

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

**Migração Dependente da
Densidade em Modelos
Metapopulacionais**

por

Flávia Tereza Giordani

Tese submetida como requisito parcial
para a obtenção do grau de
Doutor em Ciências

Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro da Silva
Orientador

Porto Alegre, Fevereiro de 2008.

Migração Dependente da Densidade em Modelos Metapopulacionais

por

Flávia Tereza Giordani

Tese 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

Doutor em Ciências

Linha de Pesquisa: Sistemas Não Lineares e Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro da Silva

Banca examinadora:

Prof. Dr. Rodney Carlos Bassanezi
Unicamp - UFABC

Prof. Dr. Luiz Alberto Diaz Rodrigues
Dep. de Matemática - UFSM

Prof. Dr. José Afonso Barrionuevo
PPGMAp - UFRGS

Tese apresentada e aprovada em
27 de Fevereiro de 2008.

Prof^a. Dr^a. Maria Cristina Varriale
Coordenadora

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq pelo apoio financeiro.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	vii
RESUMO	xiii
ABSTRACT	xiv
1 INTRODUÇÃO	1
2 MIGRAÇÃO DEPENDENTE DA DENSIDADE	6
2.1 O Modelo	7
2.2 Dinâmica Local com Hierarquia	16
2.2.1 Ciclo de período- ω	28
2.3 Estrutura Etária	31
2.3.1 Não Linear	35
2.4 Conclusão	52
3 SINCRONIZAÇÃO EM SISTEMAS CAÓTICOS - <i>UMA ESPÉCIE</i>	55
3.1 Modelo Matemático	56
3.2 Estabilidade	58
3.3 Casos Especiais	65
3.3.1 Migração Independente da Densidade	66
3.3.2 Migração Dependente da Densidade	68
3.4 Conclusão	83
4 SINCRONIZAÇÃO EM SISTEMAS CAÓTICOS - <i>MULTIESPÉCIES</i>	87
4.1 Estado Sincronizado e Linearização	88
4.2 Hierarquia na Dinâmica Local	94
4.3 Estrutura Etária	115

4.4	Epidemiologia	118
4.5	Conclusão	125
	REFERÊNCIAS	129

LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1	Região de estabilidade da espécie i dada pela parte branca e a região cinza é a região onde ocorre instabilidade causada pela migração.	20
Figura 2.2	Fração migratória $\mu(x) = \frac{\bar{\mu}}{1+e^{\beta(z-x)}}$ como função do tamanho da população para diferentes valores de β , com $\bar{\mu} = 0,3$ e $z = 1$. (a) Dependência da densidade para $\beta > 0$. (b) Dependência da densidade para $\beta < 0$	23
Figura 2.3	Séries temporais das espécies versus tempo. Em ambos os casos utilizamos 5 sítios, $r_1 = 0,05$, $r_2 = 3,0095$, $\alpha = 0,6$, $\beta = 100$, $z = 1$ e $\bar{\mu} = 0,99$. Foram plotados 100 passos de tempo, após o descarte de transientes.	24
Figura 2.4	Séries temporais das espécies versus tempo. Em ambos os casos utilizamos 5 sítios, $r_1 = 1,25$, $r_2 = 3,95$, $\alpha = 0,6$, $\beta = 75$, $z = 1$ e $\bar{\mu} = 0,99$. Foram plotados 100 passos de tempo, após o descarte de transientes.	24
Figura 2.5	Maior Número Liapunov $\times \bar{\mu}$. Consideramos 5 sítios, $r_1 = 1,25$, $r_2 = 3,95$, $\alpha = 0,6$ e $\beta = 75$. Aproximação de 10000 iterações.	25
Figura 2.6	Região de caoticidade com $n = 3$, $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,0095$, em (a) $\bar{\mu} = 0,43$, e em (b) $\bar{\mu} = 0,9$	26
Figura 2.7	Gráficos espaço-tempo para um anel com 10 sítios e acoplamento com os dois vizinhos mais próximos, $\alpha = 0,6$. (a) $r_1 = 0,5$, $r_2 = 3,95$, $\bar{\mu} = 0,99$ e $\beta = 100$, (b) $r_1 = 1,05$, $r_2 = 3,0095$, $\bar{\mu} = 0,99$ e $\beta = -100$	27
Figura 2.8	Região de estabilidade para o ciclo de período dois $\{\mathbf{p}_1, \mathbf{p}_2\}$	30
Figura 2.9	(a) Diagrama de bifurcação população total versus parâmetro β . (b) Atratores para diferentes valores de β	48
Figura 2.10	Diagrama de fase da classe etária 1 versus classe etária 2 no sítio um. (a) $\beta = -22,05$, (b) $\beta = -23$	49
Figura 2.11	Diagrama de fase da classe etária 1 versus classe etária 2 no sítio um. (a) $\beta = 43$, (b) $\beta = 47$	49
Figura 2.12	Padrões espaciais (a) $\beta = -23$, (b) $\beta = 47$	50
Figura 2.13	Região de estabilidade para 2 classes etárias. (a) caso 1; (b) caso 2.	51

Figura 2.14	Região de estabilidade para duas espécies para o caso 3.	51
Figura 3.1	Diagrama de bifurcação para $e_t = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n x_k^t - x_{k+1}^t $ versus μ , $0 < \mu < 1$, para um anel de n sítios simetricamente acoplados com os dois vizinhos mais próximos. O sistema foi simulado para 10^4 passos de tempo e as últimas 200 iterações foram plotadas para cada valor de μ . Em (a) $n = 5$ e migração dependente da densidade; (b) $n = 5$ e migração independente da densidade; (c) $n = 6$ e migração dependente da densidade; (d) $n = 6$ e migração independente da densidade; (e) $n = 8$ migração dependente da densidade e (f) $n = 8$ e migração independente da densidade. . .	71
Figura 3.2	Diagrama de bifurcação para $e_t = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n x_t^k - x_t^{k+1} $ versus μ , $0 < \mu < 1$, para um anel de n sítios simetricamente acoplados com todos os outros sítios. (a) 6 sítios e migração dependente da densidade, (b) 6 sítios e migração independente da densidade, (c) 8 sítios e migração dependente da densidade e (d) 8 sítios e migração independente da densidade. Foram plotados 100 passos de tempo, após o descarte de transientes.	72
Figura 3.3	Λ como uma função de r , $n = 6$, $\mu = 0,8$, $z = 1$. (a) $\beta \rightarrow +\infty$, 2-vizinhos mais próximos (b) $\beta \rightarrow +\infty$, acoplamento global(c) $\beta \rightarrow -\infty$, 2-vizinhos mais próximos (d) $\beta \rightarrow -\infty$, acoplamento global.	78
Figura 3.4	Histograma mostrando a freqüência da trajetória ao longo do conjunto sincronizado. (a) $r = 2,75$; (b) $r = 2,83$; (c) $r = 3,25$; (d) $r = 3,43$; (e) $r = 3,85$; (f) $r = 3,95$	79
Figura 3.5	Λ como uma função de r , $n = 6$, $\bar{\mu} = 0,8$, $\gamma = 1$. 2-vizinhos mais próximos: (a) $\beta = 0,5$; (b) $\beta = 1$; (e) $\beta = -0,5$; (f) $\beta = -1$. Acoplamento global: (c) $\beta = 0,5$; (d) $\beta = 1$; (g) $\beta = -0,5$; (h) $\beta = -1$	80
Figura 3.6	O gráfico de φ' como uma função do tamanho da população x ; $\bar{\mu} = 0,8$, $z = 1$	81
Figura 3.7	Λ como função da taxa de crescimento r em um anel de 6 sítios com acoplamento dos dois vizinhos mais próximos, $\bar{\mu} = 0,8$, $z = 1$. (a) $\beta = 30$ and (b) $\beta = -30$	81
Figura 3.8	A linha contínua é o gráfico de Λ como função de $\bar{\mu}$ em um anel de 6 sítios com acoplamento global, $r = 2,75$, $\beta = -9$ e $z = 1$ e a linha pontilhada é o gráfico de Λ como função de μ	82
Figura 3.9	Λ como função de β em um anel de 6 com acoplamento global, $r = 2,7$, $\bar{\mu} = 0,3$ e $z = 1$	83

- Figura 4.1 $\max_{i,j}\{\tilde{\Delta}_i^j\}$ como função do r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 2 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 1$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -1$ 100
- Figura 4.2 $\max_{i,j}\{\tilde{\Delta}_i^j\}$ como função de r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 2 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 10$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -10$ 100
- Figura 4.3 Maior número transversal de Liapunov do sistema como função de r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 2 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 1$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -1$. 101
- Figura 4.4 Maior número transversal de Liapunov do sistema como função de r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 2 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 10$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -10$ 101
- Figura 4.5 $\max_{i,j}\{\tilde{\Delta}_i^j\}$ como função do r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 4 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 1$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -1$ 102
- Figura 4.6 $\max_{i,j}\{\tilde{\Delta}_i^j\}$ como função do r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 4 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 10$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -10$ 102
- Figura 4.7 Maior número transversal de Liapunov do sistema como função do r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 4 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 1$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -1$. (c) Dependência positiva da densidade, $\beta = 10$. (d) Dependência negativa da densidade, $\beta = -10$ 103
- Figura 4.8 $\max_{i,j}\{\tilde{\Delta}_i^j\}$ como função do r_1 , 8 sítios com acoplamento global, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 1$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -1$. (c) Dependência positiva da densidade, $\beta = 10$. (d) Dependência negativa da densidade, $\beta = -10$ 104

- Figura 4.9 Maior número transversal de Liapunov do sistema como função do r_1 , 8 sítios com acoplamento global, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 1$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -1$. (c) Dependência positiva da densidade, $\beta = 10$. (d) Dependência negativa da densidade, $\beta = -10$ 105
- Figura 4.10 Erro de Sincronização versus parâmetro $\bar{\mu}$, com $\beta = 30$, $\alpha = 0,6$, $r_1 = 2,79$ e $r_2 = 3,05$, vermelho é referente a espécie um e o verde referente a espécie dois. Os gráficos (a), (c) e (e) correspondem ao caso de migração dependente da densidade e os gráficos (b), (d) e (f) correspondem ao caso de migração independente da densidade. O acoplamento considerado é o com os 2 vizinhos mais próximos. Em (a) e (b): $n = 4$. Em (c) e (d): $n = 5$. Em (e) e (f): $n = 6$. 107
- Figura 4.11 Diagrama de cores r_1 versus β com $\bar{\mu}_1 = 0,1$, $\bar{\mu}_2 = 0,9$; (a) Região escura: número transversal de Liapunov menor ou igual a 1; Região branca: número transversal de Liapunov maior do que 1. (b) Formação de “clusters”. 109
- Figura 4.12 Séries temporais da espécie um (a) e dois (b) com $r_1 = 5,58$. Foram plotados 400 iterações após descarte de 39600 transientes. 110
- Figura 4.13 Número de clusters em função do parâmetro β 110
- Figura 4.14 Série temporal da espécie dois. (a) Linha verde: sítios 2, 3, 4, 5, 6; Linha vermelha: sítios 7, 8, 9, 10. (b) Diferença absoluta entre a população da espécie dois no sítio 1 e a do sítio 2. Parâmetros: $\beta = 0,8399$, $r_1 = 5,58$, $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,7$, $\bar{\mu}_1 = 0,1$ e $\bar{\mu}_2 = 0,9$. Na parte (a) foram plotadas 200 iterações após o descarte de 39800 transientes e na parte (b) foram plotadas 5000 iterações após o descarte de 35000 transientes. 111
- Figura 4.15 (a) Série temporal da espécie dois. Linha verde: sítios 1, 2, 3, 4, 5; Linha vermelha: demais sítios (b) Série temporal da espécie um. Linha verde: sítios 1, 2, 3, 4, 5; Linha vermelha: demais sítios. Parâmetros: $\beta = -1,4$, $r_1 = 5,58$, $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,7$, $\bar{\mu}_1 = 0,1$ e $\bar{\mu}_2 = 0,9$. Foram plotadas 50 iterações após o descarte de 39950 transientes. 112
- Figura 4.16 (a) Série temporal da espécie dois. (b) Erro de sincronização da espécie um. Parâmetros: $\beta = 2,01$, $r_1 = 5,58$, $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,7$, $\bar{\mu}_1 = 0,1$ e $\bar{\mu}_2 = 0,9$. Em (a) a série corresponde às 5000 primeiras iterações; em (b) somente as últimas 500 iterações foram consideradas, após o descarte de 39500 transientes. . . . 112

- Figura 4.17 (a) Região em preto: maior número transversal de Liapunov menor ou igual que um. Região branca: maior número transversal de Liapunov maior que um. (b) Formação de “clusters”. Parâmetros: $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,7$, $r_1 = 5,58$ e $\beta = 0$ 113
- Figura 4.18 (a) Região em preto: maior número transversal de Liapunov menor ou igual que um. Região branca: maior número transversal de Liapunov maior que um. (b) Formação de “clusters”. Parâmetros: $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,7$, $r_1 = 5,58$ e $\beta = 1,5$ 114
- Figura 4.19 (a) Região em preto: maior número transversal de Liapunov menor ou igual que um. Região branca: maior número transversal de Liapunov maior que um. (b) Formação de clusters. Parâmetros: $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,7$, $r_1 = 5,58$ e $\beta = -1,5$ 114
- Figura 4.20 Diagrama de bifurcação população total como função do g_2 . Parâmetros $p_1 = 0,36$, $g_1 = 5$ e $\alpha = \frac{\ln R_0}{R_0}$ 115
- Figura 4.21 Maior número transversal de Liapunov como função do g_2 , 4 sítios com acoplamento com os dois vizinhos mais próximos, $g_1 = 3$, $p_1 = 0,36$, $\alpha = \frac{\ln R_0}{R_0}$, $\bar{\mu}_1 = 0$ e $\bar{\mu}_2 = 0,8$ 116
- Figura 4.22 Maior número transversal de Liapunov como função do g_2 , 4 sítios com acoplamento com os dois vizinhos mais próximos, $g_1 = 3$, $p_1 = 0,36$, $\alpha = \frac{\ln R_0}{R_0}$, $\bar{\mu}_1 = 0,7$ e $\bar{\mu}_2 = 0,8$ 117
- Figura 4.23 (a) Erro de sincronização versus β . (b) Maior número transversal de Liapunov versus β . Parâmetros: $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,9$ e $\bar{\mu}_I = 0,3$ 121
- Figura 4.24 (a) Séries temporais dos suscetíveis e infectados para $\beta = 4,5$. Parâmetros: $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,9$ e $\bar{\mu}_I = 0,3$. (b) Fração migratória dos suscetíveis e dos infectados para $\beta = 4,5$, $\bar{\mu}_S = 0,9$ e $\bar{\mu}_I = 0,3$ 121
- Figura 4.25 (a) Séries temporais dos suscetíveis e infectados para $\beta = -5$. Parâmetros: $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,9$ e $\bar{\mu}_I = 0,3$. (b) Fração migratória dos suscetíveis e dos infectados para $\beta = -5$, $\bar{\mu}_S = 0,9$ e $\bar{\mu}_I = 0,3$ 122
- Figura 4.26 (a) Erro de sincronização versus parâmetro β . (b) Maior número transversal de Liapunov versus β . Parâmetros: $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,45$, $\bar{\mu}_S = 0,2$, $\bar{\mu}_I = 0,8$ 122
- Figura 4.27 (a) Erro de sincronização versus β . (b) Maior número transversal de Liapunov versus β . Parâmetros: $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,1$ e $\bar{\mu}_I = 0,9$ 123

- Figura 4.28 (a) Séries temporais dos suscetíveis e infectados, com $\beta = -5$, $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,45$, $\bar{\mu}_S = 0,1$, $\bar{\mu}_I = 0,9$. (b) Fração migratória dos suscetíveis e dos infectados para $\beta = -5$, $\bar{\mu}_s = 0,1$ e $\bar{\mu}_I = 0,9$ 123
- Figura 4.29 (a) Séries temporais dos suscetíveis e infectados, com $\beta = 4,55$, $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,1$, $\bar{\mu}_I = 0,9$. (b) Fração migratória dos suscetíveis e dos infectados para $\beta = 4,55$, $\bar{\mu}_S = 0,1$ e $\bar{\mu}_I = 0,9$ 124
- Figura 4.30 Padrões espaciais para os infectados com acoplamento com os dois vizinhos mais próximos e $\beta = 4,55$, $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,1$, $\bar{\mu}_I = 0,9$. (a) 3 sítios; (b) 5 sítios; (c) 8 sítios. 125
- Figura 4.31 Padrões espaciais para os infectados com acoplamento com os dois vizinhos mais próximos e $\beta = -5,26$, $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = -5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,1$, $\bar{\mu}_I = 0,9$. (a) 3 sítios; (b) 5 sítios; (c) 8 sítios. 125

RESUMO

Os efeitos da migração dependente da densidade em um modelo metapopulacional de múltiplas espécies e n sítios discretos no tempo e no espaço são estudados. Consideramos dinâmicas locais específicas e de interesse biológico e analisamos dois aspectos distintos. Em um primeiro momento, supomos o estado homogêneo da dinâmica local assintoticamente estável e investigamos as instabilidades causadas pela dependência da densidade no processo migratório. A seguir, relacionamos a migração dependente da densidade com a possibilidade de órbitas caóticas oscilarem de forma sincronizada. Critérios para a estabilidade assintótica de atratores sincronizados são estabelecidos.

