as Figuras 2.24 (b) e (c) com as Figuras 2.25 (a) e (b) respectivamente, podemos perceber a diferença entre conexão local e conexão global. Anteriormente vimos que a região de instabilidade é maior quando temos conexão local. Agora, comparando a região caótica, concluímos que é maior quando a conexão é local.

Observando que em todas as figuras há uma ocorrência maior de caos quando $\beta < 0$, confirmamos a hipótese de que existe uma probabilidade maior de caos quando a migração ocorre devido à escassez de indivíduos. Também pode-se observar que em todas as figuras há probabilidade maior de caos se $r > 1$, lembrando que temos $\alpha = 0,75$. Isto pode não ocorrer para valores menores de α .

2.6 Conclusões

Neste capítulo investigamos a influência da migração dependente da densidade em uma metapopulação de uma única espécie, modelada como um sistema discreto. Esta análise foi feita para um sistema de n sítios, considerando a configuração da rede como anéis cíclicos e a matriz de interação simétrica.

Obtivemos um critério de estabilidade considerando que a migração pode ocorrer por dois motivos distintos: a) pelo excesso de indivíduos que causa escassez de recursos para sobrevivência, no caso em que $\phi'(x^*)$ é positivo e b) pela escassez de indivíduos, que tentam se agrupar na dificuldade de encontrar parceiros,

no caso em que $\phi'(x^*)$ é negativo. Observamos que a região de instabilidade é um pouco maior para o caso (b).

Usando este critério, comparamos a região de estabilidade do modelo com conexão local com o modelo com conexão global e concluímos que onde a conexão é maior (global) o sistema tem uma região de estabilidade maior, ou seja, tem uma probabilidade maior de estabilidade.

Depois aplicamos este critério em funções específicas. Notamos que a região de instabilidade no modelo com a função de Beverton-Holt é bem menor em comparação com o modelo com a função Exponencial Logística. Verificamos que no modelo com a função exponencial logística há uma simetria com relação a reta vertical $r = 1$ (r taxa de reprodução), ou seja, a região de instabilidade gerada pela migração é a mesma tanto para a dinâmica local aproximando-se do ponto de equilíbrio estável monotonicamente $0 < r < 1$, quanto para a aproximação oscilatória $1 < r < 2$.

Fizemos também um estudo sobre a presença de oscilações caóticas geradas pela migração. Observamos a presença de atratores caóticos (2 sítios) e padrões caóticos (30 sítios), e determinamos a região caótica através dos expoentes de Lyapunov. Para dois sítios, concluímos que aumentos no valor da fração migratória máxima α , isto é permitindo que uma quantidade maior de indivíduos migrem no sistema, determinam uma região caótica mais expressiva. Também foi observado que quando aumentamos o número de sítios temos uma probabilidade menor de caos. Além disso, percebemos uma probabilidade maior de caos quando tratamos de uma migração devido à escassez de indivíduos ($\beta < 0$).

Outro ponto que foi observado é que quando $\alpha > 0.55$ a presença de uma região maior de caos para $r > 1$ do que para $r < 1$. Ou seja temos uma probabilidade maior de caos quando a dinâmica local tem uma aproximação oscilatória ao ponto-fixa, desde que a taxa de migração seja suficientemente alta.

3 ESTABILIDADE DO ESTADO SÍNCRONO

No capítulo anterior trabalhamos com a instabilidade gerada pela migração dependente da densidade, ou seja, consideramos que o modelo de um único sítio era estável e analisamos a estabilidade com a presença da migração.

Neste capítulo analisaremos o que ocorre com o sistema acoplado quando o modelo de um único sítio (desacoplado) é instável. Existe uma vasta literatura sobre o assunto, preocupada em, mais do que verificar o que ocorre com o sistema, prever a probabilidade da população se extinguir. Um aspecto importante relacionado com a extinção são as dinâmicas síncronas. Aqui, sincronismo significa que as populações em todos os sítios evoluem no tempo com a mesma amplitude e fase. Em Liebhold et al. [19] temos um estudo em termos biológicos sobre os fatores que causam sincronia.

Allen et al. [1] verificaram que apesar das baixas densidades levarem a uma extinção mais freqüente a nível local, os efeitos decorrentes das oscilações caóticas reduzem o grau de sincronia entre as populações e, assim, reduzem a probabilidade de todas serem simultaneamente extintas.

Esta idéia de que sincronismo pode ser perigoso para a conservação das espécies é compartilhada por Earn [8] que faz um estudo para a função Logística com migração constante analisando quando a sincronia é possível, impossível ou inevitável, estabelecendo uma correlação positiva entre o grau de sincronização das oscilações em cada sítio e o risco de extinção da metapopulação. Eles também obtiveram um critério analítico para a estabilidade das oscilações sincronizadas que se aplica a metapopulações com número qualquer de sítios arbitrariamente conectados.

A regra de dispersão recebeu atenção especial na última década, mas a maioria dos estudos supõe migração independente da densidade (veja em Ylikarjula

et al. [34] uma lista de referências). Esta hipótese simplifica o tratamento analítico e numérico dos modelos mas evidentemente diverge das evidências de dispersão dependente da densidade na natureza (recentemente Matthysen [21] estudou uma ampla variedade de taxas com pássaros e mamíferos). Dispersão dependente da densidade em modelos de metapopulação foi considerada por Ruxton [26] e Silva et al. [30] em estudos sobre a instabilidade gerada pela migração e formação de padrões, por Ylikarjula et al. [34] que estudaram os efeitos do número de sítios e diferentes mecanismos de dispersão e, mais recentemente, por Silva et al. [27] em estudos sobre sincronização. Neste trabalho restringimos nossa atenção a uma metapopulação de uma única espécie com migração dependente da densidade.

3.1 Critério para Estabilidade do Estado Síncrono

O critério de estabilidade do atrator síncrono que descreveremos a seguir, apresentado em Silva e Giordani [27], vale para uma metapopulação com um número de sítios arbitrário, conectados por um mecanismo de migração dependente da densidade e generaliza o resultado de Earn et al. [8].

O modelo que utilizaremos é o mesmo descrito no capítulo 1 que resulta no sistema (2.1). Novamente consideraremos a matriz de conexão $C = [c_{ji}]$ duplamente estocástica, isto é, $\forall i, j, \sum_{i=1}^n c_{ji} = \sum_{j=1}^n c_{ji} = 1$ e $c_{ii} = 0$.

A sincronização do sistema (2.1) é obtida se a densidade em todos os sítios for a mesma em todo tempo t . Isto significa que $x_t^j = x_t$ para todo $j = 1, 2, \dots, n$.