ABSTRACT

The effects of the density-dependent migration in a discrete space-time metapopulation model with multiple species are studied. We consider some specific local dynamics of biological relevance and analyze two different aspects. First, we assume that the homogeneous state of the local dynamics is asymptotically stable and investigate the instabilities caused by the density dependent migration process. Second, we deal with the relations between the density dependent migration and the possibility of synchronization for chaotic orbits. Some criteria for the transversal asymptotic stability of synchronized attractors are established.

1 INTRODUÇÃO

Estudos envolvendo redes de populações acopladas têm recebido crescente interesse nos últimos anos ([43], [101]). Em particular, pesquisas relacionadas aos modelos metapopulacionais com migração dependente da densidade [89], [93], [5]. A dependência da densidade da migração é um dos mais importantes fatores que afeta a dinâmica de uma população. Em algumas espécies naturais de insetos e para uma grande variedade de pássaros e mamíferos, a taxa de migração está fortemente relacionada com a densidade populacional (ver [25] e [71]).

Apesar das fortes evidências relacionando a migração com a densidade em populações naturais, alguns trabalhos apresentam estudos sem considerar essa dependência. Por exemplo, em [85] pode-se ver que o movimento migratório com taxa constante não possui influência na estabilidade do equilíbrio homogêneo, quando consideramos uma metapopulação de uma única espécie com gerações que não se entrelaçam e interação simétrica entre os fragmentos. Além disso, uma coleção de subpopulações instáveis não pode ser estabilizada pelo processo de migração independente da densidade, e uma coleção de subpopulações estáveis não pode ser desestabilizada pela migração, conforme pode ser visto em [84]. Em [57] e [93] pode-se ver que a estabilidade do estado homogêneo não é afetada quando a migração é independente da densidade, entretanto, o estado homogêneo pode perder sua estabilidade quando a migração é dependente da idade [51], em sistemas hospedeiro-parasitóide [86], e no caso de migração dependente da densidade [93]. A possibilidade da migração depender da densidade da população local foi analisada em [89], onde é mostrado que, para este caso, o processo migratório pode gerar instabilidades no sistema, embora o efeito sobre a estabilidade do estado homogêneo é pequeno. Com base nestes estudos, em [57] e [93] um modelo mais geral que o utilizado em [89] foi considerado; este modelo é composto de n sítios e possibilita assimetrias no processo migratório, estendendo assim os resultados em [89]. Foi mostrado que a migração dependente da densidade por si só, pode desestabilizar um modelo de rede

de populações acopladas previamente estável. Em [93] foi considerada uma rede de populações acopladas com n sítios e interações simétricas entre os *patches*; nesse caso a região onde o sistema permanece estável e a região onde pode ocorrer instabilidade gerada pela migração foram determinadas.

Nas referências [46] e [44] pode-se ver que, para populações locais que possuem significativa probabilidade de extinção, taxas suficientemente altas de migração podem resultar na persistência da população. A relação entre o processo migratório e a distância entre os sítios foi relatada em [59]; foi mostrado neste trabalho que a persistência da população é mais provável para espécies com migração de curto alcance. A dispersão também é destacada pelo seu efeito estabilizador, no sentido que pode simplificar a dinâmica de uma órbita caótica transformando-a em uma órbita periódica simples. Isso pode ser visto nas referências [29], [51], [67] e [92].

Outro fenômeno importante relacionado ao processo de migração em redes de populações acopladas é a dinâmica sincronizada. Essa dinâmica corresponde ao caso em que as densidades populacionais em cada sítio evoluem no tempo com mesma amplitude e fase (sincronização completa ou dinâmica coerente). A importância desse fator reside no fato que se a dinâmica global do sistema não está em sincronia, a população local pode ser recolonizada pelos indivíduos (migrantes) das populações vizinhas (“rescue effect”). Isso favorece a persistência da população (conforme [2] e [53]). Em [40], por exemplo, o efeito de resgate (“rescue effect”) é caracterizado como um importante mecanismo para permitir a persistência da espécie.

É importante observar que existem vários tipos de sincronia que são estudados na literatura. Por exemplo, estudos de sincronização de fase foram abordados nas referências [10], [11] e [99], sincronização parcial foi estudada em [19] e em [83], enquanto que sincronização completa foi analisada em [98], [92] e [30], por exemplo. Além disso o fenômeno de sincronização não é restrito ao domínio da biologia, sendo amplamente estudado em diversas áreas como teoria de comunicação,

química e física (ver [27], [28], [81]). Mais recentemente, na referência [63], estudos relacionando sincronia entre os batimentos cardíacos e a respiração foram apresentados. A relação entre a taxa de migração e a possibilidade de órbitas caóticas oscilarem de forma sincronizada pode ser vista também em [98]; uma condição simples para a estabilidade do estado síncrono envolvendo apenas a fração migratória e o expoente de Liapunov da dinâmica local foi obtida, considerando-se uma rede de 2 sítios. Em [92] um resultado mais geral é estabelecido, ou seja, considerando-se uma metapopulação de n sítios em forma de anel. Nesse caso, a condição de estabilidade da órbita sincronizada está associada ao tamanho da metapopulação, reforçando assim os resultados numéricos em [47] e [21] que relacionam a persistência da metapopulação com o seu tamanho.

Uma relação entre o grau de coerência das oscilações em cada sítio e o risco da extinção da metapopulação com dispersão independente da densidade foi estabelecida em [30]; um critério simples de estabilidade envolvendo o número de Liapunov da dinâmica local, a frequência da migração e a matriz de configuração da rede foi obtido. Este resultado (descrito em [30]) foi estendido em [94], para um processo de migração dependente da densidade. A importância do mecanismo de migração dependente da densidade na sincronização de populações acopladas espacialmente foi enfatizado em [56].

O objetivo deste trabalho envolve duas questões centrais: análise da influência da migração dependente da densidade em um sistema onde o estado homogêneo local é previamente estável e análise da influência da migração dependente da densidade na sincronização de órbitas caóticas.

No Capítulo 2, analisaremos a possibilidade de instabilidades serem geradas pela migração dependente da densidade para alguns modelos metapopulacionais de múltiplas espécies. Metapopulações com múltiplas espécies (metacomunidades) foram consideradas em [58] (ver também as referências citadas neste trabalho), onde foi apresentada uma contribuição substancial ao tratamento analítico de questões relacionadas à dispersão (não dependente da densidade) nesses mode-

los. Suas idéias foram estendidas em [68], permitindo assim a análise de modelos metapopulacionais epidemiológicos. Em nosso caso, consideramos, inicialmente, um modelo local com hierarquia. Cadeias tróficas e cracas apresentam este comportamento hierárquico. Fatores como clima, quantidade de recursos para a sobrevivência e habilidades competitivas caracterizam este tipo de comportamento em forma de hierarquia. Modelos populacionais discretos com hierarquia foram investigados em [9] (modelos de competição), e em [12]. Outros trabalhos apresentam essa estrutura hierárquica em modelos contínuos no tempo (ver [61]).

Em seguida consideramos um modelo local estruturado por classes etárias. Espécies naturais possuem características que diferem com a idade ou com estágios de desenvolvimento. O interesse em modelos discretos no tempo estruturados por classes etárias é crescente na literatura desde o trabalho de Leslie [65]. Em [17] pode-se encontrar uma revisão bibliográfica relacionada ao tema. Questões como estabilidade, bifurcações e oscilações foram investigadas em [22], [66], [95], [96], [105] e, mais recentemente, em [103].

Em ambos os casos (modelos hierárquico e de estrutura etária) partimos do pressuposto que o estado homogêneo local é assintoticamente estável e estudamos a possibilidade de instabilidades serem geradas no sistema pelo processo migratório dependente da densidade. Os resultados encontrados são extensões daqueles demonstrados em [93] para o caso dinâmica local hierárquica; e também dos resultados em [95], [96] e [16], para o caso de estrutura etária. Isso é feito a partir de um desacoplamento adequado do sistema global que permite a obtenção de uma expressão simplificada para a matriz jacobiana avaliada no ponto de equilíbrio. Outros tipos de desacoplamento foram propostos em [58] e [68], os quais foram posteriormente estendidos em [54] e [55] para o caso de migração dependente da densidade.

Nos Capítulos 3 e 4 estudamos a possibilidade de sincronia de órbitas caóticas, bem como de sua estabilidade transversal. Em [30] pode-se ver um resultado analítico sobre a estabilidade transversal de atratores sincronizados em redes de

populações acopladas via migração independente da densidade para o caso de uma única espécie. Conforme observado em [19], tal critério é de fundamental utilidade nos estudos de conservação de espécies e é prático, no sentido que relaciona alguns dos parâmetros fundamentais em Ecologia. Resultados semelhantes podem ser encontrados em [106] e em [28]. No Capítulo 3 consideramos um modelo de uma única espécie, e generalizamos este resultado para um processo de migração dependente da densidade simples: os indivíduos não deixam o sítio local a não ser que a população ultrapasse um valor crítico pré-estabelecido. Além disso, comparamos o caso de migração dependente da densidade e migração independente da densidade e concluímos que com a migração dependente da densidade ocorre menos sincronização, reduzindo assim a possibilidade de extinção da população global. Funções de migração mais gerais também são consideradas.

No Capítulo 4 consideramos novamente o modelo de múltiplas espécies e apresentamos resultados sobre a estabilidade transversal assintótica de uma órbita caótica sincronizada. Enfocamos um modelo hierárquico, assim como o estudado no Capítulo 2, bem como um modelo epidêmico do tipo $S-I-S$. As funções de migração consideradas são aquelas do Capítulo 3. Para o modelo hierárquico estudamos o fenômeno de sincronização parcial: a formação de grupos de sítios cujas densidades locais são sincronizadas. A importância da ocorrência de tal fenômeno no contexto biológico é destacada em [19]. Em [83] um estudo mais local da perda de coerência, gerando sincronização parcial, em redes de sistemas dinâmicos acoplados (com acoplamento constante) é apresentado. Nosso objetivo é analisar a influência da migração dependente da densidade no comportamento do sistema, quando certos parâmetros que regulam a migração e a dinâmica local pertencem à chamada região de impossibilidade de coerência.

Com relação ao modelo epidemiológico, estudamos numericamente a influência de determinados parâmetros associados à migração dependente da densidade no fenômeno de dessincronização. Conforme destacado em [31] e em [32], tal fenômeno pode estar associado à persistência da doença.

2 MIGRAÇÃO DEPENDENTE DA DENSIDADE

Neste capítulo introduzimos um modelo metapopulacional de múltiplas espécies (k espécies) com acoplamento não linear entre os sítios. Investigamos a possibilidade de instabilidades serem geradas pelo processo migratório dependente da densidade. Para isso admitimos que o estado homogêneo é localmente estável e utilizamos uma decomposição específica do sistema global, que nos permite realizar investigações analíticas mais detalhadas e medir o impacto da dependência da densidade no processo migratório.

Nesse contexto, apesar de utilizarmos o termo k espécies, a decomposição obtida pode ser utilizada na análise de sistemas autônomos onde localmente há k variáveis de estado. Essas k variáveis de estado podem representar espécies, estágios ou classes etárias. Assim, a dinâmica local, responsável pela reprodução e sobrevivência das k espécies pode ser considerada em diferentes formas. Entre elas, investigamos o caso onde a dinâmica local apresenta um comportamento na forma hierárquica, isto significa que a espécie 1 depende unicamente dela mesma, a segunda espécie depende das espécies 1 e 2 e assim sucessivamente tal que a espécie k depende das k espécies consideradas. Para este caso mostramos que a migração dependente da densidade pode desestabilizar um sistema previamente estável. Evidências numéricas ilustram os resultados analíticos obtidos. Além disso, obtemos o resultado provado em [93] como um caso particular.

Outro modelo local abordado é uma população com estrutura etária distribuída nos n sítios. Para este caso, estendemos o trabalho de [16] e mostramos que a migração dependente da densidade da classe etária pode gerar instabilidade no sistema que, sem o acoplamento, é considerado estável.

2.1 O Modelo

Consideramos uma coleção de n sítios enumerados por $1, 2, \dots, n$. Em cada um destes sítios existe uma comunidade de k espécies que chamamos de população local ou subpopulação. Os sítios ou *patches* são fragmentos de habitat onde estão distribuídas as populações locais. Estes sítios possuem recursos necessários para a reprodução e sobrevivência das espécies, e estão cercados por um ambiente hostil e inadequado para a sobrevivência e persistência da população.

Denotamos por $x_{\ell j}^t$ a densidade de indivíduos da espécie ℓ no sítio j no tempo t . Seja $\mathbf{x}_j^t = (x_{1j}^t, x_{2j}^t, \dots, x_{kj}^t)^T \in \mathbb{R}^k$ o vetor densidade populacional das k espécies no sítio j , no tempo t . Supomos que a dinâmica local é da forma

$$\mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t), \quad \forall j = 1, 2, \dots, n, \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (2.1)$$

com a função \mathbf{f} de classe C^1 dada por

$$\begin{aligned} \mathbf{f} : \mathbb{R}^k &\rightarrow \mathbb{R}^k, \\ \mathbf{x} &\mapsto \mathbf{f}(\mathbf{x}) = (f_1(\mathbf{x}), f_2(\mathbf{x}), \dots, f_k(\mathbf{x}))^T, \end{aligned} \quad (2.2)$$

onde, para cada $i = 1, 2, \dots, k$, $f_i : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}$ incorpora os processos de reprodução e sobrevivência da espécie i . Vários exemplos para f_i foram apresentados em [46], [48], [74] e [9]. Fenômenos como cascata de bifurcações e caos já foram estudados para determinadas escolhas de f_i (ver [73], [72] e [74]).

Estabelecemos agora conexões entre os sítios, ou seja, a possibilidade dos indivíduos de cada espécie migrarem para outros sítios. A topologia da rede, isto é, os sítios vizinhos para os quais indivíduos de um dado sítio devem migrar será definida a posteriori. A dispersão (migração) em cada sítio j no tempo t , é dada pelo vetor $(\mathcal{M}_1(\mathbf{x}_j^t), \mathcal{M}_2(\mathbf{x}_j^t), \dots, \mathcal{M}_k(\mathbf{x}_j^t))^T$ com \mathcal{M}_ℓ dado por

$$\mathcal{M}_\ell(\mathbf{x}_j^t) = (I_n - M(\mathbf{x}_j^t))\mathbf{x}_j^t + \sum_{i=1}^n c_{ji} M(\mathbf{x}_i^t)\mathbf{x}_i^t, \quad j = 1, \dots, n, \quad \ell = 1, \dots, k. \quad (2.3)$$

Na expressão acima, os elementos c_{ji} representam a quantidade (proporção) de indivíduos que migra do sítio i para o sítio j (dos indivíduos que saem do sítio i , a

proporção que migra para o sítio j). Segue que $0 \leq c_{ji} \leq 1$, $\forall j, i = 1, 2, \dots, n$ e $c_{ii} = 0$. Supomos que o processo de migração é totalmente bem sucedido, ou seja, não ocorrem mortes durante este processo. Claramente, considerando todos os indivíduos que migram a partir do sítio i , teremos que $\sum_{j=1}^n c_{ji} = 1$, $\forall i = 1, 2, \dots, n$, (conservação). Além disso, para cada $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^k$, $M(\mathbf{x}) = \text{diag}(\mu_1(\mathbf{x}), \mu_2(\mathbf{x}), \dots, \mu_k(\mathbf{x}))$ e para cada $i = 1, \dots, k$, $\mu_i : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}$ representa a fração de migração da espécie i , ou seja, a proporção dos indivíduos da espécie i que deixam um certo sítio. Supomos que μ_i é uma função suave ou suave por partes não negativa satisfazendo $0 \leq \mu_i(\mathbf{x}) \leq 1$, $\forall \mathbf{x} \in \mathbb{R}^k$ e para todo $i = 1, 2, \dots, k$. Notamos que μ_i é uma função real de k variáveis, a qual permite a inclusão da influência das outras espécies na fração de migração da espécie i . Observamos que $c_{ji} x_{\ell i}^t \mu_{\ell}(x_{1i}^t, x_{2i}^t, \dots, x_{ki}^t)$ é a quantidade de indivíduos da espécie ℓ que deixam o sítio i e movem-se para o sítio j no tempo t .

Supomos também que a cada geração os indivíduos passam por dois processos distintos: reprodução e sobrevivência (dinâmica local) e processo de migração. Consideramos a dinâmica local precedendo o processo de migração, ou seja, em cada geração, após o processo de dinâmica local, uma fração μ_i de indivíduos da espécie i deixa um dado sítio e migra para os sítios mais próximos. A separação destes eventos, dinâmica local e migração, é de fato importante pois a falha na separação dos mesmos pode acarretar em resultados que são considerados improváveis do ponto de vista biológico, de acordo com [49]. Segue portanto, que a dinâmica da metapopulação é dada por

$$\mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t) - M(\mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t))\mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t) + \sum_{i=1}^n c_{ji} M(\mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t))\mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t), \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (2.4)$$

para todo $j = 1, 2, \dots, n$. Os dois primeiros termos a direita da equação (2.4) representam a quantidade de indivíduos de cada espécie que permanece no sítio j após o processo de migração, e o segundo termo representa a quantidade de indivíduos provenientes dos sítios vizinhos do sítio j .

Se supormos que a função \mathbf{f} considerada em (2.2) possui um ponto fixo não trivial $\mathbf{x}^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_k^*) \in \mathbb{R}^k$ (ou seja, $\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) = \mathbf{x}^*$ e $\mathbf{x}^* \neq 0$) então uma condição suficiente para que $\mathbf{X}^* = (\mathbf{x}^*, \dots, \mathbf{x}^*) \in \mathbb{R}^{k \times n}$ seja um ponto de equilíbrio

não trivial para o sistema (2.4) é de que $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$ para cada $j = 1, 2, \dots, n$ (ver [93]). Vamos supor essa condição válida em todo o trabalho, com isso, a matriz de configuração da rede $C = [c_{ji}]_{j,i=1}^n$ é duplamente estocástica. Se a matriz C é simétrica, automaticamente esta condição é satisfeita, do fato que $\sum_{j=1}^n c_{ji} = 1$.

Uma matriz é dita redutível se existe uma permutação de suas linhas e correspondentes colunas que resulta numa matriz triangular por blocos, ou seja, uma matriz da forma $\begin{bmatrix} Q & 0 \\ R & S \end{bmatrix}$, onde Q e S são matrizes quadradas. Se nenhuma permutação desse tipo existe, a matriz é dita irredutível. Equivalentemente, a matriz é irredutível se, e somente se, seu grafo direcionado associado é fortemente conectado (ver [23]).

Se C é redutível então ela deve ser uma soma direta de matrizes duplamente estocásticas, pois toda matriz duplamente estocástica redutível tem essa propriedade ([70]). Assim, a matriz assume a forma de uma matriz diagonal por blocos $\begin{bmatrix} C_1 & & \\ & \ddots & \\ & & C_r \end{bmatrix}$, onde cada C_i é uma matriz duplamente estocástica. Este resultado pode ser aplicado as matrizes C_i e às suas decomposições até que C seja completamente decomposta em uma soma direta de matrizes duplamente estocásticas irredutíveis. Neste caso, a metapopulação é uma coleção de sítios isolados, cada um deles sendo não passível de decomposição e assim podendo ser estudado separadamente. Portanto, sem perda de generalidade, assumimos a matriz C irredutível.

Definindo $B = I_n - C$, o sistema (2.4) pode ser reescrito como

$$\mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t) - \sum_{i=1}^n b_{ji} M(\mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t)) \mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t), \quad j = 1, 2, \dots, n, \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad (2.5)$$

Observamos que $\sum_{i=1}^n b_{ji} = 0$, para cada $j = 1, 2, \dots, n$ e que $\sum_{j=1}^n b_{ji} = 0$, para cada $i = 1, 2, \dots, n$.

Definimos agora $\Phi : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k$ como $\Phi(\mathbf{x}) = M(\mathbf{x})\mathbf{x}$. Assim, $\Phi(\mathbf{x}_j^t)$ é o vetor que representa a quantidade de indivíduos deixando o sítio j no tempo t .

Portanto, a dinâmica da metapopulação pode ser descrita pelo sistema autônomo,

$$\mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t) - \sum_{i=1}^n b_{ji} \Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t)), \quad \forall j = 1, 2, \dots, n, \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad (2.6)$$

Numa forma mais concisa, (2.6) pode ser escrito como

$$\mathbf{X}^{t+1} = \mathbf{F}(\mathbf{X}^t), \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (2.7)$$

onde $\mathbf{X}^t = (\mathbf{x}_1^t, \mathbf{x}_2^t, \dots, \mathbf{x}_n^t)^T$ e \mathbf{F} é o vetor $n \times k$ dimensional com componentes da forma $(h_{11}, h_{12}, \dots, h_{1k}; h_{21}, \dots, h_{2k}; \dots; h_{n1}, \dots, h_{nk})$ onde

$$h_{m\ell} = f_\ell(\mathbf{x}_m^t) - \sum_{i=1}^n b_{mi} \mu_\ell(f(\mathbf{x}_i^t)) f_\ell(\mathbf{x}_i^t),$$

para $\ell = 1, \dots, k$ e $m = 1, \dots, n$.

Seja $\phi_i : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}$ tal que $\Phi(\mathbf{x}) = (\phi_1(\mathbf{x}), \phi_2(\mathbf{x}), \dots, \phi_k(\mathbf{x}))$, $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^k$. Observamos que a derivada parcial $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_j}$ mede o impacto da espécie j sobre a dispersão da espécie i , e é uma função do vetor populacional \mathbf{x}_j^t . Dizemos que a espécie i tem dispersão positiva (negativa) dependente da densidade com respeito à espécie j se $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_j} > 0$ ($\frac{\partial \phi_i}{\partial x_j} < 0$) para todo $\mathbf{x} \in \mathbb{R}^k$. O caso $i \neq j$ (migração cruzada) foi bem estudado em [54] e o caso $i = j$ refere-se a um processo de dispersão auto-regulada o qual é bem documentado em [107]. O aumento da atividade de dispersão como resposta a um aumento na densidade local ($\frac{\partial \phi_i}{\partial x_j} > 0$) pode ocorrer devido a perda das condições ambientais causada pela aglomeração [25]. Dependência da densidade negativa ($\frac{\partial \phi_i}{\partial x_j} < 0$) corresponde à situação oposta, onde os indivíduos são mais propensos a deixar os sítios onde há baixa densidade populacional, isso pode ocorrer na busca por parceiros sexuais ou no sentido de haver um agrupamento para aumentar a proteção contra predadores [71].

Se $\mathbf{X}^* = (\mathbf{x}^*, \dots, \mathbf{x}^*) \in \mathbb{R}^{k \times n}$ é um ponto de equilíbrio do sistema (2.7), diremos que \mathbf{X}^* é *estável* se dado $\epsilon > 0$ e $t_0 \geq 0$ existe $\delta = \delta(\epsilon, t_0)$ tal que

$$\| \mathbf{X}^0 - \mathbf{X}^* \| < \delta \text{ implica } \| \mathbf{X}(t, t_0, \mathbf{X}^0) - \mathbf{X}^* \| < \epsilon, \quad \forall t \geq t_0;$$

caso isto não aconteça \mathbf{X}^* é *instável*. Este ponto \mathbf{X}^* é dito *assintoticamente estável* se é estável e se existe $u = u(t_0)$ tal que $\| \mathbf{X}^0 - \mathbf{X}^* \| < u$ implica que $\lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbf{X}(t, t_0, \mathbf{X}^0) = \mathbf{X}^*$.

O método de linearização pode ser utilizado para avaliar a estabilidade do ponto de equilíbrio \mathbf{X}^* do sistema (2.7). Para isso, vamos definir \bigoplus como sendo o operador que denota a soma direta ou decomposição em blocos de matrizes, isto é, se A_1, A_2, \dots, A_n são matrizes quaisquer,

$$\bigoplus_{i=1}^n A_i = \begin{bmatrix} A_1 & & & \\ & A_2 & & \\ & & \ddots & \\ & & & A_n \end{bmatrix}.$$

Definimos também o produto de Kronecker \otimes de duas matrizes $A = [a_{ij}]_{i,j=1}^m \in \mathbb{R}^{m \times m}$ e $B = [b_{ij}]_{i,j=1}^n \in \mathbb{R}^{n \times n}$ como $A \otimes B = [a_{ij}B]_{i,j=1}^m \in \mathbb{R}^{mn \times mn}$.

No contexto do processo de linearização, o teorema a seguir é central

Teorema 2.1. *Consideramos a dinâmica populacional descrita acima dada por (2.7) e vamos supor B matriz $n \times n$ diagonalizável. Então se $\mathbf{X}^* = (\mathbf{x}^*, \mathbf{x}^*, \dots, \mathbf{x}^*)$ é o equilíbrio homogêneo do modelo metapopulacional (2.7), o sistema linear associado ao sistema não linear (2.7) é dado por*

$$Y^{t+1} = \bigoplus_{j=0}^{n-1} [I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)] D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) Y^t, \quad (2.8)$$

onde $Y^t = (\mathbf{y}_1^t, \mathbf{y}_2^t, \dots, \mathbf{y}_k^t) \in \mathbb{R}^{k \times n}$, $\mathbf{y}_j^t = (y_{1j}^t, y_{2j}^t, \dots, y_{kj}^t) \in \mathbb{R}^k$ e λ_j são os autovalores da matriz B .

Demonstração. Seja $\mathbf{w}^t = \mathbf{X}^t - \mathbf{X}^*$, para $t \geq 0$, onde \mathbf{X}^t é a solução de (2.7) e \mathbf{X}^* é o ponto de equilíbrio desse sistema. Então

$$\mathbf{w}^{t+1} = \mathbf{F}(\mathbf{w}^t + \mathbf{X}^*) - \mathbf{X}^*, \quad (2.9)$$

e $\mathbf{w}^* = 0$ é um ponto de equilíbrio para esse sistema. De acordo com a teoria de estabilidade linear (ver Teorema A.2.1 p.155 da referência [23]), $\mathbf{w}^* = 0$ é assintoticamente estável com relação ao sistema (2.9) (e nesse caso \mathbf{X}^* também o é com relação a (2.7)) se a solução zero do sistema

$$\Delta^{t+1} = J(\mathbf{X}^*) \Delta^t, \quad t \geq 0, \quad (2.10)$$

for assintoticamente estável; J é a matriz jacobiana $(nk) \times (nk)$ do sistema (2.6) dada por

$$J(\mathbf{X}^*) = \begin{bmatrix} D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)_{k \times k} & & & \\ & D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)_{k \times k} & & \\ & & \ddots & \\ & & & D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)_{k \times k} \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} b_{11}\gamma & b_{12}\gamma & \dots & b_{1n}\gamma \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ b_{n1}\gamma & \dots & & b_{nn}\gamma \end{bmatrix}, \quad (2.11)$$

onde $\gamma = D\Phi(\mathbf{x}^*)D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$ é uma matriz $k \times k$ obtida usando a regra da cadeia e, $D\Phi(\mathbf{x}^*)$ é dada por

$$D\Phi(\mathbf{x}^*) = \begin{bmatrix} \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) & \frac{\partial \phi_1}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*) & \dots & \frac{\partial \phi_1}{\partial x_k}(\mathbf{x}^*) \\ \frac{\partial \phi_2}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial \phi_k}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) & \dots & \dots & \frac{\partial \phi_k}{\partial x_k}(\mathbf{x}^*) \end{bmatrix} \\ = \begin{bmatrix} \frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*)f_1(\mathbf{x}^*) + \mu_1(\mathbf{x}^*) & \frac{\partial \mu_1}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*)f_1(\mathbf{x}^*) & \dots & \frac{\partial \mu_1}{\partial x_k}(\mathbf{x}^*)f_1(\mathbf{x}^*) \\ \frac{\partial \mu_2}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*)f_2(\mathbf{x}^*) & \frac{\partial \mu_2}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*)f_2(\mathbf{x}^*) + \mu_2(\mathbf{x}^*) & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \ddots & \frac{\partial \mu_{k-1}}{\partial x_{k-1}}(\bar{\mathbf{x}})f_{k-1}(\bar{\mathbf{x}}) \\ \frac{\partial \mu_k}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*)f_k(\mathbf{x}^*) & \dots & \dots & \frac{\partial \mu_k}{\partial x_k}(\mathbf{x}^*)f_k(\mathbf{x}^*) + \mu_k(\mathbf{x}^*) \end{bmatrix}. \quad (2.12)$$

Utilizando o produto de Kronecker, a matriz jacobiana pode ser reescrita na forma

$$J(\mathbf{X}^*) = I_n \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) - B \otimes (D\Phi(\mathbf{x}^*)D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)). \quad (2.13)$$

Procedemos agora com o desacoplamento do sistema (2.10). Por hipótese B é diagonalizável, então existe P matriz não singular que diagonaliza B , isto é, $PBP^{-1} = \Lambda$, onde Λ é a matriz diagonal cujos elementos da diagonal são os autovalores de B . Consideremos a seguinte mudança de variáveis $Y^t = (P \otimes I_k)\Delta^t$, assim segue-se que

$$Y^{t+1} = (P \otimes I_k)\Delta^{t+1} \\ = (P \otimes I_k)[I_n \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) - B \otimes (D\Phi(\mathbf{x}^*)D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*))]\Delta^t \quad (2.14) \\ = [(P \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)) - (PB) \otimes (D\Phi(\mathbf{x}^*)D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*))]\Delta^t,$$

pela propriedade do produto de Kronecker (ver Proposição 2, p. 408 de [64]).

Como $\Delta^t = (P \otimes I_k)^{-1}Y^t$, e utilizando novamente propriedades do produto de Kronecker temos

$$\begin{aligned} Y^{t+1} &= [(P \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)) - (PB) \otimes (D\Phi(\mathbf{x}^*)D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*))](P \otimes I_k)^{-1}Y^t \\ &= [(P \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)) - (PB) \otimes (D\Phi(\mathbf{x}^*)D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*))](P^{-1} \otimes I_k)Y^t \quad (2.15) \\ &= [I_n \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) - \Lambda \otimes (D\Phi(\mathbf{x}^*)D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*))]Y^t. \end{aligned}$$

Observamos que a solução nula do sistema (2.15) é assintoticamente estável se, e só se, a solução nula do sistema (2.10) for assintoticamente estável. De fato, para demonstrar a suficiência, assumimos a estabilidade assintótica do equilíbrio trivial para (2.10). Portanto, dado $\epsilon > 0$, existe $\delta > 0$ tal que $\|\Delta^t\| \leq \frac{\epsilon}{\|P \otimes I_k\|}$, $\forall t \geq 0$, sempre que $\|\Delta^0\| \leq \delta$. Então, se $\|Y^0\| < \frac{\delta}{\|(P \otimes I_k)^{-1}\|}$, teremos que $\|\Delta^0\| \leq \|(P \otimes I_k)^{-1}\| \|Y^0\| < \delta$ e assim,

$$\|Y^t\| = \|(P \otimes I_k)\Delta^t\| \leq \|(P \otimes I_k)\| \|\Delta^t\| < \epsilon, \forall t \geq 0.$$

Ou seja, o equilíbrio trivial é estável com relação a (2.15). De forma análoga, pode se demonstrar que $\lim_{t \rightarrow +\infty} \|Y^t\| = 0$. A necessidade pode ser provada similarmente.

Finalmente observando que $\Lambda = \text{diag}(\lambda_0, \lambda_1, \dots, \lambda_{n-1})$, onde os λ_i são os autovalores de B , temos o resultado desejado. \square

A importância do Teorema 2.1 reside no fato que a estabilidade do sistema não linear (2.6) pode ser avaliada através do sistema linearizado (2.8). Mais precisamente, denotando r como o raio espectral da matriz $\bigoplus_{j=0}^{n-1} [I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)] D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$, o ponto de equilíbrio de (2.6) é assintoticamente estável se $r < 1$. E é instável se $r > 1$. Maiores detalhes podem ser vistos em [34] p. 199 e 230. O desacoplamento (2.8) nos permite determinar os autovalores de $J(\mathbf{X}^*)$ a partir dos autovalores das n matrizes $[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)] D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$ de ordem $k \times k$. Isso certamente é mais simples do que se considerássemos diretamente $J(\mathbf{X}^*)$, dada em (2.11).

Uma decomposição similar foi empregada por [58] no caso de migração não dependente da densidade (no caso em que $D\Phi(\mathbf{x}^*) = M$). No entanto, as densi-

dades populacionais de cada espécie em cada sítio foram armazenadas em matrizes de ordem $n \times k$, ao invés do armazenamento em forma de vetores de nk componentes como estamos considerando. Essencialmente, ambas as formulações são equivalentes. É importante observar também que 1 é autovalor da matriz de configuração C , e assim, $\lambda_0 = 0$ é autovalor de B . Conseqüentemente, um dos blocos da decomposição de $J(\mathbf{X}^*)$ é necessariamente $Df(\mathbf{x}^*)$, o que implica no resultado bem conhecido (ver [85]) de que a dispersão sozinha não pode estabilizar um sistema de n sítios com comportamento instável na ausência de movimento migratório. Entretanto, a dispersão pode levar a perda de estabilidade do estado homogêneo levando à formação de padrões espaciais.