Substituindo na equação do sistema:

$$x_{t+1}^j = f(x_t) - \phi(f(x_t)) + \sum_{i=1}^n c_{j,i} \phi(f(x_t)).$$

Como $\phi(f(x_t))$ não depende mais de i , pode sair do somatório:

$$x_{t+1}^j = f(x_t) - \phi(f(x_t)) + \phi(f(x_t)) \sum_{i=1}^n c_{j,i}.$$

Como $\sum_{i=1}^n c_{j,i} = 1$, a equação fica:

$$\begin{aligned} x_{t+1}^j &= f(x_t) - \phi(f(x_t)) + \phi(f(x_t)) \\ &= f(x_t), \end{aligned}$$

para todo $j = 1, 2, \dots, n$.

Desta forma, concluímos que a dinâmica de cada sítio no estado sincronizado satisfaz $x_{t+1} = f(x_t)$ que é exatamente a dinâmica de um sítio isolado. Ou seja, se houver sincronização, todas as populações oscilarão conforme o modelo local. Observe que, desta forma, também mostramos a existência de solução homogênea se $\sum_{i=1}^n c_{j,i} = 1$, estudada no capítulo anterior.

O mesmo raciocínio pode ser feito para ciclos periódicos e órbitas caóticas da dinâmica local que nos garantirão existência de soluções periódicas e a existência de soluções caóticas sincronizadas. No capítulo anterior, analisamos a estabilidade da solução homogênea. Neste capítulo queremos analisar a estabilidade da solução caótica sincronizada.

Em termos matemáticos, sincronização significa que a dinâmica do sistema descrita pela equação (1.3) está restrita a um subespaço invariante, que, neste caso, é a diagonal do espaço de fase. Por exemplo, no caso bidimensional, onde temos as populações x^1 e x^2 , o subespaço invariante é a diagonal do diagrama de fase $x^1 = x^2$. Uma órbita iniciada nesta reta permanece na reta ao longo do tempo.

Considere uma órbita sincronizada. Estamos interessados em estudar a estabilidade local assintótica das soluções sincronizadas, isto é, determinar se as órbitas que iniciam próximas do estado sincronizado, a diagonal do espaço de fase, serão atraídas para este estado. Para obter isto, linearizamos o sistema dado em torno da órbita sincronizada, calculando a matriz Jacobiana do sistema:

$$J(x_t^i) = \begin{pmatrix} 1 - \phi'(f(x_t^1))f'(x_t^1) & c_{1,2}\phi'(f(x_t^2))f'(x_t^2) & \dots \\ c_{2,1}\phi'(f(x_t^1))f'(x_t^1) & 1 - \phi'(f(x_t^2))f'(x_t^2) & \dots \\ \dots & \dots & \dots \end{pmatrix},$$

e aplicamos na órbita sincronizada; assim $J(x_t) = [\alpha_{i,j}(x_t)]$, onde

$$\alpha_{i,j}(x_t) = \begin{cases} 1 - \phi'(f(x_t))f'(x_t) & i = j \\ c_{i,j}\phi'(f(x_t))f'(x_t) & i \neq j \end{cases}$$

Desta forma, $J(x_t)$ pode ser escrito como:

$$J(x_t) = f'(x_t)H_{\phi'(x_t)}, \quad (3.1)$$

onde

$$H_{\phi'(x_t)} = (I - \phi'(x_t)B)$$

onde I é a matriz identidade e B é a matriz definida em (2.6).

Sem perda de generalidade, podemos supor que a matriz $C = [c_{ij}]$ é uma matriz irredutível, ou seja, a conexão entre os sítios não tem nenhum conglomerado isolado (não há nenhum subconjunto de sítios isolados do resto, agindo como uma metapopulação em si mesma). Isto porque, se a matriz $C = [c_{ij}]$ fosse redutível, então ela seria uma soma direta de matrizes duplamente estocásticas, já que toda matriz duplamente estocástica tem esta propriedade [20]. No caso de metapopulação, significa que poderíamos estudar cada conglomerado separadamente. Já que consideramos que $C = [c_{ij}]$ é irredutível, isto implica, pelo Teorema de Perron-Frobenius [18], que o autovalor $\lambda = 1$ é o autovalor simples dominante de

C , associado ao autovetor $\mathbf{v} = (1, 1, \dots, 1)$. Assim, podemos decompor $\mathfrak{R}^n = \mathbf{v} \oplus W$, onde W é subespaço C -invariante de dimensão $n - 1$. Nestas condições a matriz B admite a seguinte representação:

$$B = Q \begin{bmatrix} 0 & \dots & 0 \\ \vdots & & \\ 0 & & \mathbf{A} \end{bmatrix} Q^{-1},$$

onde A é uma matriz $(n - 1) \times (n - 1)$ e Q é a matriz mudança de base apropriada.

De (3.1) podemos escrever:

$$H_{\phi'(x_t)} = Q \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 & I - \phi'(x_t)A \end{bmatrix} Q^{-1}.$$

Temos $\lambda = 1$, um autovalor simples (multiplicidade=1) de $H_{\phi'(x_t)}$ e seu correspondente autovetor é a diagonal do espaço de fase, que é exatamente o subespaço invariante que se restringe aos movimentos síncronos. Isto quer dizer que as perturbações neste subespaço podem ocorrer livremente. Enquanto que as perturbações em $I - \phi'(x_{t+1})A$ são transversais ao espaço síncrono e deverão tender a zero, já que queremos verificar a estabilidade do estado síncrono. Vale lembrar que se tivéssemos $\lambda = 1$ com multiplicidade maior que 1 teríamos mais vetores linearmente independentes no subespaço invariante, isto é, a diagonal do espaço de fase poderia não atrair as órbitas.

Assim, precisamos estudar o crescimento da perturbação transversal à órbita sincronizada. Para isto precisamos considerar unicamente

$$J(x_t) = Q(f'(x_t)(I - \phi'(x_{t+1})A))Q^{-1}$$

e analisar a evolução de:

$$\Delta_{t+1} = f'(x_t)(I - \phi'(x_{t+1})A)\Delta_t$$

onde Δ_t é um vetor perturbação em \Re^{n-1} .

Se A for diagonalizável, $\exists S$ inversível tal que

$$A = SLS^{-1},$$

onde L é a matriz diagonal dos autovalores λ_j de A .

Temos,

$$\Delta_{t+1} = Sf'(x_t)(I - \phi'(x_{t+1})L)\Delta_t S^{-1},$$

e fazendo a seguinte mudança de variável

$$\tilde{\Delta} = S\Delta,$$

teremos

$$\tilde{\Delta}_{t+1} = f'(x_t)(I - \phi'(x_{t+1})L)\tilde{\Delta}_t.$$

Tomando um $\tilde{\Delta}(0)$ teremos:

$$\tilde{\Delta}(1) = f'(x_0)(I - \phi'(x_1)L)\tilde{\Delta}(0),$$

$$\tilde{\Delta}(2) = f'(x_1)(I - \phi'(x_2)L)\tilde{\Delta}(1),$$

$$= f'(x_1)(I - \phi'(x_2)L)f'(x_0)(I - \phi'(x_1)L)\tilde{\Delta}(0),$$

\vdots

$$\tilde{\Delta}(t) = f'(x_{t-1})(I - \phi'(x_t)L) \dots f'(x_1)(I - \phi'(x_2)L)f'(x_0)(I - \phi'(x_1)L)\tilde{\Delta}(0).$$

Desta forma, a perturbação $\tilde{\Delta}(t)$ se aproximará de zero se e só se:

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \| P_{\tau-1} \dots P_1 P_0 \|^{1/\tau} < 1,$$

onde $P_t = f'(x_t)(I - \phi'(x_{t+1})L)$, para todos os autovalores de A (diagonal de L).