Como exemplo, consideramos agora o caso em que em cada sítio reside uma única espécie, isto é, tomamos $k = 1$ no sistema (2.4). Logo, a matriz jacobiana dada por (2.13) associada ao sistema fica na forma

$$\begin{aligned} J(\mathbf{X}^*) &= \begin{bmatrix} f'(x^*) & & \\ & \ddots & \\ & & f'(x^*) \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} b_{11} & \cdots & b_{1n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ b_{n1} & \cdots & b_{nn} \end{bmatrix} \phi'(x^*) f'(x^*) \\ &= f'(x^*) [I_n - \phi'(x^*) B]. \end{aligned}$$

Os autovalores de B dados por $\lambda_0, \lambda_1, \dots, \lambda_{n-1}$ satisfazem a relação

$$B\mathbf{v} = \lambda_j \mathbf{v}, \quad j = 0, \dots, n-1,$$

onde $\mathbf{v} = (v_1, \dots, v_n)^T$ é o autovetor não nulo associado ao autovalor λ_j . Assim,

$$\begin{aligned} J(\mathbf{X}^*)\mathbf{v} &= f'(x^*) [I - \phi'(x^*) B]\mathbf{v} \\ &= f'(x^*) [I\mathbf{v} - \phi'(x^*) B\mathbf{v}] \\ &= f'(x^*) [\mathbf{v} - \phi'(x^*) \lambda_j \mathbf{v}] \\ &= f'(x^*) [1 - \phi'(x^*) \lambda_j] \mathbf{v}, \end{aligned}$$

e portanto, os autovalores da matriz jacobiana $J(\mathbf{X}^*)$ são da forma

$$\sigma_j = f'(x^*) (1 - \lambda_j \phi'(x^*)), \quad j = 0, \dots, n-1.$$

Se assumirmos que x^* é ponto de equilíbrio assintoticamente estável da dinâmica local, isto é, $|f'(x^*)| < 1$, então o ponto de equilíbrio do modelo metapopulacional de uma única espécie é assintoticamente estável se

$$|\sigma_j| = |f'(x^*)| |1 - \lambda_j \phi'(x^*)| < |1 - \lambda_j \phi'(x^*)| < 1, \forall j = 0, \dots, n - 1.$$

Uma discussão sobre a estabilidade do ponto de equilíbrio envolvendo a taxa de variação da migração dependente da densidade pode ser vista em [93].

Vamos supor agora que em cada sítio temos duas espécies interagindo. A função \mathbf{f} , responsável pelo processo de reprodução e sobrevivência destas espécies depende integralmente das duas espécies, isto é, f_1 responsável pela dinâmica local da espécie um depende das espécies 1 e 2; e f_2 responsável pela dinâmica local da espécie dois depende das densidades das duas espécies. Exemplos típicos deste tipo de interação populacional podem ser vistos em [35] para competição entre duas espécies, e em [18] que considerou o modelo introduzido na referência [35] investigando o fenômeno conhecido como bifurcação “blowout” para esta dinâmica populacional. Outros exemplos importantes são os clássicos modelos de hospedeiro-parasitóide (ver [62]). Com isso, a matriz $D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$ fica na forma

$$\begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) & \frac{\partial f_1}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*) \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) & \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*) \end{bmatrix}.$$

O polinômio característico associado a matriz $D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$ é dado por

$$p(\varsigma) = \varsigma^2 - \text{tr}(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*))\varsigma + \det(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)). \quad (2.16)$$

Como estamos interessados em investigar os efeitos da migração dependente da densidade no modelo metapopulacional, assumiremos que \mathbf{x}^* é assintoticamente estável, ou seja, a dinâmica local apresenta comportamento estável para condições iniciais próximas ao ponto de equilíbrio. Uma maneira de garantir que isso aconteça é mostrar que as raízes de p dado em (2.16) estejam contidas no interior do círculo unitário centrado na origem. De acordo com o Teste de Jury (ver [34]) isso acontece se, e só se,

- (i) $1 - \text{tr}(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)) + \det(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)) > 0;$
- (ii) $1 + \text{tr}(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)) + \det(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)) > 0;$
- (iii) $\det(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)) < 1,$

que pode ser reescrito como $|\text{tr}(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*))| < 1 + \det(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)) < 2.$

O processo migratório também depende de todas as espécies, isto é, μ_1 e μ_2 dependem das espécies 1 e 2. Assim, a matriz $D\Phi(\mathbf{x}^*)$ cujos elementos são dados por $\left[\frac{\partial\phi_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*)\right]_{i,\ell=1}^2$ é, em geral, uma matriz completa. Como consequência, cada j -ésimo bloco $[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)]D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$ é uma matriz completa. O polinômio característico associado a esse bloco é dado por

$$p(\xi) = \xi^2 + \xi[-\text{tr}(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)) + \lambda_j \text{tr}(D\Phi(\mathbf{x}^*)D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*))] + \det(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)) [1 - \lambda_j \text{tr}(D\Phi(\mathbf{x}^*)) + \lambda_j^2 \det(D\Phi(\mathbf{x}^*))].$$

Então pelo teste de Jury o ponto de equilíbrio associado ao sistema é estável se, e só se,

$$|\lambda_j \text{tr}(D\Phi(\mathbf{x}^*)D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)) - \text{tr}(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*))| < 1 + \det(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)) [1 - \lambda_j \text{tr}(D\Phi(\mathbf{x}^*)) + \lambda_j^2 \det(D\Phi(\mathbf{x}^*))] < 2.$$

Observamos que a estabilidade neste caso depende fortemente da matriz $D\Phi$, ou seja, as taxas de variação das frações de migração de cada espécie estão influenciando diretamente na estabilidade do modelo metapopulacional.

2.2 Dinâmica Local com Hierarquia

Nesta seção consideramos a dinâmica local do sistema dada por um modelo com hierarquia. Cada espécie depende somente daqueles que estão acima do seu nível, ou seja, f_1 depende da espécie 1, f_2 depende das espécies 1 e 2 e assim sucessivamente de tal forma que cada f_i depende de i espécies. A forma hierárquica pode ser caracterizada por vários fatores, entre eles o clima, a quantidade de recursos para a sobrevivência, habilidades competitivas (primeira espécie é melhor

competidora, enquanto que a última espécie envolvida apresenta o pior comportamento competitivo). Na natureza esta estrutura está presente, por exemplo, em espécies de cracas (crustáceos), onde indivíduos menos fortes são eliminados.

Vários trabalhos apresentam estudos envolvendo hierarquia na dinâmica do modelo. Entre eles Best et al. [9] que analisaram a hierarquia em modelos de competição intraespecífica e interespecífica.

A matriz jacobiana $D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$ associada ao modelo desacoplado proposto é dada por uma matriz triangular inferior $k \times k$

$$D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) & 0 & \dots & \dots & 0 \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) & \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*) & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & & \ddots & 0 \\ \frac{\partial f_k}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) & \frac{\partial f_k}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*) & \dots & \dots & \frac{\partial f_k}{\partial x_k}(\mathbf{x}^*) \end{bmatrix}. \quad (2.17)$$

Vamos supor que cada fração de migração μ_i depende apenas da densidade da espécie i . Assim, a matriz $D\Phi(\mathbf{x}^*)$ dada por (2.12) fica na forma matriz diagonal

$$D\Phi(\mathbf{x}^*) = \text{diag} \left(\frac{\partial \mu_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) f_1(\mathbf{x}^*) + \mu_1(\mathbf{x}^*), \dots, \frac{\partial \mu_k}{\partial x_k}(\mathbf{x}^*) f_k(\mathbf{x}^*) + \mu_k(\mathbf{x}^*) \right).$$

De acordo com o Teorema 2.1, a estabilidade assintótica do ponto de equilíbrio \mathbf{X}^* do sistema (2.7) pode ser avaliada através do sistema $Y^{t+1} = \mathcal{J}(\mathbf{x}^*)Y^t$, onde \mathcal{J} é dado por

$$\mathcal{J}(\mathbf{x}^*) = \bigoplus_{j=0}^{n-1} [I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)] D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*). \quad (2.18)$$

Cada bloco da matriz \mathcal{J} é uma matriz triangular inferior. De fato, considere o j -ésimo bloco da matriz \mathcal{J} dado por

$$[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)] D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*), \quad (2.19)$$

para $0 \leq j \leq n-1$. Por hipótese a matriz $D\Phi(\mathbf{x}^*)$ é diagonal, logo $I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)$ é uma matriz diagonal com entradas $\delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) = 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)$, se $i = \ell$ e $\delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) = 0$, se $i \neq \ell$. De acordo com (2.17), as entradas da matriz $D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$

são dadas por $\frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \left(D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) = \left[\frac{\partial f_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) \right]_{i,\ell=1}^k \right)$, onde $\frac{\partial f_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) = 0$ se $\ell > i$. Logo, a matriz produto (2.19) resulta em

$$\begin{aligned} \left(\delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) &= 0 \quad \text{se } \ell > i, \\ \left(\delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) &\quad \text{se } \ell \leq i, \end{aligned}$$

que é uma matriz triangular inferior com os elementos da diagonal dados por

$$\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*),$$

$\forall i = 1, 2, \dots, k$ e $j = 0, \dots, n-1$. Portanto, os autovalores de cada bloco j são dados por

$$\xi_i^j = \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*), \quad (2.20)$$

para cada $i = 1, 2, \dots, k$.

Teorema 2.2. *Assumimos a matriz B simétrica. Definimos $\gamma = \max\{\lambda_j\}$ onde λ_j são os autovalores de B . Então o ponto de equilíbrio $\mathbf{X}^* = (\mathbf{x}^*, \dots, \mathbf{x}^*)$ do sistema (2.6) é assintoticamente estável se, para cada $i = 1, 2, \dots, k$, uma das seguintes condições se verifica*

$$\begin{aligned} \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right| \left(1 - \gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right) &< 1, \quad \text{quando } \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) < 0 \\ \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right| < 1, \quad \text{quando } 0 &\leq \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq \frac{2}{\gamma}, \\ \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right| \left(\gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) - 1 \right) &< 1, \quad \text{quando } \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) > \frac{2}{\gamma}. \end{aligned}$$

Demonstração. Como B é uma matriz duplamente estocástica, segue pela aplicação direta do Teorema de Gersghorin (ver [64]), que $|\lambda_j - 1| \leq 1$ para todo $j = 0, \dots, n-1$.

Isso implica que $0 \leq \gamma = \max_{j \in \{0, \dots, n-1\}} \{\lambda_j\} \leq 2$.

1) Supomos que $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) < 0$, então $1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \geq 1$, para $j = 0, \dots, n-1$. Observamos que, pelo fato que $\lambda_j \leq \gamma$, $\forall j$, então $1 \leq 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq 1 - \gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)$. Assim, $\left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right| = \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right) \leq \left(1 - \gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right)$, $\forall j = 0, \dots, n-1$.

2) Consideramos $0 \leq \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq \frac{2}{\gamma}$, então

$$\lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq \lambda_j \frac{2}{\gamma} = \lambda_j \frac{2}{\max_{j \in \{0, \dots, n-1\}} \{\lambda_j\}} \leq 2.$$

Logo, $1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \geq -1$. Por outro lado, é fácil ver que $1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq 1$. Portanto, segue-se que $|1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)| \leq 1$ para cada $i = 1, \dots, k$ e $\forall j = 0, \dots, n-1$.

3) Se $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) > \frac{2}{\gamma}$ então,

$$\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) > \frac{2}{\gamma} \geq \frac{2}{\gamma + \lambda_j}$$

para $j = 0, \dots, n-1$ e $i = 1, \dots, k$. Assim,

$$\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)(\gamma + \lambda_j) > 2 \Rightarrow 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) < \gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) - 1.$$

Como $-\lambda_j \geq -\gamma$, então $1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \geq 1 - \gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) = -(\gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) - 1)$. Portanto, $|1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)| \leq \gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) - 1$.

Assim, segue que, para cada $i = 1, \dots, k$

$$\max_{j=0, \dots, n-1} \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right| = \begin{cases} \left(1 - \gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right), & \text{se } \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) < 0, \\ 1, & \text{se } 0 \leq \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq \frac{2}{\gamma}, \\ \left(\gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) - 1 \right), & \text{se } \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) > \frac{2}{\gamma}. \end{cases} \quad (2.21)$$

Portanto, de acordo com (2.20), o autovalor dominante $\xi \in \{\xi_i^j\}$ satisfaz $|\xi| < 1$, se e somente se, para cada $i = 1, 2, \dots, k$ uma das seguintes condições se verifica

$$\begin{aligned} \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right| \left(1 - \gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right) &< 1, & \text{quando } \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) < 0 \\ \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right| &< 1, & \text{quando } 0 \leq \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq \frac{2}{\gamma}, \\ \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right| \left(\gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) - 1 \right) &< 1, & \text{quando } \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) > \frac{2}{\gamma}. \end{aligned} \quad (2.22)$$

□

Observação 2.1. Como consequência dos resultados acima, se existe algum $i = 1, \dots, k$ tal que

$$\begin{aligned} \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right| \left(1 - \gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right) &> 1, & \text{quando } \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) < 0 \\ \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right| &> 1, & \text{quando } 0 \leq \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq \frac{2}{\gamma}, \\ \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right| \left(\gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) - 1 \right) &> 1, & \text{quando } \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) > \frac{2}{\gamma}, \end{aligned}$$

então o ponto de equilíbrio \mathbf{X}^* é instável.

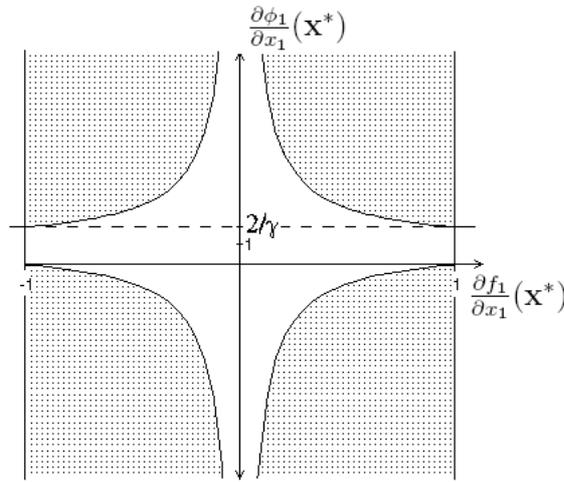


Figura 2.1: Região de estabilidade da espécie i dada pela parte branca e a região cinza é a região onde ocorre instabilidade causada pela migração.

Na Figura 2.1 temos o gráfico da taxa de variação da migração da espécie i pela variação do comportamento da dinâmica local da espécie i , que corresponde a projeção da região de estabilidade da espécie i , dada por (2.22), com a imposição da condição $\left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right| < 1$. Desta forma, obtemos a região de estabilidade no ponto de equilíbrio em função de $\frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)$ e $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)$. A parte branca é a região de estabilidade do estado homogêneo e a parte hachurada é a região de instabilidade causada pela migração para uma determinada espécie i . Situação semelhante foi determinada por [93] para o caso de uma única espécie e taxa de variação da migração positiva. Em [39], a região onde a migração dependente da densidade induz padrões caóticos foi determinada para uma função migratória específica dada por

$\mu(x) = \frac{\bar{\mu}x^c}{A+x^c}$. Podemos observar ainda que existe uma simetria com relação ao eixo vertical, e com relação ao eixo horizontal esta simetria não existe a menos de uma translação.

O resultado do Teorema 2.2 mostra que, mesmo com a dinâmica local estável, se a taxa de variação dos indivíduos migrantes de cada espécie no ponto de equilíbrio é suficientemente grande (muitos indivíduos saem de seu sítio e se estabelecem em outro), a migração dependente da densidade instabiliza o modelo global. Isso fica claro na Figura 2.1, onde observamos que para ocorrer instabilidade causada pela migração é suficiente termos os parâmetros que controlam $\frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)$ e $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)$ tais que o par ordenado $\left(\frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*), \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)\right)$ esteja na região hachurada para algum i . É importante observar que há limites para $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)$ que podem garantir a estabilidade do estado homogêneo. Por exemplo, se $0 \leq \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq \frac{2}{\gamma}$ para cada espécie $i = 1, 2, \dots, k$, então \mathbf{x}^* é assintoticamente estável. A constante $\frac{2}{\gamma}$ depende somente da matriz de configuração e claramente satisfaz $\frac{2}{\gamma} \geq 1$. Para o caso em que $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) > \frac{2}{\gamma}$ ou $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) < 0$ para algum i , é possível ajustar o valor de $\frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)$ (mantendo a restrição $\left|\frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)\right| < 1$) para assegurar que $\left(\frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*), \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)\right)$ esteja na região hachurada da Figura 2.1.

Observação 2.2. No caso de migração independente da densidade, a matriz $D\Phi(\mathbf{x}^*)$ torna-se $D\Phi(\mathbf{x}^*) = \text{diag}(\mu_1, \dots, \mu_k)$, onde cada μ_i é constante e as condições (2.22) são automaticamente satisfeitas, pois por hipótese, cada $0 \leq \mu_i(x) \leq 1$, $i = 1, 2, \dots, k$. Isto é, a migração independente da densidade não causa instabilidade no sistema.

Observação 2.3. Consideramos o caso em que $D\Phi(\mathbf{x}^*)$ é dada por (2.12) e que $Df(\mathbf{x}^*)$ dada por (2.17). Se supormos que $D\Phi(\mathbf{x}^*)$ e $Df(\mathbf{x}^*)$ são simultaneamente diagonalizáveis, os autovalores de $D\Phi(\mathbf{x}^*)Df(\mathbf{x}^*)$ são iguais aos produtos dos autovalores de $D\Phi(\mathbf{x}^*)$ e de $Df(\mathbf{x}^*)$. Seja Q matriz inversível que diagonaliza $D\Phi(\mathbf{x}^*)$ e $Df(\mathbf{x}^*)$ cujos vetores colunas são dados por \mathbf{v}_i para cada $i = 1, \dots, k$. Agora, observamos que para cada $j = 0, 1, \dots, n-1$, $[{}_k I - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)]\mathbf{v}_i = (1 - \lambda_j \zeta_i)\mathbf{v}_i$, onde ζ_i são os autovalores da matriz $D\Phi(\mathbf{x}^*)$. Assim, $[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)]$ e $Df(\mathbf{x}^*)$

são matrizes simultaneamente diagonalizáveis. Logo, os autovalores de cada bloco $[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)]D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$ são da forma $(1 - \lambda_j \zeta_i) \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)$ para cada $i = 1, 2, \dots, k$ e, portanto, o ponto de equilíbrio \mathbf{X}^* é assintoticamente estável se a condição (2.22) é satisfeita com $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)$ substituída por ζ_i .

Na região de instabilidade causada pela migração a dinâmica pode apresentar comportamentos interessantes, incluindo outros pontos de equilíbrio, ciclos periódicos e mesmo oscilações caóticas. As simulações numéricas realizadas evidenciam este comportamento e ilustram os resultados analíticos. Consideramos a dinâmica local dada por

$$\begin{cases} x_1^{t+1} = x_1^t e^{r_1(1-x_1^t)} \\ x_2^{t+1} = x_2^t e^{r_2(1-\alpha x_1^t - x_2^t)}, \end{cases} \quad (2.23)$$

onde x_1^t representa a densidade populacional da espécie 1 no tempo t , x_2^t a densidade populacional da espécie 2 no tempo t , r_1 e r_2 as taxas de crescimento intrínsecas das espécies 1 e 2 respectivamente, e $0 < \alpha < 1$ mede os efeitos de competitividade da espécie um com a espécie dois. Esta dinâmica local foi adaptada de [9]. Podemos observar que esta dinâmica local (2.23) possui quatro pontos de equilíbrio que são $(0, 0)$, $(0, 1)$, $(1, 0)$ e $(1, 1 - \alpha)$. Como $r_1 > 0$ e $r_2 > 0$, cálculos rotineiros mostram que os pontos $(0, 0)$, $(0, 1)$ e $(1, 0)$ são instáveis. Logo, faremos uma análise do único ponto de equilíbrio de interesse dado por $\mathbf{x}^* = (1, 1 - \alpha)$.

Consideramos a magnitude de cada autovalor da matriz jacobiana $D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$ (associada a dinâmica local (2.23)) no ponto de equilíbrio $\mathbf{x}^* = (1, 1 - \alpha)$ menor do que um. Isso corresponde aos valores de r_1 e r_2 compreendidos em $0 < r_1 < 2$ e $0 < r_2 < \frac{2}{1-\alpha}$. Com essa hipótese investigamos a influência da migração dependente da densidade na evolução do sistema acoplado.

A fração de migração que utilizamos depende somente da espécie em questão, isto é, μ_i é a fração migratória da espécie i e é dada por

$$\mu_i(x_i) = \frac{\bar{\mu}}{1 + e^{\beta(z-x_i)}}, \quad (2.24)$$

onde $0 \leq \bar{\mu} \leq 1$ é a fração migratória máxima, e β determina se a fração de migração é crescente ou decrescente. Esta formulação matemática, que contempla duas formas

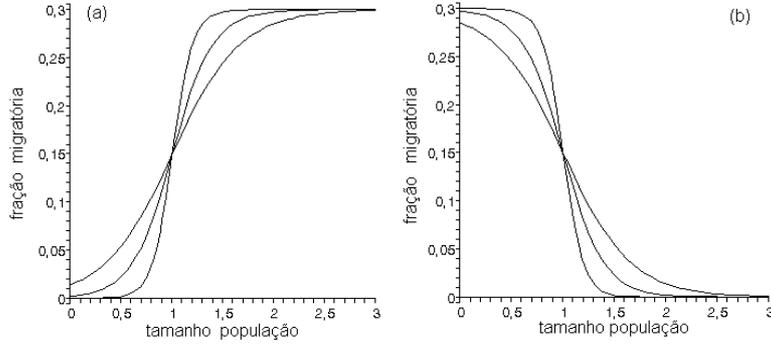


Figura 2.2: Fração migratória $\mu(x) = \frac{\bar{\mu}}{1+e^{\beta(z-x)}}$ como função do tamanho da população para diferentes valores de β , com $\bar{\mu} = 0,3$ e $z = 1$. (a) Dependência da densidade para $\beta > 0$. (b) Dependência da densidade para $\beta < 0$.

de migração dependente da densidade (positiva e negativa), foi proposta em [107]. A Figura 2.2 mostra as curvas resultantes para diferentes valores de β . Quando $\beta > 0$ temos curvas sigmoidais crescentes e quando $\beta < 0$ curvas sigmoidais decrescentes que correspondem respectivamente aos casos de dependência positiva e negativa da densidade. O caso em que $\beta = 0$ corresponde a migração independente da densidade ($\mu_i(x_i) = \frac{\bar{\mu}}{2}$) que não é o nosso caso de interesse.

As figuras a seguir mostram as séries temporais das espécies 1 e 2 para um determinado sítio. Em ambos os casos temos que a migração dependente da densidade causa instabilidades no sistema. A topologia da rede utilizada, nesse caso, é um anel de n sítios simetricamente acoplados com os dois vizinhos mais próximos, assim a matriz de configuração C é da forma

$$C = \begin{bmatrix} 0 & 1/2 & 0 & \cdots & 0 & 1/2 \\ 1/2 & 0 & 1/2 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & 1/2 & 0 & 1/2 \\ 1/2 & 0 & \cdots & 0 & 1/2 & 0 \end{bmatrix}. \quad (2.25)$$

As Figuras 2.3(a) e 2.3(b) apresentam órbitas periódicas. Para realizar a simulação tomamos um valor inicial para cada sítio próximo do ponto de equilíbrio \mathbf{x}^* , ou seja, para cada $j = 0, \dots, n - 1$ escolhemos $\mathbf{x}_j^0 = \mathbf{x}^* \pm \epsilon_j$ e observamos que com a introdução da migração dependente da densidade ocorre instabilidade e aparecem ciclos periódicos.

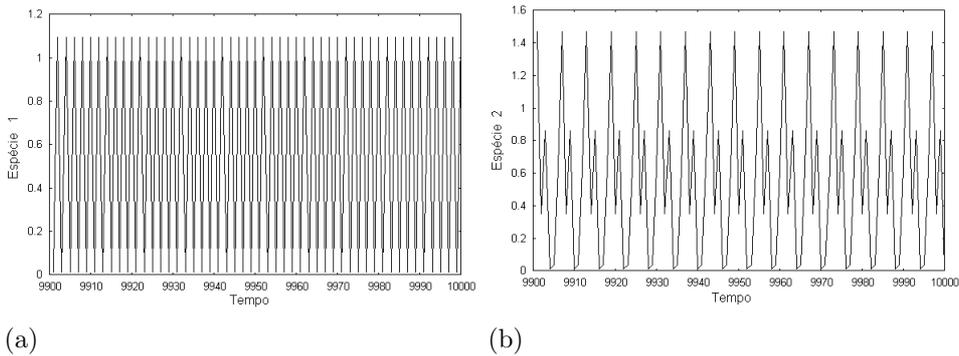


Figura 2.3: Séries temporais das espécies versus tempo. Em ambos os casos utilizamos 5 sítios, $r_1 = 0,05$, $r_2 = 3,0095$, $\alpha = 0,6$, $\beta = 100$, $z = 1$ e $\bar{\mu} = 0,99$. Foram plotados 100 passos de tempo, após o descarte de transientes.

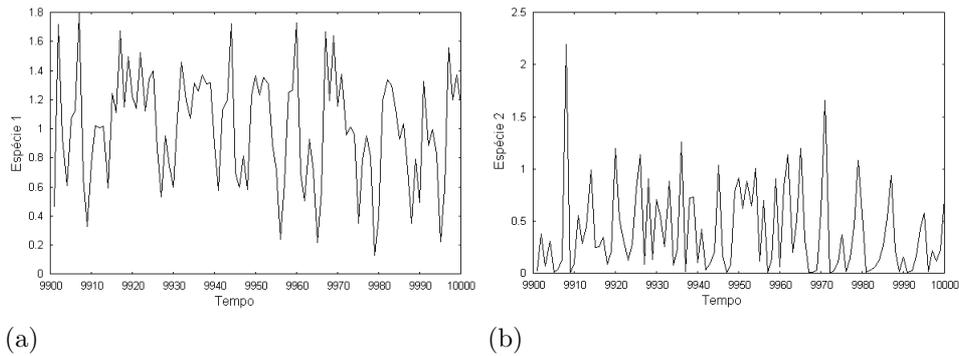


Figura 2.4: Séries temporais das espécies versus tempo. Em ambos os casos utilizamos 5 sítios, $r_1 = 1,25$, $r_2 = 3,95$, $\alpha = 0,6$, $\beta = 75$, $z = 1$ e $\bar{\mu} = 0,99$. Foram plotados 100 passos de tempo, após o descarte de transientes.

Observamos nas Figuras 2.4(a) e 2.4(b) que ambas as espécies apresentam um comportamento aperiódico. Neste caso, obtivemos que

$$\left| \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right| \left(\gamma \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) - 1 \right) > 1,$$

confirmando que ocorre instabilidade no sistema dado. O comportamento aperiódico apresentado neste caso é característico de caos. Existência de caos é caracterizada pela existência de órbitas com pelo menos um número de Liapunov maior que um, além de comportamento aperiódico (Ver definição 3.5 de [4]).

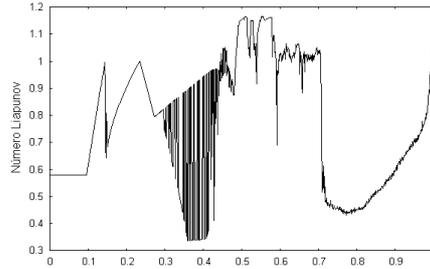


Figura 2.5: Maior Número Liapunov $\times \bar{\mu}$. Consideramos 5 sítios, $r_1 = 1,25$, $r_2 = 3,95$, $\alpha = 0,6$ e $\beta = 75$. Aproximação de 10000 iterações.

Na Figura 2.5 apresentamos o maior número de Liapunov (eixo das ordenadas) associado ao sistema versus o parâmetro $\bar{\mu}$ (eixo das abscissas). Observamos que, para alguns valores de $\bar{\mu}$, o maior número de Liapunov associado é maior que 1, confirmando o comportamento caótico sugerido nas séries temporais.

A seguir, na Figura 2.6, apresentamos o maior número Liapunov do sistema (2.4), considerando a projeção da região de estabilidade para a espécie um, exatamente como na Figura 2.1. A diferença é que, agora, a região hachurada (correspondente a região de instabilidade causada pela migração) é marcada de cinza escuro se para os correspondentes valores de $\frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)$ e $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)$ o sistema meta-populacional dado em (2.4) tem pelo menos um número de Liapunov maior do que um. Assim, a região cinza escuro representa a dinâmica caótica induzida pela migração. Observamos que o parâmetro $\bar{\mu}$ pode ser interpretado como uma medida de acoplamento e fica claro nas Figuras 2.6 (a) e (b) que conforme a intensidade do acoplamento aumenta, a região de caoticidade torna-se maior.

Alguns padrões espaciais gerados pela migração dependente da densidade são apresentados abaixo (ver Figura 2.7) para o caso de duas espécies. Os gráficos espaço-tempo responsáveis pelo padrão espacial possuem a seguinte con-

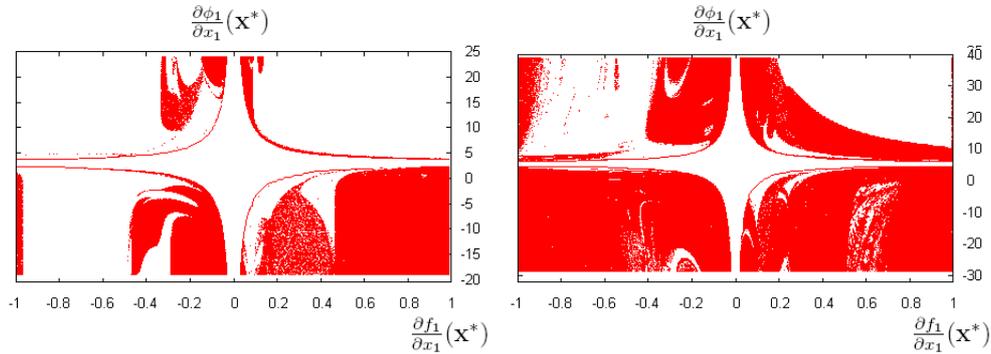


Figura 2.6: Região de caoticidade com $n = 3$, $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,0095$, em (a) $\bar{\mu} = 0,43$, e em (b) $\bar{\mu} = 0,9$.

figuração: ao longo do eixo vertical temos as k espécies em seus respectivos sítios organizadas da seguinte forma

$$x_{11}, x_{21}, \dots, x_{k1}, x_{12}, x_{22}, \dots, x_{k2}, \dots, x_{1n}, \dots, x_{kn},$$

e ao longo do eixo horizontal temos os passos de tempo plotados após o descarte de transientes. Cada reticulado $(x_{\ell j}, t)$ é pintado de preto se a densidade estiver acima do ponto de equilíbrio e é pintado de branco se a densidade estiver abaixo do ponto de equilíbrio. Ressaltamos que os parâmetros utilizamos para gerar os padrões espaciais dados na Figura 2.7 correspondem à região hachurada da Figura 2.1. No caso da Figura 2.7 (a) temos um padrão periódico e na Figura 2.7 (b) um padrão caótico. Padrões espaciais podem aparecer de duas maneiras: quando a migração não depende da densidade e há mais do que uma espécie interagindo (ver [85]), nesse caso, os padrões heterogêneos observados ([85], [86]) aparecem através de um mecanismo descrito por Turing [102]. Quando a dispersão é dependente da densidade os padrões espaciais gerados pela dispersão podem aparecer mesmo para um modelo metapopulacional de uma única espécie ([93], [38]). O mecanismo que dá origem à perda de estabilidade do estado homogêneo é diferente daquele proposto em [102]: nesse caso a instabilidade do equilíbrio homogêneo é gerada pela excessiva variação na proporção de migrantes quando a densidade populacional no sítio está perto do equilíbrio.

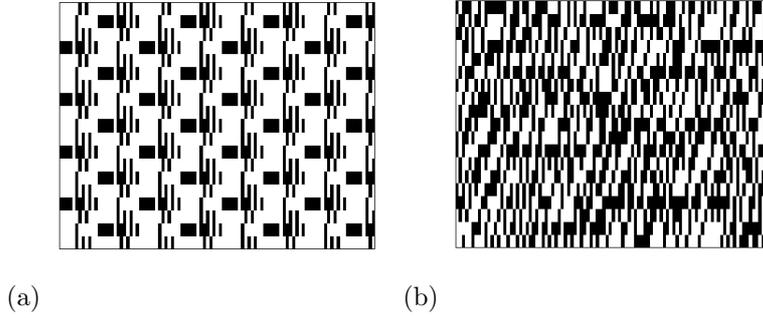


Figura 2.7: Gráficos espaço-tempo para um anel com 10 sítios e acoplamento com os dois vizinhos mais próximos, $\alpha = 0,6$. (a) $r_1 = 0,5$, $r_2 = 3,95$, $\bar{\mu} = 0,99$ e $\beta = 100$, (b) $r_1 = 1,05$, $r_2 = 3,0095$, $\bar{\mu} = 0,99$ e $\beta = -100$.

Supomos agora que as frações de migração μ_i possuem um processo de hierarquia, isto é, a fração migratória da espécie 1 depende somente da espécie 1, a fração migratória da espécie 2 depende das espécies 1 e 2, e assim segue-se de tal forma que a fração de migração da espécie i depende das i espécies envolvidas no sistema. Com isso a matriz $D\Phi(\mathbf{x}^*)$ torna-se uma matriz triangular inferior. Seja $I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*) = \left[\delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) \right]_{i,\ell=1}^{k,k}$. Segue que os elementos da matriz são dados por

$$\begin{aligned} \delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) &= 0, \quad \text{se } i < \ell \\ \delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) &= 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*), \quad \text{se } i = \ell \\ \delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) &= -\lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*), \quad \text{se } i > \ell, \end{aligned}$$

isto é, $I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)$ é uma matriz triangular inferior.