Logo todas as perturbações transversais ao subespaço invariante tendem a zero. E

as perturbações paralelas ao subespaço invariante podem ocorrer livremente, pois já estão no estado síncrono.

Observe que podemos escrever:

$$\| P_{\tau-1} \dots P_1 P_0 \| = \| (I - \phi'(x_\tau)L) \dots (I - \phi'(x_1)L) \| \prod_{\tau=0}^{\tau-1} |f'(x_\tau)|.$$

Sendo ρ a medida natural invariante com suporte no atrator sincronizado teremos ρ f -invariante. E supondo sua ergodicidade, o Teorema Ergódico Multiplicativo de Oseledec [9] garante a existência e unicidade do limite abaixo, a menos de um conjunto de medida natural zero:

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \left(\| \prod_{\tau=0}^{\tau-1} (I - \phi'(x_\tau)L) \| \right)^{1/\tau} = \max_{\lambda_j} \lim_{\tau \rightarrow \infty} \left(\prod_{\tau=0}^{\tau-1} |1 - \phi'(x_\tau)\lambda_j| \right)^{1/\tau}.$$

Então podemos escrever:

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \| P_{\tau-1} \dots P_1 P_0 \|^{1/\tau} = L(x_0)\Lambda(x_0), \quad (3.2)$$

onde

$$L(x_0) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} |f'(x_{\tau-1}) \dots f'(x_1) f'(x_0)|^{1/\tau}$$

é o Número de Lyapunov da órbita sincronizada começando em x_0 , e

$$\Lambda(x_0) = \max_{\lambda_j} \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(1 - \phi'(x_\tau)\lambda_j) \dots (1 - \phi'(x_1)\lambda_j)\|^{1/\tau}.$$

Queremos saber quando órbitas iniciadas próximas do estado de sincronia se aproximam da diagonal de fase. Assim, as perturbações transversais à trajetória síncrona tenderão a zero quando $t \rightarrow \infty$ se, e só se:

$$L(x_0)\Lambda(x_0) < 1. \quad (3.3)$$

for válido para todo ponto x_0 .

Se negligenciarmos um conjunto excepcional (medida natural invariante zero) podemos eliminar a dependência de x_0 nas definições de L e Λ e estabelecer uma condição necessária para a estabilidade local assintótica do conjunto invariante sincronizado, a saber:

$$L\Lambda < 1$$

Se a desigualdade (3.3) não for válida para todo ponto $x(0)$, então a estabilidade transversal só será válida para um conjunto de condições iniciais específicas, denominado bacia de atração. Os estudos de Sushchik et al. [31] tratam deste assunto e Yakubu and Castillo-Chavez [33] estudam atratores co-existentes com bacias de atração misturadas.

Sabemos que, se os sítios estiverem sincronizados, eles estarão oscilando conforme a dinâmica local. Se quisermos obter caos sincronizado precisaremos $L > 1$ para a oscilação de um sítio desacoplado ser caótica e, portanto, para estarem sincronizadas segundo a inequação 3.3, precisamos de $\Lambda < \frac{1}{L}$.

Earn et al. [8], em seu estudo sobre dispersão independente da densidade, nomearam a região onde $L\Lambda < 1$ como região de possível sincronia, e a região onde $L\Lambda > 1$ de região de impossibilidade de sincronia. O produto $L\Lambda$ é chamado de número de Lyapunov transversal do atrator no conjunto invariante sincronizado.

Silva et al. [28] mostram para uma matriz de conexão C simétrica que existe um número de sítios crítico n^* tal que o anel com mais sítios que n^* não pode sincronizar. Mas este resultado só pode ser aplicado quando o menor autovalor de A tende a zero e o maior autovalor de A tende a um número positivo.

Cazelles [4] apresenta dois exemplos de dinâmicas qualitativamente incertas, com múltiplos atratores e imprevisíveis, e bacias de atração "riddled". Neste tipo de bacia, qualquer condição inicial pertencente a uma bacia está muito próximo a pedaços (de medida não-zero) pertencentes a outra bacia de atração. Em Cazelles

et al. [5] é apresentado um estudo sobre intermitência "on-off". Neste caso, o número de Lyapunov Transversal é maior que um mas, em tempos finitos, ficam menores que um. Ou seja, na maioria do tempo as populações estão sincronizadas.

A estabilidade de algumas órbitas síncronas especiais tais como ponto-fixo e órbitas periódicas não podem ser aproximadas pelo critério de estabilidade dado na equação (3.3) pois tais órbitas estão num conjunto excepcional em que L e Λ dependem do ponto inicial $x(0)$. Exemplos podem ser encontrados em Silva et al. [27] que também estudam um caso especial de migração dependente da densidade. Um mecanismo de migração "on-off", onde a migração ocorre quando a densidade no sítio atinge um valor específico. Comparando com o modelo de migração independente da densidade conclui que este simples mecanismo de dispersão dependente da densidade reduz a estabilidade da dinâmica síncrona.

Barrionuevo e Silva [3] mostram que se C $n \times n$ duplamente estocástica com $c_{ii} = 0, i = 1, 2, \dots, n$ é decomposta como uma soma direta $C = 1 \oplus A$, onde A é uma matriz normal ($AA^* = A^*A$), f e μ funções suaves em $[0, +\infty)$, com $0 < \mu < 1$. Tomando ρ a medida de probabilidade da dinâmica local que é assumida ergódica. Supondo que $\ln^+|f'(x)| \in L^1(p)$ e $\ln^+\|I - \phi'(x)A\| \in L^1(p)$:

$$\Lambda = \max_{j=1,2,\dots,n-1} \exp \int_0^\infty \ln|1 - \phi'(x)\lambda(j)|d\rho(x)$$

onde $\lambda(0) = 0$ e $\lambda(j)$ são os autovalores de $B = I - C$ e $\rho(x)$ é a medida de probabilidade invariante do sistema local com suporte no atrator sincronizado.

Da mesma forma:

$$L = \exp \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \ln|f'(x_t)| = \exp \int_0^\infty \ln|f'(x)|d\rho(x)$$

A primeira igualdade vem diretamente da aplicação do \ln na definição de L dada em (3.2) e a segunda é uma aplicação do Teorema Ergódico de Birkhoff [9].

Para exemplificar, vejamos em $x = x^*$ ponto-fixo estável. Então a $\rho(x)$ será a função $\delta(x)$ de Dirac, ou seja, a medida é zero se o intervalo não contém x^* e um se contém x^* , como na figura 3.1.

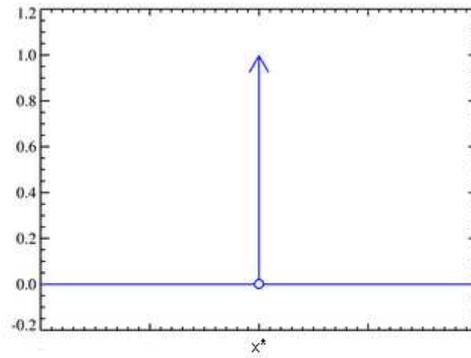


Figura 3.1: Função $\delta(x)$ de Dirac onde a medida é zero, se o intervalo não contém x^* , e um, se contém x^* .

Como $x^* \in [0, +\infty)$ temos:

$$\Lambda = \max_{j=1,2,\dots,n-1} \exp \int_0^\infty \ln |1 - \phi'(x)\lambda(j)| d\rho(x) = \max_{j=1,2,\dots,n-1} \exp \ln |1 - \phi'(x^*)\lambda(j)|.$$

Ou seja:

$$\Lambda = \max_{j=1,2,\dots,n-1} |1 - \phi'(x^*)\lambda(j)|.$$

Da mesma forma:

$$L = |f'(x^*)|.$$

Para uma solução de período 2, p e q por exemplo, a medida natural invariante $\rho(x)$ não será mais a função Delta descrita anteriormente, mas a da figura 3.2 onde a medida é $\frac{1}{2}$ se o intervalo contém o ponto p ou o ponto q e zero, caso contrário.

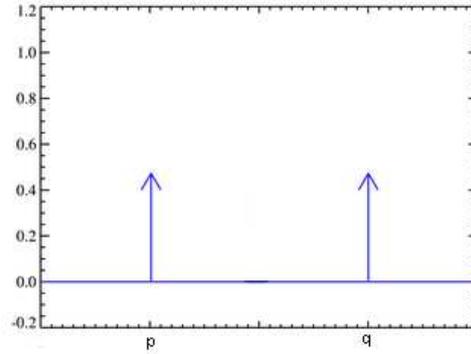


Figura 3.2: Função $\rho(x)$ onde a medida é $\frac{1}{2}$, se o intervalo contém o ponto p ou o ponto q , e zero, caso contrário.

Teremos então, considerando $p < q$ e tomando um s tal que $p < s < q$:

$$\begin{aligned}
 \Lambda &= \max_{j=1,2,\dots,n-1} \exp \int_0^\infty \ln|1 - \phi'(x)\lambda(j)| d\rho(x) \\
 &= \max_{j=1,2,\dots,n-1} \exp \left[\int_0^c \ln|1 - \phi'(x)\lambda(j)| d\rho(x) + \int_c^\infty \ln|1 - \phi'(x)\lambda(j)| d\rho(x) \right] \\
 &= \max_{j=1,2,\dots,n-1} \exp \left[\frac{1}{2} \ln|1 - \phi'(x^p)\lambda(j)| + \frac{1}{2} \ln|1 - \phi'(x^q)\lambda(j)| \right] \\
 &= \max_{j=1,2,\dots,n-1} \exp \left[\frac{1}{2} \ln|1 - \phi'(x^p)\lambda(j)| |1 - \phi'(x^q)\lambda(j)| \right] \\
 &= \max_{j=1,2,\dots,n-1} (|1 - \phi'(x^p)\lambda(j)| |1 - \phi'(x^q)\lambda(j)|)^{\frac{1}{2}}.
 \end{aligned}$$

Da mesma forma:

$$L = |f'(p)f'(q)|^{\frac{1}{2}}.$$

Porém, para resultados mais gerais, pode ser muito difícil trabalhar com estas definições de L e Λ sem um conhecimento prévio da medida natural de probabilidade ρ . A medida ρ normalmente trás componentes singulares como em Eckmann e Ruelle [9]. Na próxima seção iremos fazer simulações numéricas utilizando o critério (3.3), para tempos finitos, a fim de estudar a sincronia das oscilações caóticas com migração dependente da densidade em redes simétricas.

3.2 Simulações Numéricas

Utilizando a função Exponencial Logística dada em (2.10) e a função de migração $\mu(x)$ dada em (2.13), calculamos o número de Lyapunov Transversal numericamente através da expressão

$$\Lambda = \exp \max_{j=1,2,\dots,n-1} \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \sum_{k=0}^{t-1} \ln |1 - \phi'(x_k) \lambda_j|$$

para $t=5000$, fixando α e para valores de r e β . Iremos utilizar, novamente, anéis cíclicos com conexão local e global com as matrizes simétricas C definidas em (1.6) e (1.7).

Silva et al. [28] estudaram a variação de Λ em função da taxa de crescimento intrínseca r , em função de β e em função da fração máxima de dispersão α . Para r fora das janelas de periodicidade, foi percebido uma tendência de Λ crescer em função de r para valores positivos de β . Já uma tendência de Λ decrescer em função de r foi observada quando β é negativo. Isto tanto para acoplamento global quanto local.

Como estamos preocupados com a extinção da metapopulação, que está relacionada com a sincronização de órbitas caóticas, estamos interessados em $r > 2.5$. Ou seja, onde a exponencial logística comporta-se de forma caótica, que segundo o critério anterior será o comportamento de toda metapopulação em caso de sincronia. Neste trabalho estudamos a variação de $L\Lambda$ em função dos parâmetros r e β . A Figura 3.3 mostra $L\Lambda$ em função de r num acoplamento local. Os gráficos (a), (b), (c) e (d) referem-se a valores de β positivos e os gráficos (e), (f), (g) e (h) referem-se a valores de β negativos. Não percebemos uma diferença significativa para a sincronia em relação a β ser positivo ou negativo no acoplamento local. Porém, percebemos que para a maioria dos valores de r não há possibilidade de sincronia, já que $L\Lambda > 1$.

Já no acoplamento global (Figura 3.4) percebemos, como em Silva et al. [28], uma tendência de $L\Lambda$ crescer em função de r quando β é positivo e uma

tendência de $L\Lambda$ decrescer em função de r quando β é negativo. Ou seja, há uma probabilidade maior de sincronia para valores menores de r quando temos uma migração por excesso de indivíduos, ou seja $\beta > 0$. E uma probabilidade maior de sincronia para valores maiores de r quando a migração ocorre por escassez de indivíduos, ou seja $\beta < 0$.

Além disso, comparando o acoplamento local (Figura 3.3) com o acoplamento global (Figura 3.4), percebemos que no acoplamento local para a maioria dos valores de r não há possibilidade de sincronia, enquanto que no acoplamento global a maioria dos valores de r geram $L\Lambda < 1$. Assim, percebemos uma probabilidade maior de sincronia quando temos acoplamento global.