A dinâmica local considerada é dada pelo modelo com hierarquia descrito por (2.17). Logo, $Df(\mathbf{x}^*)$ é uma matriz triangular inferior cujos elementos são dados por $Df(\mathbf{x}^*) = \left[\frac{\partial f_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) \right]_{i,\ell=1}^k$, onde $\frac{\partial f_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) = 0$, se $i < \ell$, $\frac{\partial f_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) = \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)$, se $i = \ell$ e $\frac{\partial f_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) = \frac{\partial f_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*)$, se $i > \ell$. Portanto, a matriz produto resul-

tante é

$$\begin{aligned} \left(\delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) &= 0, \quad \text{se } i < \ell \\ \left(\delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) &= \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*), \quad \text{se } i = \ell \\ \left(\delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*) &= 1 - \lambda_j \sum_{m=\ell}^i \frac{\partial \phi_i}{\partial x_m}(\mathbf{x}^*) \frac{\partial f_m}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*), \quad \text{se } i > \ell, \end{aligned}$$

isto é, temos uma matriz triangular inferior cujos elementos da diagonal são dados pelo produto dos elementos da diagonal da matriz $I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)$ pelos elementos da diagonal da matriz $D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$. Portanto, os autovalores de cada j -bloco $[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)]D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$ são exatamente os mesmos autovalores que no caso anterior, onde as frações migratórias μ_i dependem somente da espécie i em questão.

Dessa forma, segue que os resultados de estabilidade provados no Teorema 2.2 permanecem válidos para este tipo de migração.

2.2.1 Ciclo de período- ω

Nesta seção analisaremos o efeito da migração dependente da densidade na dinâmica metapopulacional para um ciclo de período ω .

Seja \mathbf{f} a função definida por (2.2). Assumimos que \mathbf{f} possui um ponto periódico \mathbf{p} de período ω , ou seja, $\mathbf{f}^\omega(\mathbf{p}) = \mathbf{p}$, para algum inteiro positivo ω . Além disso, o período da órbita é o número mínimo de iteradas para a órbita se repetir no ponto \mathbf{p} , ou seja, ω é o menor inteiro positivo tal que $\mathbf{f}^\omega(\mathbf{p}) = \mathbf{p}$ (mais detalhes ver [4], p. 13). Portanto, um ponto é ω periódico se ele é um ponto fixo de \mathbf{f}^ω , isto é, se ele é um ponto de equilíbrio de $n_{t+1} = \mathbf{g}n_t$, onde $\mathbf{g} = \mathbf{f}^\omega$. A órbita periódica de \mathbf{p} , $\{\mathbf{p}, \mathbf{f}(\mathbf{p}), \dots, \mathbf{f}^{\omega-1}(\mathbf{p})\}$, é freqüentemente chamada de ciclo de período ω ou ω -ciclo. Esta órbita é dita ser assintoticamente estável se \mathbf{p} é assintoticamente estável com relação a \mathbf{f}^ω .

Dessa forma, denotando por $\{\mathbf{p}_1, \mathbf{p}_2, \dots, \mathbf{p}_\omega\}$ a órbita de período ω . Essa órbita é assintoticamente estável se o raio espectral da matriz

$$D\mathbf{f}^\omega(\mathbf{p}_1) = D\mathbf{f}(\mathbf{p}_1)D\mathbf{f}(\mathbf{p}_2) \cdots D\mathbf{f}(\mathbf{p}_\omega)$$

é menor do que 1 (ver [4] p. 71). Se o raio espectral dessa matriz for maior que um a órbita é dita instável.

Para investigar a influência da migração dependente da densidade sobre essa órbita consideramos o sistema linear (2.8) associado ao sistema (2.7). Neste caso, uma modificação simples do Teorema 2.1, mostra que a estabilidade assintótica da órbita pode ser avaliada através do raio espectral da matriz diagonal por blocos

$$T^\omega = \prod_{i=1}^{\omega} \bigoplus_{j=1}^n [I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{p}_i))] D\mathbf{f}(\mathbf{p}_i).$$

Cada bloco da matriz T^ω é uma matriz triangular inferior. De fato, considere o j -ésimo bloco

$$T_j^\omega = [I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{p}_1))] D\mathbf{f}(\mathbf{p}_1) \cdots [I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{p}_\omega))] D\mathbf{f}(\mathbf{p}_\omega) \quad (2.26)$$

para $1 \leq j \leq n$. Por hipótese, a matriz $D\Phi$ é diagonal, logo $I_k - \lambda_j D\Phi$ é uma matriz diagonal com entradas $\delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell} = 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}$, se $i = \ell$ e $\delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell} = 0$, se $i \neq \ell$. As entradas da matriz $D\mathbf{f}$ são dada por $\frac{\partial f_i}{\partial x_i} \left(D\mathbf{f} = \left[\frac{\partial f_i}{\partial x_\ell} \right]_{i,\ell=1}^k \right)$, onde $\frac{\partial f_i}{\partial x_\ell} = 0$ se $\ell > i$. Logo, a matriz produto resulta em

$$\begin{aligned} \left(\delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell} \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_\ell} &= 0 \quad \text{se } \ell > i, \\ \left(\delta_{i\ell} - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_\ell} \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_\ell} &\quad \text{se } \ell \leq i, \end{aligned}$$

ou seja, o produto das matrizes $I_k - \lambda_j D\Phi$ e $D\mathbf{f}$ resulta uma matriz triangular inferior. Do fato que o produto de matrizes triangulares inferiores resulta em uma matriz triangular inferior, segue que, a matriz (2.26) é triangular inferior com os elementos da diagonal dados por

$$m_{ii}^j = \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{f}(\mathbf{p}_1)) \right) \cdots \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{f}(\mathbf{p}_\omega)) \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{p}_1) \cdots \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{p}_\omega),$$

$\forall i = 1, 2, \dots, k$. Portanto, os autovalores de cada bloco j são dados por $\xi_i^j = m_{ii}^j$ para cada $i = 1, 2, \dots, k$.

Podemos obter um resultado semelhante ao demonstrado no Teorema 2.2, utilizando (2.21) para

$$\max_{j=0, \dots, n-1} \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{p}_\ell) \right|, \ell = 1, 2, \dots, \omega.$$

Portanto, o autovalor dominante $\xi \in \{\xi_i^j\}$ satisfaz $|\xi| < 1$, se e somente se, para cada $i = 1, 2, \dots, k$, uma das seguintes condições se verifica

$$\begin{aligned} \prod_{j=1}^{\omega} \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{p}_j) \right| \left(1 - \gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{f}(\mathbf{p}_j)) \right) &< 1, \quad \text{quando} \quad \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{p}_\ell) < 0, \forall \ell = 1, \dots, \omega, \\ \prod_{j=1}^{\omega} \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{p}_j) \right| &< 1, \quad \text{quando} \quad 0 \leq \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{p}_\ell) \leq \frac{2}{\gamma}, \forall \ell = 1, \dots, \omega, \\ \prod_{j=1}^{\omega} \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{p}_j) \right| \left(\gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{f}(\mathbf{p}_j)) - 1 \right) &< 1, \quad \text{quando} \quad \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{p}_\ell) > \frac{2}{\gamma}, \forall \ell = 1, \dots, \omega. \end{aligned}$$

É evidente que o resultado acima não contempla todos os casos em que uma mesma taxa de variação de migração assume valores distintos para diferentes pontos da órbita. Para a obtenção de um resultado mais geral, deveríamos considerar todas as possibilidades de combinações de valores dessas taxas, e o número de combinações aumenta com o tamanho do ciclo. Para o caso de período igual a dois,

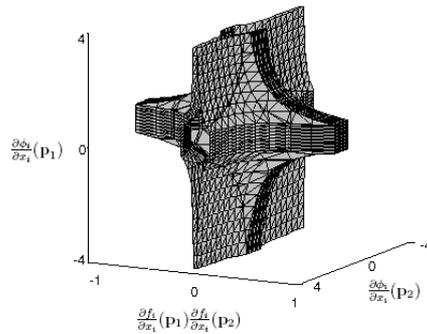


Figura 2.8: Região de estabilidade para o ciclo de período dois $\{\mathbf{p}_1, \mathbf{p}_2\}$.

computamos essas possibilidades e ilustramos a região de estabilidade como sendo a região interna à superfície representada na Figura 2.8.

2.3 Estrutura Etária

Consideraremos a dinâmica local do sistema (2.6) dada por um modelo com estrutura etária, fator importante em várias espécies naturais. Em muitas espécies, reprodução, sobrevivência e movimentos são fatores que estão fortemente correlacionados com a idade (ver [16]). Alguns trabalhos têm apresentado estudos com modelos estruturados por idade. Por exemplo, Hastings [50] considerou um modelo local com 2 classes etárias e analisou os efeitos da migração para uma rede de 2 sítios com taxas migratórias específicas para cada classe, e observou que a migração dependente da idade pode gerar órbitas caóticas onde antes (modelo desacoplado) não ocorria. Castro et al. [16] estenderam estes resultados de estabilidade para uma população de k classes etárias e distribuídas em n sítios.

Nesta seção, estendemos os resultados de Castro et al. [16], considerando a migração não só dependente da idade, mas também dependente da densidade da classe etária.

Inicialmente apresentamos a dinâmica local citada. Consideramos x_{ij}^t a quantidade de indivíduos da classe etária i , $i = 1, 2, \dots, k$, no sítio j . Supomos que as fêmeas são dominantes, ou seja, machos estão presentes, mas não são essenciais para a persistência da espécie ([17], [36] e [78]).

O modelo local é composto de dois processos básicos: sobrevivência e reprodução. A sobrevivência consiste na passagem de um indivíduo para a próxima classe etária, e caracteriza-se pela probabilidade de sobrevivência p_i , $0 < p_i \leq 1$, $i = 1, 2, \dots, k$. Esta probabilidade, em espécies naturais, pode depender de vários fatores. Por simplicidade vamos considerá-la constante. Assim, temos que

$$x_{i,j}^{t+1} = p_{i-1} x_{i-1,j}^t, \quad i = 2, \dots, k, \quad j = 1, \dots, n, \quad (2.27)$$

onde $x_{i,j}^t$ representa o número de fêmeas na classe etária i no tempo t no sítio j .

Para o processo de reprodução representamos por g_i a taxa de fertilidade dos indivíduos na classe etária i , $i = 1, 2, \dots, k$, (g_i - número de filhas geradas por cada fêmea da classe etária i). Novamente consideramos g_i constante para todo i . Assim, segue que

$$x_{1,j}^{t+1} = \sum_{i=1}^k g_i x_{i,j}^t. \quad (2.28)$$

O sistema das equações (2.27) e (2.28) pode ser reescrito na forma matricial por

$$\mathbf{x}^{t+1} = L\mathbf{x}^t, \quad (2.29)$$

onde $\mathbf{x}_t = (x_1^t, \dots, x_k^t)^T$ e $L = \begin{bmatrix} g_1 & g_2 & \cdots & g_k \\ p_1 & & & \\ & p_2 & & \\ & & \ddots & \\ & & & p_{k-1} \end{bmatrix}$ é uma matriz $k \times k$, não

negativa com entradas somente na primeira linha e na subdiagonal. Esta matriz é conhecida como matriz de Leslie [65].

Seja l_i a probabilidade de um indivíduo nascido alcançar a classe etária i , que é calculada por $l_i = \prod_{j=1}^{i-1} p_j$, $i = 2, \dots, k$. Evidentemente $l_1 = 1$, pois l_1 é a probabilidade do indivíduo nascido alcançar a classe etária 1.

Definimos R_0 por $R_0 = \sum_{i=1}^k g_i l_i$, conhecido na literatura como o número reprodutivo básico. O número reprodutivo básico é um fator importante que regula a dinâmica local do sistema, e representa “o valor atual para a contribuição futura dos recém nascidos para com a persistência da espécie”. Usando o parâmetro l_i e R_0 podemos obter a distribuição etária da fertilidade caracterizada por $m_i = \frac{g_i l_i}{R_0}$, para $i = 1, 2, \dots, k$. Observamos facilmente que $\sum_{i=1}^k m_i = 1$.

Vamos considerar a migração dependente da densidade com as mesmas considerações feitas no início do capítulo. Assim, reescrevendo o sistema (2.6) para

esta dinâmica local temos,

$$\mathbf{x}_j^{t+1} = L\mathbf{x}_j^t - \sum_{i=1}^n b_{ji}\Phi(L\mathbf{x}_i^t), \quad \forall j = 1, 2, \dots, n. \quad (2.30)$$

Estamos interessados em analisar a estabilidade do ponto de equilíbrio do sistema (2.30). Ao longo desta seção estamos considerando sempre $R_0 \neq 1$. Isso implica que o ponto de equilíbrio trivial $(0, \dots, 0)$ é o único ponto de equilíbrio do sistema, como pode ser visto através de cálculos rotineiros. Como estamos investigando os efeitos da migração sobre a dinâmica global do sistema, supomos que $R_0 < 1$, ou seja, a dinâmica local é estável.

A fração de migração μ_i depende da classe etária i e de sua densidade. Dessa forma, a matriz $D\Phi(\mathbf{x}^*)$ é uma matriz diagonal com os elementos dados por

$$\frac{\partial \mu_i}{\partial x_i} f_i + \mu_i, \quad \text{para } i = 1, 2, \dots, k.$$

Assumimos que B é uma matriz simétrica. O sistema linear associado dado pelo Teorema 2.1 é

$$Y_{t+1} = \bigoplus_{j=0}^{n-1} [I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)] L Y_t, \quad (2.31)$$

onde cada j bloco, dado por

$$[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)] L = \begin{bmatrix} \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}\right) g_1 & \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}\right) g_2 & \cdots & \cdots & \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}\right) g_k \\ \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_2}{\partial x_2}\right) p_1 & & & & \\ & \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_3}{\partial x_3}\right) p_2 & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_k}{\partial x_k}\right) p_{k-1} & \end{bmatrix},$$

é uma matriz tipo Leslie. A dependência do ponto de equilíbrio é omitida na matriz acima.

Definimos,

$$g_\ell^j = \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*)\right) g_\ell, \quad \ell = 1, 2, \dots, k, \quad (2.32)$$

e

$$\begin{cases} l_1^j = 1, & j = 1, \dots, n \\ l_\ell^j = \prod_{i=2}^{\ell} \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)\right) p_{i-1}, & \ell = 2, \dots, k, j = 1, \dots, n. \end{cases} \quad (2.33)$$

Os autovalores associados ao j -ésimo bloco do sistema (2.31) satisfazem (ver [96])

$$\sum_{i=1}^k \frac{g_i^j l_i^j}{\sigma^i} = 1.$$

Observamos que $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{0}) = \mu_i(\mathbf{0})$ e que $0 \leq \mu_i(\mathbf{0}) \leq 1$. Logo, como os autovalores de B satisfazem $0 \leq \lambda_j \leq 2$ temos que $|1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{0})| \leq 1$, para cada $i = 1, 2, \dots, k$ e $j = 0, 2, \dots, n - 1$. Assim,

$$\begin{aligned} |g_\ell^j| &= \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{0}) \right| |g_\ell| \leq g_\ell \quad \text{e,} \\ |l_k^j| &= \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_2}{\partial x_2}(\mathbf{0}) \right| \dots \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_\ell}{\partial x_\ell}(\mathbf{0}) \right| |p_1 p_2 \dots p_{\ell-1}| \leq |p_1 p_2 \dots p_{\ell-1}| = l_\ell. \end{aligned} \quad (2.34)$$

Seja e^{a+ib} com $b > 0$ um autovalor associado ao j -ésimo bloco do sistema (2.31). Então

$$\left| \sum_{\ell=1}^k g_\ell^j l_\ell^j e^{-\ell a - i \ell b} \right| = 1.$$

Portanto, de (2.34) temos que

$$1 = \left| \sum_{\ell=1}^k g_\ell^j l_\ell^j e^{-\ell a - i \ell b} \right| \leq \sum_{\ell=1}^k g_\ell^j l_\ell^j e^{-\ell a}.$$

Dividindo a expressão acima por R_0 e como $R_0 < 1$ por hipótese temos que

$$\sum_{\ell=1}^k \frac{g_\ell^j l_\ell^j}{R_0} e^{-\ell a} \geq \frac{1}{R_0} > 1.$$

Como $\sum_{\ell=1}^k m_\ell = \sum_{\ell=1}^k \frac{g_\ell^j l_\ell^j}{R_0} = 1$, é necessário que $e^{-a} > 1$ e, com isso, segue que $|e^{a+ib}| = |e^a| < 1$. Ou seja, o ponto de equilíbrio trivial do modelo metapopulacional (2.30) é assintoticamente estável.

Isso significa que, a estabilidade do ponto de equilíbrio trivial do modelo metapopulacional (2.30) depende somente da estabilidade da dinâmica local. E portanto, a migração dependente da densidade não é capaz de influenciar o modelo global.