Para entender porque no acoplamento local não chegamos à mesma conclusão para $L\Lambda$ que Silva et al. [28] chegaram para Λ , plotamos Λ em função de r para acoplamento local e acoplamento global conforme a figura 3.5. Verificamos que realmente Λ cresce em função de r também no acoplamento local, porém os valores estão muito próximos de 1, enquanto no acoplamento global os valores são bem menores. Esta comparação pode ser verificada na Figura 3.5. Desta forma, quando multiplicamos por L , que no caso das oscilações caóticas é maior que 1, temos $L\Lambda$ maior que um para a maioria dos valores de r e o crescimento torna-se imperceptível.

O estudo de Λ em função de β , de Silva et al., [28] ilustra uma simulação típica de Λ em função de β , onde os valores de Λ para $\beta < 0$ são sempre maiores que os valores de Λ para $\beta > 0$. Isto sugere que a dispersão dependente da densidade positiva, ou seja $\beta > 0$, favorece a sincronização em comparação com a dispersão dependente da densidade negativa, $\beta < 0$. Na Figura 3.6 temos $L\Lambda$ em função de β e percebemos que nas figuras (a), (b), (e) e (g) temos exatamente as mesmas conclusões que Silva et al. [28] obtiveram para Λ agora para $L\Lambda$, ou seja, os valores de $L\Lambda$ para $\beta < 0$ são sempre maiores que os valores de $L\Lambda$ para $\beta > 0$. Já nas

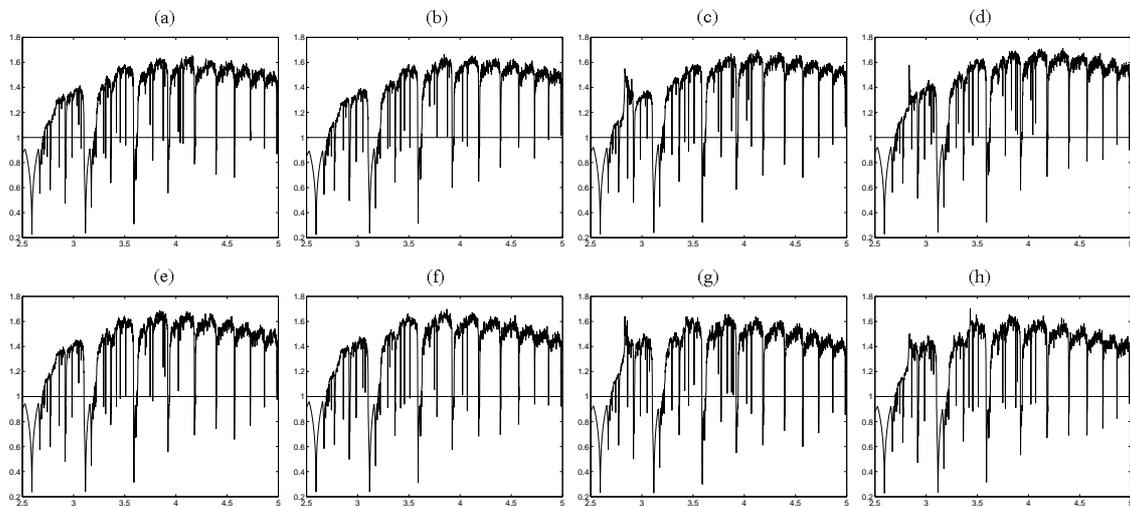


Figura 3.3: $L\Lambda$ em função de r num anel de 10 sítios com acoplamento local e $\alpha = 0,75$ (a) $\beta = 0,5$; (b) $\beta = 1$; (c) $\beta = 10$; (d) $\beta = 100$; (e) $\beta = -0,5$; (f) $\beta = -1$; (g) $\beta = -10$; (h) $\beta = -100$. A linha horizontal em cada figura identifica $L\Lambda = 1$, ou seja, para os valores de r plotados acima desta linha não há sincronização. Nos gráficos onde não aparece esta reta, todos os pontos plotados estão abaixo de $\Lambda = 1$.

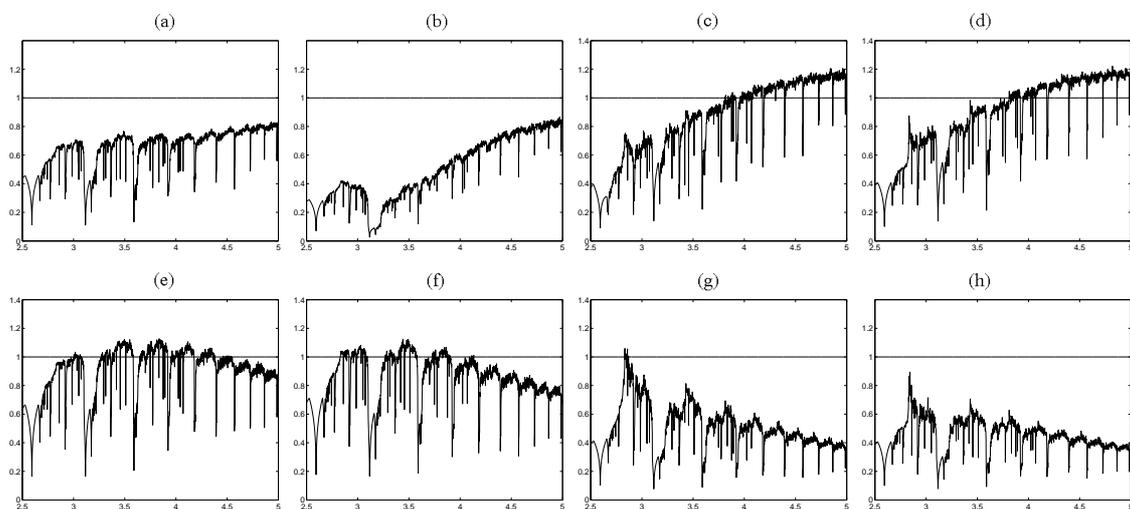


Figura 3.4: $L\Lambda$ em função de r num anel de 10 sítios com acoplamento global e $\alpha = 0,75$ (a) $\beta = 0,5$; (b) $\beta = 1$; (c) $\beta = 10$; (d) $\beta = 100$; (e) $\beta = -0,5$; (f) $\beta = -1$; (g) $\beta = -10$; (h) $\beta = -100$. A linha horizontal em cada figura identifica $L\Lambda = 1$, ou seja, para os valores de r plotados acima desta linha não há sincronização. Nos gráficos onde não aparece esta reta, todos os pontos plotados estão abaixo de $\Lambda = 1$.

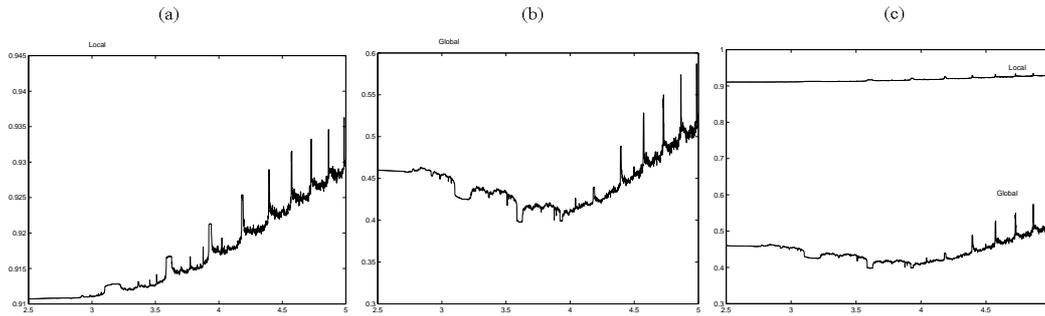


Figura 3.5: Λ em função de r num anel de 10 sítios com $\alpha = 0.75$ e $\beta = 0.5$ para (a) acoplamento local, (b) acoplamento global e (c) acoplamento local acima e acoplamento global abaixo.

figuras (c), (d), (f) e (h) isto não ocorre. Porém nestes casos verificamos que para qualquer valor de β temos $L\Lambda < 1$.

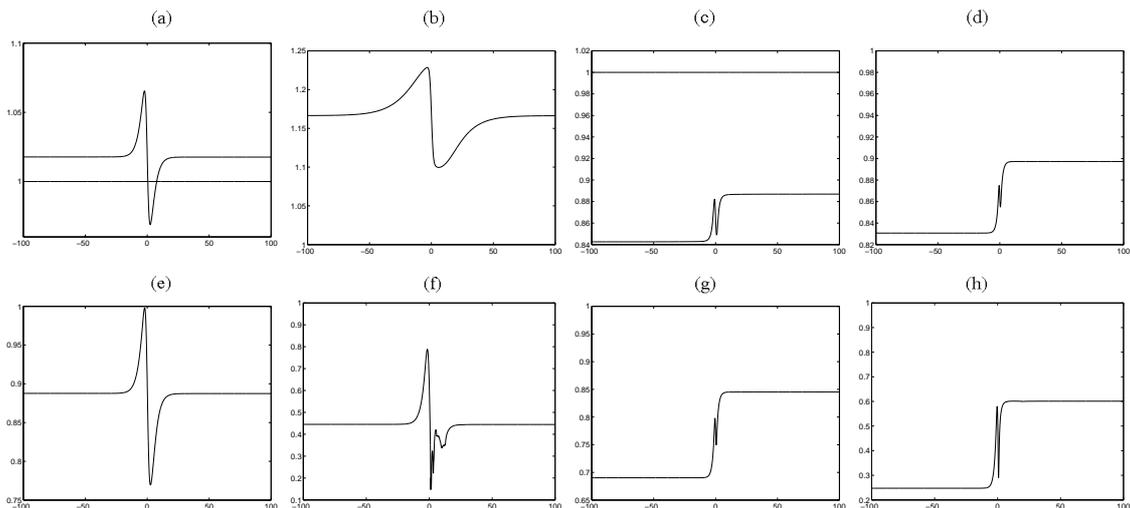


Figura 3.6: $L\Lambda$ em função de β num anel de 10 sítios com acoplamento local e $\alpha = 0,75$ (a) $r = 2,7$, (b) $r = 2,8$, (c) $r = 3,2$, (d) $r = 3,6$. Acoplamento global, $r = 2,7$, (e) $\alpha = 0,3$, (f) $\alpha = 0,75$; E para $r = 3,6$ (g) $\alpha = 0,3$, (h) $\alpha = 0,75$. A linha horizontal no gráfico (a) identifica $L\Lambda = 1$, ou seja, para os valores de r plotados acima desta linha não há sincronização. Nos outros gráficos todos os pontos plotados estão abaixo de $L\Lambda = 1$.

Note que para o acoplamento global na Figura 3.6 nos gráficos (e), (f), (g) e (h) temos o gráfico de $L\Lambda$ em função de β para valores de $\alpha = 0.3$ em (e) e (g); e $\alpha = 0.75$ em (f) e (h), percebendo que para α menor obtemos uma figura mais regular. Esta mesma regularidade pode ser observada na Figura 3.7.

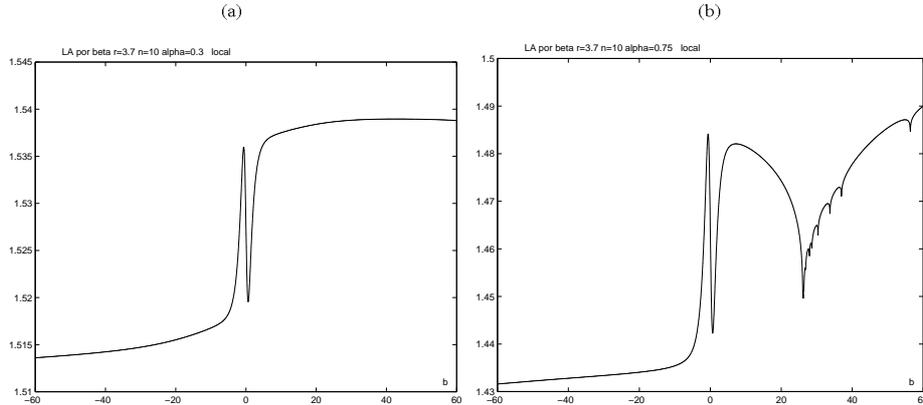


Figura 3.7: LA em função de β num anel de 10 sítios com acoplamento local e $r = 3, 7$ (a) $\alpha = 0, 3$, (b) $\alpha = 0, 75$.

3.3 Conclusões

Neste capítulo investigamos a possibilidade de sincronia entre os sítios para uma metapopulação de uma única espécie, modelada como um sistema discreto. Esta análise foi feita para um sistema de n sítios, considerando a configuração de anéis cíclicos para a rede e matriz de interação simétrica.

Retomamos o critério de estabilidade do estado síncrono desenvolvido por Silva et al. [27] e [28]. Para explorar o critério dado em [28] apresentamos alguns exemplos.

Nas simulações numéricas detectamos uma probabilidade maior de sincronia para valores menores de r quando temos uma migração por excesso de indivíduos, ou seja $\beta > 0$. E uma probabilidade maior de sincronia para valores maiores de r quando a migração ocorre por escassez de indivíduos, ou seja $\beta < 0$.

Também percebemos uma probabilidade maior de sincronia quando temos acoplamento global se comparado ao acoplamento local.