2.3.1 Não Linear

Nesta seção consideramos para a dinâmica local do sistema (2.6) um modelo estruturado por classes etárias com recrutamento dependente da densidade, ou seja, consideramos a existência de uma classe inferior w que somente gera indivíduos. Dependendo da espécie que estamos considerando, esta classe pode ser entendida como a classe das larvas ou dos ovos. Esta separação é incorporada no modelo pois o crescimento neste período é diferente. O número de indivíduos nesta classe é dado por

$$w_t = \sum_{i=1}^k g_i x_i^t, \quad (2.35)$$

onde g_i é a taxa de fertilidade dos indivíduos na classe etária i para $i = 1, 2, \dots, k$. Supomos que há competição entre os indivíduos neste estágio, ou seja, a taxa de sobrevivência neste período é dependente da densidade e será representada por uma função q . Assim, a quantidade de indivíduos no estágio 1 no tempo t é dada por

$$x_1^{t+1} = q(w_t)w_t = q(w_t) \sum_{i=1}^k g_i x_i^t. \quad (2.36)$$

Isso significa que a competição no estágio inferior reduziu o número de indivíduos na classe 1 de w_t para $w_t q(w_t)$. Este processo é conhecido por recrutamento e é caracterizado pela função q , que satisfaz as seguintes propriedades

- (i) $q(0) = 1$;
- (ii) $\lim_{x \rightarrow \infty} q(x) = 0$;
- (iii) $q'(x) < 0, \forall x > 0$;
- (iv) $\left(\frac{-xq'(x)}{q(x)} \right)' > 0, \forall x > 0$.

Um exemplo usual na literatura é $q(x) = e^{-\lambda x}$, $\lambda > 0$ que é o conhecido recrutamento de Ricker ([66]). Competição por recursos, interações canibalísticas e predação de ovos e larvas tendem a crescer com a densidade populacional. Populações que apresentam tais mecanismos biológicos tendem a reduzir ambas reprodução e sobrevivência. Portanto, é natural assumirmos que a medida que acontecem os efeitos

dependentes da densidade (alta densidade), a função q , seja uma função decrescente com o tamanho da população. Mais precisamente, temos que as chances de sobrevivência são reduzidas no caso de densidades altas. Portanto, as hipóteses (i) e (ii) são justificadas pela interpretação biológica do sistema. A expressão $\left(\frac{-xq'(x)}{q(x)}\right)$ representa a elasticidade da probabilidade de sobrevivência do recrutamento. Ela corresponde à razão entre a variação na probabilidade de sobrevivência do recrutamento pela variação na densidade populacional.

A dinâmica local neste caso fica na forma

$$\begin{aligned}x_1^{t+1} &= w_t q(w_t) \\x_i^{t+1} &= p_{i-1} x_{i-1}^t, \quad i = 2, \dots, k,\end{aligned}\tag{2.37}$$

onde p_i , $0 \leq p_i \leq 1$, é a probabilidade de sobrevivência que por simplicidade assumimos constante. Observamos que o sistema (2.37) pode ser interpretado como uma descrição de um modelo populacional de peixes, onde se assume que os principais efeitos de dependência de densidade ocorrem durante o primeiro ano de vida, especialmente durante o estágio de ovo ou larva, e são medidos pela mortalidade ([66]). Este sistema (2.37) possui dois pontos de equilíbrio que são facilmente calculados (ver [95]). O ponto de equilíbrio trivial $\mathbf{x}^* = (0, 0, \dots, 0)^T$ e um ponto de equilíbrio não trivial dado por $\mathbf{x}^* = w^* q(w^*) (l_1, \dots, l_k)^T$, onde $w^* > 0$ é tal que $q(w^*) = \frac{1}{R_0}$. Das propriedades da função q segue que $q(x) \leq 1$, logo para que w^* exista devemos ter $\frac{1}{R_0} \leq 1$, isto é, $R_0 \geq 1$. Se $R_0 = 1$ então $q(w^*) = 1 \Rightarrow w^* = 0$. Portanto, a condição para a existência de um equilíbrio homogêneo não trivial é $R_0 > 1$.

Vamos definir $h(x) = xq(x)$, que corresponde ao número de recrutados quando a população de indivíduos no estágio larval é x . Assim,

$$\frac{h'(x)}{q(x)} = 1 - \left(\frac{-xq'(x)}{q(x)}\right),$$

e portanto $h'(x) > 0 \Leftrightarrow \left(\frac{-xq'(x)}{q(x)}\right) < 1$. Isto é, o número de recrutados aumenta se, e somente se, a elasticidade da sobrevivência do recrutamento é menor do que um.

Inicialmente verificamos a estabilidade do equilíbrio não linear desta dinâmica local. Esses resultados foram obtidos em Silva e Hallam [95] e Castro et

al. [16]. Seja $D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$ a matriz jacobiana associada a dinâmica local não linear tipo Leslie (2.37) dada por

$$D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) = \begin{bmatrix} g_1 h'(w^*) & g_2 h'(w^*) & \cdots & g_k h'(w^*) \\ p_1 & & & \\ & p_2 & & \\ & & \ddots & \\ & & & p_{k-1} & 0 \end{bmatrix}.$$

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

$$D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)\mathbf{v} = \sigma\mathbf{v}, \quad (2.38)$$

onde $\mathbf{v} = (v_1, \dots, v_2)^T$ é o autovetor associado ao autovalor σ de $D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$. De (2.38) obtemos o seguinte polinômio característico para os autovalores não nulos de $D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$,

$$h'(w^*) \sum_{i=1}^k \frac{g_i l_i}{\sigma^i} = 1. \quad (2.39)$$

Admitindo que $h'(w^*) = w^* q'(w^*) + q(w^*) \neq 0$, dividindo a equação acima por $R_0 h'(w^*)$ e do fato que $m_i = \frac{g_i l_i}{R_0}$, obtemos que

$$\sum_{i=1}^k \frac{m_i}{\sigma^i} = \frac{1}{R_0 h'(w^*)}. \quad (2.40)$$

Multiplicando esta equação por $-R_0 h'(w^*) \sigma^k$, segue que o polinômio característico associado a dinâmica local de Leslie não linear é dado por

$$P(\sigma) = \sigma^k - \sum_{i=1}^k m_i R_0 h'(w^*) \sigma^{k-i}. \quad (2.41)$$

Como $R_0 h'(w^*)$ aparece em quase todos os termos do polinômio característico vemos que as propriedades de estabilidade para o sistema (2.37) serão expressas em função de

$$R_0 h'(w^*) = R_0 (q'(w^*) w^* + q(w^*)) = R_0 q'(w^*) w^* + 1. \quad (2.42)$$

Entretanto, para uma dada função de recrutamento q , o parâmetro que define a região de estabilidade é R_0 (ver [16]). Por essa razão $R_0 h'(w^*)$ não é adequado para o nosso caso, pois $R_0 h'(w^*)$ é uma função decrescente de R_0 com imagem em $(-\infty, 1]$ enquanto que R_0 é um parâmetro entre $(0, +\infty)$.

É conveniente escrevermos as propriedades de estabilidade da dinâmica local utilizando uma função com imagem em $(0, +\infty)$ e crescente em R_0 . Segundo [16] uma escolha adequada seria $H = -R_0 q'(w^*)w^*$, pois $H > 0$ já que $q'(x) < 0$ por hipótese; H é função de R_0 , $H = H(R_0)$; da propriedade (iv) temos que $\left(\frac{-w^* q'(w^*)}{q(w^*)}\right)' > 0$, disso segue que

$$-q(w^*)[q'(w^*) + w^* q''(w^*)] + w^*[q'(w^*)]^2 > 0. \quad (2.43)$$

Mas $H'(w^*) = -R_0[q'(w^*) + w^* q''(w^*)]$. Logo, de (2.43), temos que

$$-q(w^*) \frac{-H'(w^*)}{R_0} + w^*[q'(w^*)]^2 > 0,$$

isso implica que $\frac{H'(w^*)q(w^*)}{R_0} > 0$. Logo, $H'(w^*) > 0$ e portanto H é uma função crescente de w^* , que por sua vez é uma função crescente de R_0 . É importante observar que a elasticidade no equilíbrio é dada por $H = \left(\frac{-w^* q'(w^*)}{q(w^*)}\right)$, e pode ser interpretada como uma medida da capacidade de reprodução da população. De fato, escolhendo $q(x) = e^{-\lambda x}$, $\lambda > 0$ cálculos simples mostram que $H = \ln(R_0)$.

Da equação (2.42) segue que

$$R_0 h'(w^*) = 1 - H, \quad (2.44)$$

e é possível estabelecermos condições para a estabilidade assintótica do equilíbrio $\mathbf{x}^* = w^* q(w^*) (l_1, \dots, l_k)^T$ através do parâmetro H . Castro et al. [16] estabeleceram que se o parâmetro H , satisfaz $0 < H < 2$, então o ponto de equilíbrio dado acima é assintoticamente estável. Além disso, estabeleceram que se $0 < H < 1$ e se $m_\ell \neq 0$ para duas classes etárias consecutivas a aproximação para o equilíbrio é monotônica enquanto que se $1 < H < 2$ a aproximação para o equilíbrio é oscilatória. Em [95] encontramos resultados similares.

Consideramos agora o processo migratório. Novamente, assumimos que as funções de migração de cada classe etária dependem somente da densidade da sua classe etária. Com isso obtemos o modelo metapopulacional dado por (2.6) com a dinâmica local não linear do tipo Leslie e migração dependente da densidade.

Vamos analisar a estabilidade do equilíbrio não trivial do sistema acoplado. Isso será investigado através do sistema linear, obtido no Teorema 2.1

$$Y^{t+1} = \bigoplus_{j=0}^{n-1} [I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)] D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) Y^t,$$

$Y^t = (\mathbf{y}_1^t, \mathbf{y}_2^t, \dots, \mathbf{y}_k^t) \in \mathbb{R}^{k \times n}$, $\mathbf{y}_j^t = (y_{1j}^t, y_{2j}^t, \dots, y_{kj}^t) \in \mathbb{R}^k$, associado ao sistema não linear dado por (2.4). Cada j bloco, do modelo linearizado associado ao não linear é dado por

$$[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)] D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) = \begin{bmatrix} \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*)\right) & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_2}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*)\right) & & \\ & & \ddots & \\ & & & \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_k}{\partial x_k}(\mathbf{x}^*)\right) \end{bmatrix} \times$$

$$\times \begin{bmatrix} g_1 h'(w^*) & g_2 h'(w^*) & \cdots & g_k h'(w^*) \\ p_1 & & & \\ & p_2 & & \\ & & \ddots & \\ & & & p_{k-1} & 0 \end{bmatrix},$$

onde $h'(w^*) = q(w^*) + w^* q'(w^*)$, ($h(w^*) = w^* q(w^*)$). A matriz resultante,

$$[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)] D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) =$$

$$= \begin{bmatrix} \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}\right) g_1 h'(w^*) & \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}\right) g_2 h'(w^*) & \cdots & \cdots & \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}\right) g_k h'(w^*) \\ \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_2}{\partial x_2}\right) p_1 & & & & \\ & \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_3}{\partial x_3}\right) p_2 & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_k}{\partial x_k}\right) p_{k-1} & \end{bmatrix},$$

é uma matriz tipo Leslie. Estamos omitindo a dependência do ponto de equilíbrio na matriz acima.

Os autovalores de $[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)] D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$ satisfazem

$$[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)] D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*) \mathbf{v} = \sigma \mathbf{v}, \quad (2.45)$$

onde $\mathbf{v} = (v_1, \dots, v_k)^T$ é o autovetor associado ao autovalor σ de $[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}^*)] D\mathbf{f}(\mathbf{x}^*)$.

Da equação acima segue que o polinômio característico para os autovalores não nulos associado ao j -ésimo bloco é dado por

$$h'(w^*) \sum_{i=1}^k \frac{l_i^j g_i^j}{\sigma^i} = 1, j = 1, \dots, n, \quad (2.46)$$

onde

$$g_\ell^j = \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*)\right) g_\ell, j = 1, 2, \dots, n, \ell = 1, 2, \dots, k, \quad (2.47)$$

e para cada $j = 1, 2, \dots, n$

$$\begin{cases} l_1^j = 1, \\ l_\ell^j = \prod_{i=2}^{\ell} \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)\right) p_{i-1}, \quad \ell = 2, \dots, k. \end{cases} \quad (2.48)$$

Dividindo a equação acima (2.46) por $R_0 h'(w^*)$, obtemos que

$$\frac{1}{R_0} \sum_{i=1}^k \frac{l_i^j g_i^j}{\sigma^i} = \frac{1}{R_0 h'(w^*)}, j = 1, \dots, n. \quad (2.49)$$

Definimos $m_i^j = \frac{g_i^j l_i^j}{R_0}$. Assim, segue que

$$\sum_{i=1}^k \frac{m_i^j}{\sigma^i} = \frac{1}{1 - H}, j = 1, \dots, n, \quad (2.50)$$

onde $H = -R_0 w^* q'(w^*)$.

Inicialmente consideramos a região onde a dinâmica local é estável, $0 < H < 2$ e estendemos alguns resultados de Castro et al. [16] para o caso de migração dependente da densidade de cada classe etária.

No teorema a seguir discutimos a estabilidade local do equilíbrio não trivial do sistema com uma restrição imposta sobre a taxa de variação das frações migratórias que dependem da densidade da classe etária.

Teorema 2.3. *Seja $R_0 > 1$ e $\gamma = \max_j \{\lambda_j\}$. Se $0 < H < 2$ e se $0 \leq \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq \frac{2}{\gamma}$ para todo $i = 1, 2, \dots, k$ então o equilíbrio não trivial $\mathbf{X}^* = (\mathbf{x}^*, \dots, \mathbf{x}^*)$ onde $\mathbf{x}^* = w^* q(w^*) (l_1, l_2, \dots, l_k)^T$ do modelo metapopulacional é assintoticamente estável.*

Demonstração. Desde que $0 \leq \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq \frac{2}{\gamma}$ para todo $i = 1, 2, \dots, k$ então temos que $\left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right| \leq 1$. Segue disso que

$$\begin{aligned} |m_i^j| &= \left| \frac{g_i^j l_i^j}{R_0} \right| = \frac{1}{R_0} \left| \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right) \cdots \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right) g_i p_1 \cdots p_{i-1} \right| \\ &\leq \frac{1}{R_0} g_i p_1 \cdots p_{i-1} = m_i. \end{aligned} \quad (2.51)$$

Seja e^{a+ib} um autovalor arbitrário associado ao j -ésimo bloco da matriz jacobiana. Assim, segue de (2.50) e da hipótese sobre H que

$$\left| \sum_{\ell=1}^k m_\ell^j e^{-\ell a - i \ell b} \right| = \left| \frac{1}{1-H} \right| > 1$$

Como $|m_i^j| \leq m_i$, temos que $\left| \sum_{\ell=1}^k m_\ell^j e^{-\ell a - i \ell b} \right| \leq \sum_{\ell=1}^k m_\ell e^{-\ell a}$. E conseqüentemente,

$$\left| \sum_{\ell=1}^k m_\ell e^{-\ell a} \right| > 1. \quad (2.52)$$

Como $\sum_{\ell=1}^k m_\ell = 1$, é necessário que $e^{-a} > 1$ para que a relação (2.52) se verifique. Portanto, $|e^{a+ib}| = |e^a| < 1$.

□

Observação 2.4. Quando $0 \leq \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq \frac{1}{2} < \frac{2}{\gamma}$ temos exatamente o resultado obtido em [16] (ver Teorema 5, p.197), ou seja, é possível a caracterização da estabilidade assintótica entre monotônica e oscilatória.

Observação 2.5. No caso $\frac{1}{2} < \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq \frac{2}{\gamma}$ essa caracterização da estabilidade não é possível. Por exemplo, para o caso em que $k = 2$, isto é, duas classes etárias envolvidas no sistema, a equação característica é dada por

$$\begin{aligned} \frac{m_1^j}{\sigma} + \frac{m_2^j}{\sigma^2} &= \frac{1}{1-H} = c \\ c\sigma^2 - m_1^j \sigma - m_2^j &= 0. \end{aligned}$$

Observe que se $0 < H < 1$ então $\frac{1}{1-H} = c > 1$ e σ é dado por

$$\sigma = \frac{m_1^j \pm \sqrt{(m_1^j)^2 + 4cm_2^j}}{2c}.$$

Como $-1 \leq m_k^j \leq 1$, segue que $4cm_2^j \leq (m_1^j)^2 + 4cm_2^j \leq 1 + 4cm_2^j$.

Se $m_2^j \geq 0$ então $(m_1^j)^2 + 4cm_2^j \geq 0$ e σ_1 e σ_2 são autovalores reais (já provamos que $|\sigma_1| < 1$ e $|\sigma_2| < 1$) e a estabilidade é monotônica.

Se $m_2^j < -\frac{1}{4c} < 0$ então $(m_1^j)^2 + 4cm_2^j \leq 1 + 4cm_2^j < 0$, logo os autovalores são complexos e a aproximação é oscilatória.

O resultado de [16], similar a este, foi estabelecido considerando fração migratória dependente apenas da classe etária e limitada por $0 \leq \mu_k \leq \frac{1}{2}$. Com esta limitação da função migratória foi estabelecido que a aproximação é monotônica para o equilíbrio não trivial quando $0 < H < 1$ e oscilatória para $1 < H < 2$. A caracterização da aproximação entre monotônica e oscilatória não foi possível para o nosso caso, migração dependente da densidade da classe etária como pode ser visto na Observação 2.5. Isso evidencia a influência da migração dependente da densidade da classe etária na dinâmica global da população quando comparada a migração sem essa dependência.