4 CONCLUSÕES E SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS

No contexto de metapopulação vários pesquisadores já abordaram estudos sobre migração, como por exemplo Rohani et al. [25], Ruxton [26], Rohani e Ruxton [24], Hassell [14], Hanski et al. [12], Hanski e Gilpin [11], Silva et al. ([29], [30], [28]), Silva e Giordani [27], Liebhold [19], Yakubu [33] entre outros. Entretanto, na literatura pesquisada encontramos trabalhos envolvendo migração dependente da densidade apenas em Ruxton [26], Silva et al. ([29], [30], [27], [28]) e Ylikarjula [34].

Conforme já mencionamos, o capítulo 2 é uma continuidade aos estudos de Silva et al. [30]. Ampliamos o critério de estabilidade dado por [30] para migração dependente da densidade. No critério de [30] a migração ocorre por excesso de indivíduos e no critério que obtivemos adicionamos migração por escassez de indivíduos. Observamos também que a região de instabilidade é um pouco maior para o segundo caso.

Usando este mesmo critério, comparamos a região de estabilidade do modelo com conexão local com o modelo com conexão global e concluímos que quando a conexão é maior (global) o sistema tem uma região de estabilidade maior, ou seja, tem uma probabilidade maior de estabilidade. Depois, aplicamos este critério em funções específicas. Notamos que a região de instabilidade no modelo com a função de Beverton-Holt é bem menor em comparação com o modelo com a função Exponencial Logística.

Fizemos também um estudo sobre a presença de oscilações caóticas geradas pela migração. Observamos a presença de atratores caóticos (2 sítios) e padrões caóticos (30 sítios) e determinamos a região caótica através dos expoentes de Lyapunov. Para dois sítios concluímos que aumentos no valor da fração migratória máxima α , isto é, permitindo que uma quantidade maior de indivíduos migrem no

sistema, determinam uma região caótica mais expressiva. Também foi observado que quando aumentamos o número de sítios temos uma probabilidade menor de caos. Além disso, percebemos uma probabilidade maior de caos quando tratamos de uma migração devido à escassez de indivíduos ($\beta < 0$).

No capítulo 3 fizemos um estudo sobre a sincronia entre os sítios baseado nos artigos de Silva et al. [28] e Silva e Giordani [27]. Retomamos o critério de estabilidade do estado síncrono desenvolvido por Silva et al. [28] e apresentamos alguns exemplos.

Nas simulações numéricas detectamos uma probabilidade maior de sincronia para valores menores de r quando temos uma migração por excesso de indivíduos, ou seja, $\beta > 0$. E uma probabilidade maior de sincronia para valores maiores de r quando a migração ocorre por escassez de indivíduos, ou seja, $\beta < 0$. Também percebemos uma probabilidade maior de sincronia quando temos acoplamento global se comparado ao acoplamento local.

O modelo que usamos é relativamente simples pois não considera fatores como: morte durante o processo migratório, estrutura etária, distância entre um sítio e outro e vizinhanças assimétricas. Estes fatores podem ser considerados em trabalhos futuros. Além disso, só fizemos análises para redes em forma de anéis cíclicos que podem ser feitas para o caso de redes bidimensionais em forma de superfície toroidal.

Apêndice A CÁLCULO NUMÉRICO DOS EXPOENTES DE LYAPUNOV

Considere uma esfera U de raio pequeno centrada em $\mathbf{v}_0 \in \mathfrak{R}^m$ (primeiro ponto da órbita), f uma função suave em \mathfrak{R}^m associada ao sistema e $Df(\mathbf{v}_0)$ a matriz Jacobiana em \mathbf{v}_0 .

Seja $J_n = Df^n(\mathbf{v}_0)$ a matriz jacobiana da n -ésima iterada da f . Portanto, $J_n U$ é um elipsóide com m eixos ortogonais. Quando os eixos possuem comprimento maior que 1, há uma expansão na direção de $f^n(\mathbf{v}_0)$, e quando o comprimento é menor que 1, ocorre uma contração. A taxa de expansão média multiplicativa dos m eixos ortogonais são os números de Lyapunov.

Normalmente a matriz $J_n U$ é difícil de ser determinada para n grande, e esse é o caso. Assim, aproximamos $J_n U$ por:

$$J_n U = Df(\mathbf{v}_{n-1}) \cdots Df(\mathbf{v}_0) U$$

e, para isso, precisamos de um algoritmo computacional como o descrito a seguir.

Inicialmente tomamos uma base ortonormal $\{\mathbf{w}_1^0, \mathbf{w}_2^0, \dots, \mathbf{w}_m^0\}$ de \mathfrak{R}^m . A base utilizada no trabalho foi a base canônica. Computamos os vetores $\mathbf{z}_1, \mathbf{z}_2, \dots, \mathbf{z}_m$ como segue:

$$\begin{aligned} \mathbf{z}_1 &= Df(\mathbf{v}_0) \mathbf{w}_1^0, \\ \mathbf{z}_2 &= Df(\mathbf{v}_0) \mathbf{w}_2^0, \\ &\vdots \\ \mathbf{z}_m &= Df(\mathbf{v}_0) \mathbf{w}_m^0. \end{aligned}$$

Estes vetores estão na nova elipse $Df(\mathbf{v}_0) U$, mas eles não são necessariamente ortogonais. Resolvemos este problema criando um novo conjunto de vetores ortogonais $\{\mathbf{w}_1^1, \mathbf{w}_2^1, \dots, \mathbf{w}_m^1\}$ que geram um elipsóide com o mesmo volume que

$Df(\mathbf{v}_0)U$. Para isso utilizaremos o processo de ortogonalização de Gram-Schmidt, definindo:

$$\begin{aligned} \mathbf{y}_1 &= \mathbf{z}_1 \\ \mathbf{y}_2 &= \mathbf{z}_2 - \frac{\mathbf{z}_2 \cdot \mathbf{y}_1}{\|\mathbf{y}_1\|^2} \mathbf{y}_1 \\ \mathbf{y}_3 &= \mathbf{z}_3 - \frac{\mathbf{z}_3 \cdot \mathbf{y}_1}{\|\mathbf{y}_1\|^2} \mathbf{y}_1 - \frac{\mathbf{z}_3 \cdot \mathbf{y}_2}{\|\mathbf{y}_2\|^2} \mathbf{y}_2 \\ &\vdots \\ \mathbf{y}_m &= \mathbf{z}_m - \frac{\mathbf{z}_m \cdot \mathbf{y}_1}{\|\mathbf{y}_1\|^2} \mathbf{y}_1 - \dots - \frac{\mathbf{z}_m \cdot \mathbf{y}_{m-1}}{\|\mathbf{y}_{m-1}\|^2} \mathbf{y}_{m-1} \end{aligned}$$

onde \cdot denota o produto escalar e $\|\cdot\|$ denota a norma euclidiana usual.

Assim temos $\mathbf{w}_1^1 = \mathbf{y}_1$, $\mathbf{w}_2^1 = \mathbf{y}_2$, ..., $\mathbf{w}_m^1 = \mathbf{y}_m$.

Agora, aplicando a matriz Jacobiana $Df(\mathbf{v}_1)$ no próximo ponto e reortogonalizando o conjunto

$$Df(\mathbf{v}_1)\mathbf{w}_1^1, \dots, Df(\mathbf{v}_1)\mathbf{w}_m^1$$

para produzir o novo conjunto ortogonal $\{\mathbf{w}_1^2, \mathbf{w}_2^2, \dots, \mathbf{w}_m^2\}$. Repetindo este processo n vezes teremos o conjunto final $\{\mathbf{w}_1^n, \mathbf{w}_2^n, \dots, \mathbf{w}_m^n\}$ de vetores que aproximam os eixos da elipsóide $J_n U$.

Assim, $r_i^n \approx \|y_i^n\| \|y_i^{n-1}\| \dots \|y_i^1\|$ denota a expansão total na i -ésima direção após n iterações.

Portanto, o i -ésimo número de Lyapunov é dado por:

$$L_i = \lim_{n \rightarrow \infty} (r_i^n)^{\frac{1}{n}}$$

se este limite existir. E a estimativa conveniente para cálculos numéricos é dada por

$$\frac{\ln \|y_i^n\| + \dots + \ln \|y_i^1\|}{n}$$

para o i -ésimo expoente de Lyapunov depois de n passos de tempo.

Bibliografia

- [1] ALLEN, J.; SCHAFFER, W. M.; ROSKO, D. Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. *Nature* 364 (1993), 229–232.
- [2] ALLIGOOD, K.; SAUER, T. D.; YORKE, J. A. *Chaos An Introduction to Dynamical Systems*. Springer, 1996.
- [3] BARRIONUEVO, J. A.; SILVA, J. A. L. Stability and synchronism of certain coupled dynamical systems. in preparation.
- [4] CAZELLES, B. Dynamics with riddled basins of attraction in models of interacting populations. *Chaos, Solitons and Fractals* 12 (2001), 301–311.
- [5] CAZELLES, B.; BOTTANI, S.; STONE, L. Unexpeted coherence and conservation. *Proc. R. Soc. Lond. B268* (2001), 2595–2602.
- [6] DAVIS, P. J. *Circulant Matrices*. Chelsea Publishing, 1994.
- [7] DE CASTRO, M. L.; SILVA, J. A. L.; JUSTO, D. A. R. Stability in a age-structured metapopulation model. *J. Math. Biol* Digital Object Identifier (DOI): 10.1007/s00285-005-0352-4 (2005).
- [8] EARN, D. J. D.; LEVIN, S. A.; ROHANI, P. Coherence and conservation. *Science* 290 (2000), 1360–1364.
- [9] ECKMANN, J. P.; RUELLE, D. Ergodic theory of chaos and strange attractors. *Rev. Mod. Phys.* 57 (1985), 617–656.
- [10] EDELSTEIN-KESHET, L. *Matematical Models in Biology*. Random House, 1987.
- [11] HANSKI, I.; GILPIN, M. E. *Metapopulation Biology: Ecology Genetics and Evolution*. 1997.

- [12] HANSKI, I.; TURCHIN, P.; KORPIMAKI, E.; HENTTONEN, H. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos. *Nature* 364 (1993), 232–235.
- [13] HASLER, M.; MAISTRENKO, Y. L. An introduction to the synchronization of chaotic systems: Coupled skew tent maps. *IEEE Trans. on Circ. and Systems* 44 (1997), 856–866.
- [14] HASSELL, M. P. Density-dependence in single-species populations. *J. Anim. Ecology* 44 (1975), 283–295.
- [15] HASSELL, M. P.; MIRAMONTES, O.; ROHANI, P.; MAY, R. M. Appropriate formulations for dispersal in spatially structured models: Comments on Bascompté e Solé. *J. Anim. Ecology* 64 (1995), 662–664.
- [16] HUANG, Y.; DIEKMANN, O. Interspecific influence on mobility and Turing instability. *Bull. Math. Biol.* 65 (2003), 143–156.
- [17] KAPLAN, D.; GLASS, L. *Understanding Nonlinear Dynamics*. Springer-Verlag, 1995.
- [18] LANCASTER, P.; TISMENETSKY, M. *The Theory of Matrices*. Academic Press, 1985.
- [19] LIEBHOLD, A.; KOENIG, W. D.; BJORNSTAD, O. N. Spatial synchrony in population dynamics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 35 (2004), 467–490.
- [20] MARCUS, M.; MINC, H. *A Survey of Matrix Theory and Matrix Inequalities*. Dover Publications, 1992.
- [21] MATTHYSEN, E. Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* 28 (2005), 403–416.
- [22] MURRAY, J. D. *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, 1989.

- [23] RODRIGUES, L. A. D.; SEIDEL, D. J.; MISTRO, D. C. Formação de padrões em um modelo presa-predador discreto. *Biomatemática* 16 (2006), 53–64.
- [24] ROHANI, P.; RUXTON, G. D. Dispersal-induced instabilities in host-parasitoid metapopulations. *Theor. Popu. Biol.* 55 (1999), 23–36.
- [25] ROHANI, P.; MAY, R. M.; HASSELL, M. P. Metapopulations and equilibrium stability: The effects of spatial structure. *J. Theor. Biol.* 181 (1996), 97–109.
- [26] RUXTON, G. Density-dependent migration and stability in a system of linked populations. *Bull. Math. Biol.* 58 (1996), 643–660.
- [27] SILVA, J. A. L.; GIORDANI, F. T. Density-dependent migration and synchronism in metapopulations. *Bull. Math. Biol.* 68 (2006), 451–465.
- [28] SILVA, J. A. L.; BARRIONUEVO, J. A.; GIORDANI, F. T. Synchronism in population networks with non linear coupling. in preparation.
- [29] SILVA, J. A. L.; DE CASTRO, M. L.; JUSTO D. A. R. Synchronism in a metapopulation model. *Bull. Math. Biol.* 62 (2000), 337–349.
- [30] SILVA, J. A. L.; DE CASTRO, M. L.; JUSTO, D. A. R. Stability in a metapopulation model with density-dependent dispersal. *Bull. Math. Biol.* 63 (2001), 485–505.
- [31] SUSHCHIK, M. M.; RULKOV, N. F.; ABARBANEL, H. D. I. Robustness and stability of synchronized chaos: An illustrative model. *IEEE Trans. on Circ. and Systems* 44 (1997), 867–873.
- [32] TURING, A. M. The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. Royal Soc. London B237* (1952), 37–72.

- [33] YAKUBU, A. A.; CASTILLO-CHAVEZ, C. Interplay between local dynamics and dispersal in discrete-time metapopulation models. *J. Theor. Biol.* 218 (2002), 273–288.
- [34] YLIKARJULA, J.; ALAJA, S.; LAAKSO, J.; TESAR, D. Effects of patch number and dispersal patterns on population dynamics and synchrony. *J. Theor. Biol.* 207 (2000), 377–387.