Os autovalores do sistema não linear desacoplado (2.37) no ponto de equilíbrio não trivial são também autovalores do sistema acoplado não linear (2.30). De fato, podemos facilmente observar isto tomando $j = 1$ em (2.50). Assim, $g_k^1 = g_k$ e $l_k^1 = l_k$, e portanto, $m_k^1 = m_k$. Com isso, obtemos a mesma equação característica do sistema local no ponto de equilíbrio não trivial \mathbf{x}^* . Esse mesmo resultado ocorre quando consideramos migração independente da densidade da classe etária (ver primeira parte do Teorema 6 de [16] p. 197). No caso de migração independente da densidade da classe etária temos que se $0 < H < 1$ então o autovalor dominante do modelo local e do sistema acoplado coincidem. No entanto, quando consideramos o processo migratório com dependência da densidade da estrutura etária isso não se verifica. Consideramos, por exemplo, um sistema metapopulacional com 3 sítios e 2

classes etárias. Os autovalores da matriz $B = I_n - C$ são respectivamente, $\lambda_0 = 0$ e $\lambda_1 = \lambda_2 = \frac{3}{2}$.

Facilmente obtemos que os autovalores do sistema não linear desacoplado são dados por

$$\varrho_+ = \frac{1}{2} \left[g_1 h'(w^*) + \sqrt{(g_1 h'(w^*))^2 + 4p_1 g_2 h'(w^*)} \right]$$

e

$$\varrho_- = \frac{1}{2} \left[g_1 h'(w^*) - \sqrt{(g_1 h'(w^*))^2 + 4p_1 g_2 h'(w^*)} \right],$$

e os autovalores do j -ésimo bloco do sistema acoplado são da forma

$$\varsigma_+ = \frac{1}{2} \left[\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right) g_1 h'(w^*) + \sqrt{A} \right]$$

e

$$\varsigma_- = \frac{1}{2} \left[\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right) g_1 h'(w^*) - \sqrt{A} \right],$$

onde $A = \left[\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right) g_1 h'(w^*) \right]^2 + 4 \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right) \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_2}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*) \right) p_1 g_2 h'(w^*)$.

Inicialmente observamos que quando $\lambda_j = 0$ temos que $\varsigma_+ = \varrho_+$ e $\varsigma_- = \varrho_-$, isto é, os autovalores do sistema desacoplado são também autovalores do sistema acoplado. Além disso, quando $\lambda_j = \frac{3}{2}$ e $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) > \frac{2}{\gamma}$ então

$$1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) = 1 - \frac{3}{2} \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) < 1 - \frac{3}{\gamma}.$$

Como, neste caso, $\gamma = \max_j \{\lambda_j\} = \frac{3}{2}$ temos que $1 - \frac{3}{\gamma} = -1$, e portanto

$$1 - \frac{3}{2} \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) < -1. \quad (2.53)$$

Consideramos, sem perda de generalidade, que $h'(w^*) > 0$. Assim, os autovalores da dinâmica local são reais e os autovalores do modelo metapopulacional são reais desde que (2.53) se verifique. Observamos que

$$4\varsigma_+^2 = \left[\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right) g_1 h'(w^*) \right]^2 + 2 \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right) g_1 h'(w^*) \sqrt{A} + A$$

$$4\varsigma_-^2 = \left[\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right) g_1 h'(w^*) \right]^2 - 2 \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right) g_1 h'(w^*) \sqrt{A} + A.$$

Como $(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*)) < 0$, segue por comparação direta que $\varsigma_-^2 > \varsigma_+^2$, logo $\sqrt{\varsigma_-^2} > \sqrt{\varsigma_+^2}$, e conseqüentemente $|\varsigma_-| > |\varsigma_+|$. Ou seja, ς_- é autovalor maior que ς_+ .

Por outro lado, é fácil ver que $\varrho_+ > \varrho_-$, desde que $h'(w^*) > 0$. Verificamos agora a relação de ordem entre ϱ_+ e ς_- . Notamos que

$$4\varrho_+^2 = [g_1 h'(w^*)]^2 + 2g_1 h'(w^*) \sqrt{(g_1 h'(w^*))^2 + 4p_1 g_2 h'(w^*)} + [g_1 h'(w^*)]^2 + 4p_1 g_2 h'(w^*)$$

e

$$4\varsigma_+^2 = \left[\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right) g_1 h'(w^*) \right]^2 + 2 \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right) g_1 h'(w^*) \sqrt{A} + A.$$

Como $\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \right) < -1$, segue que

$$(i) \left[\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right) g_1 h'(w^*) \right]^2 > [g_1 h'(w^*)]^2;$$

$$(ii) A > [g_1 h'(w^*)]^2 + 4p_1 g_2 h'(w^*);$$

(iii)

$$\begin{aligned} -2 \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \right) g_1 h'(w^*) \sqrt{A} &> 2g_1 h'(w^*) \sqrt{A} \\ &> 2g_1 h'(w^*) \sqrt{[g_1 h'(w^*)]^2 + 4p_1 g_2 h'(w^*)}. \end{aligned}$$

Logo, $\varsigma_- > \varrho_+$ e portanto, ς_- é o autovalor dominante. O autovalor dominante, ς_- , está associado ao sistema acoplado, isto é, incluindo o processo migratório. Isso sugere que, mesmo com a dinâmica local estável, há a possibilidade da migração dependente da densidade da classe etária gerar instabilidade no modelo global.

Observação 2.6. O resultado do Teorema 7 do artigo [16] p. 198 segue imediatamente se considerarmos $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) = \mu_i(\mathbf{x}^*) = \mu, \forall i = 1, \dots, k$.

Observação 2.7. Notamos que o fato das derivadas $0 < \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) = \frac{\partial \phi_i}{\partial x_j}(\mathbf{x}^*) < \frac{2}{\gamma}$, $i \neq j$, implica no resultado do Teorema 7 da referência [16] p. 198. Agora se, $\frac{\partial \phi_j}{\partial x_j}(\mathbf{x}^*) > \frac{2}{\gamma}, \forall j = 1, 2, \dots, k$ temos o contra-exemplo anterior.

O teorema a seguir evidencia claramente a instabilidade gerada pelo processo migratório com dependência da densidade no modelo metapopulacional.

Teorema 2.4. *Seja $0 < H < 1$ e $\gamma = \max_j \{\lambda_j\}$. Se $\frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \geq \frac{1}{\gamma} \left(1 + \frac{1}{1-H}\right)$ e $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) > \frac{2}{\gamma}$, $\forall i = 2, \dots, k$, então o equilíbrio não trivial $\mathbf{X}^* = (\mathbf{x}^*, \dots, \mathbf{x}^*)$ onde $\mathbf{x}^* = w^* g(w^*)(l_1, l_2, \dots, l_k)^T$ pode ser instável. Além disso, o mesmo resultado é válido se $1 < H < 2$, $\frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \geq \frac{1}{\gamma} \left(1 - \frac{1}{1-H}\right)$ e $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq 0$, $\forall i = 2, \dots, k$.*

Demonstração. Pelo teste de Jury, uma condição necessária para as raízes do polinômio característico do j -ésimo bloco associado ao sistema dado por,

$$p^j(\sigma) = \sigma^k - (1-H)[m_1^j \sigma^{k-1} + m_2^j \sigma^{k-2} + \dots + m_{k-1}^j \sigma + m_k^j], \quad (2.54)$$

onde $m_i^j = \frac{g_i^j l_i^j}{R_0}$ para $i = 1, \dots, k$ e $j = 0, \dots, n-1$, pertencerem ao interior do círculo unitário é que $(-1)^k p^j(-1) > 0$.

Assim, se $(-1)^k p^j(-1) \leq 0$, para algum $j \neq 0$, o ponto de equilíbrio não trivial \mathbf{X}^* pode ser instável.

Seja $\lambda_m = \max_{j=0,1,\dots,n-1} \{\lambda_j\} = \gamma$. Demonstraremos que,

$$(-1)^k p^m(-1) = (-1)^k \left[(-1)^k - (1-H) \sum_{i=1}^k \frac{l_i^m g_i^m}{R_0} (-1)^{k-i} \right] \leq 0.$$

Para isto, basta demonstrar que

$$\left[(-1)^{2k} - \frac{(1-H)}{R_0} \sum_{i=1}^k l_i^m g_i^m (-1)^{2k-i} \right] \leq 0, \text{ ou seja, } \frac{(1-H)}{R_0} \sum_{i=1}^k l_i^m g_i^m (-1)^{2k-i} \geq 1.$$

Se i par então $(-1)^{2k-i} = 1$ e $l_i^m g_i^m$ é dado por

$$l_i^m g_i^m = \underbrace{\left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_2}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*)\right) \cdots \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)\right)}_{i-1 \text{ vezes}} p_1 \cdots p_{i-1} \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*)\right) g_i.$$

Reescrevendo esta expressão, segue-se que

$$l_i^m g_i^m = -g_i \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*)\right) (-1)^{i-1} \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_2}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*)\right) \cdots \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)\right) p_1 \cdots p_{i-1}.$$

Mas

$$(-1)^{i-1} \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_2}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*)\right) \cdots \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)\right) \geq 1$$

pois $\left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_\ell}{\partial x_\ell}(\mathbf{x}^*)\right) \leq -1$ para $\ell = 2, \dots, k$, e $i - 1$ é ímpar.

Por hipótese, $-\left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*)\right) \geq \frac{1}{1-H}$, assim $l_i^m g_i^m \geq \frac{1}{(1-H)} g_i p_1 \cdots p_{i-1}$.

Se i é ímpar, $(-1)^{2k-i} = -1$, e

$$\begin{aligned} (-1)^{2k-i} l_i^m g_i^m &= -l_i^m g_i^m \\ &= -\left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_2}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*)\right) \cdots \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)\right) p_1 \cdots p_{i-1} \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*)\right) g_i \\ &= g_i p_1 \cdots p_{i-1} \left[-\left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*)\right)\right] (-1)^{i-1} \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_2}{\partial x_2}(\mathbf{x}^*)\right) \cdots \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*)\right) \\ &\geq \frac{1}{(1-H)} g_i p_1 \cdots p_{i-1} \end{aligned}$$

pela mesma argumentação do caso par.

Portanto,

$$\begin{aligned} \frac{(1-H)}{R_0} \sum_{i=1}^k (-1)^{2k-i} l_i^m g_i^m &\geq \frac{(1-H)}{R_0} \sum_{i=1}^k \frac{1}{(1-H)} p_1 \cdots p_{i-1} g_i \\ &\geq \frac{1}{R_0} (g_1 + g_2 p_1 + \cdots + g_k p_1 \cdots p_{k-1}) = 1. \end{aligned} \quad (2.55)$$

Assim fica estabelecida a primeira parte do teorema.

Vamos assumir agora que $1 < H < 2$, $\frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) \geq \frac{1}{\gamma} \left(1 - \frac{1}{1-H}\right)$ e $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \leq 0$, $\forall i = 2, \dots, k$. Então, podemos afirmar que $1 - \gamma \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}^*) \geq 1$, para cada $i = 2, \dots, k$, e que $(1-H) \left(1 - \gamma \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*)\right) \geq 1$. Logo, a primeira condição do teste de Jury não se verifica, ou seja,

$$\frac{(1-H)}{R_0} \sum_{i=1}^k l_i^m g_i^m \geq 1,$$

o que demonstra a segunda parte do Teorema.

□

Obtemos através do Teorema acima que a migração dependente da idade e da densidade da classe etária pode instabilizar o sistema. É razoável impormos uma condição mais forte sobre a taxa de variação dos indivíduos migrantes

da classe etária 1 (observe as hipóteses do teorema), pois a influência desta taxa de variação, $\frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}$, é maior sobre o sistema. Basta observarmos o polinômio característico associado, onde esta taxa de variação está presente em quase todos os termos. Além disso, temos que todo indivíduo nascido atinge a classe etária 1 ($l_1 = 1$) reforçando o fato desta classe etária ter mais influência na dinâmica global do modelo metapopulacional.

Algumas simulações numéricas realizadas confirmam que, de fato, a migração dependente da densidade pode induzir instabilidade no sistema metapopulacional. Consideramos duas classes etárias e função de competição $q(\cdot)$ dada por $q(x) = e^{-\lambda x}$, com isso a dinâmica local dada por (2.37) fica na forma

$$\begin{aligned} x_{1j}^{t+1} &= w_t e^{-\lambda w_t} \\ x_{2j}^{t+1} &= p_1 x_{1j}^t, \quad j = 1, \dots, n, \end{aligned}$$

onde $w_t = \sum_{i=1}^2 g_i x_i^t$, g_i e p_i são os descritos no início desta seção. Facilmente encontramos que o ponto de equilíbrio associado a esta dinâmica local é dado por $\mathbf{x}^* = (\frac{\ln R_0}{\lambda R_0}, \frac{p_1 \ln R_0}{\lambda R_0})$. Consideramos os parâmetros na região onde a dinâmica local é estável, e fração de migração dada por (2.24). Escolhemos $\lambda = \ln(R_0)/R_0$, com isso $\frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) > \frac{2}{\gamma}(1 + \frac{1}{1-H})$, para valores grandes de β , como é fácil verificar. Na Figura 2.9(a) apresentamos o diagrama de bifurcação da população total versus o parâmetro β para um modelo com 4 sítios envolvidos com a matriz de configuração dada pelos dois vizinhos mais próximos. Inicialmente observamos no diagrama que o ponto de equilíbrio é estável para valores de β compreendidos entre 0 e β^* , onde $\beta^* \approx 23$. No intervalo de (β^*, β^{**}) , onde $\beta^{**} \approx 27,5$ observamos numericamente a ocorrência de bifurcação de Hopf a qual é caracterizada pela existência de um atrator quase periódico, com centro no ponto de equilíbrio. Tal atrator corresponde a curva fechada invariante ilustrada na Figura (2.9(b)) para diferentes valores de β . Para valores de β maiores que β^{**} observamos bifurcação de período dois.

É importante salientar que o Teorema 2.4 não contempla todos os possíveis valores dos parâmetros que levam à instabilidade causada pelo processo migratório dependente da densidade. Por exemplo, vamos considerar o caso de

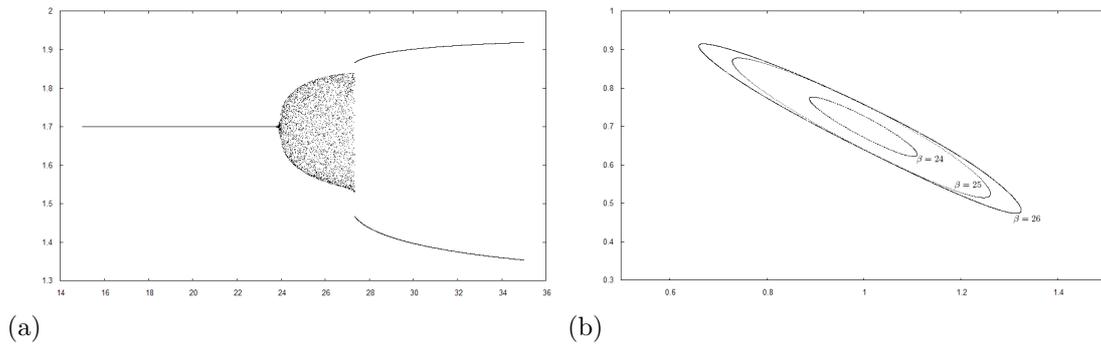


Figura 2.9: (a) Diagrama de bifurcação população total versus parâmetro β . (b) Atratores para diferentes valores de β .

duas classes etárias com taxa de fertilidade $g_1 = 3$ e $g_2 = 1$, probabilidade de sobrevivência $p_1 = 0,9$, função $q(\cdot)$ dada como acima, e funções de migrações dadas por (2.24) com frações migratórias máximas $\bar{\mu}_1 = 0,8$ e $\bar{\mu}_2 = 0,3$. Se escolhermos $\lambda = \frac{\ln(R_0)}{R_0}$ então teremos $H = \ln(R_0) \approx 1,3609$ e, se $\beta = -22,05$, podemos verificar que $1 - \frac{1-H}{R_0} \left(1 - \gamma \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}\right) \left[-g_1 + \left(1 - \gamma \frac{\partial \phi_2}{\partial x_2}\right) g_2 p_1\right] < 0$; entretanto, os parâmetros envolvidos não correspondem aos critérios estabelecidos no Teorema 2.4 no caso em que $1 < H < 2$. O mesmo ocorre se escolhermos $\beta = -23$. Isso significa que, para esses parâmetros, o segundo critério do teste de Jury não é satisfeito, ou seja, os autovalores do sistema acoplado não se encontram no interior do círculo unitário centrado na origem. Isso é um indício de que o processo migratório pode estar causando instabilidades. De fato, isso foi constatado em nossas simulações para o caso de três sítios. Nas Figuras 2.10(a) e 2.10(b) o diagrama de fase da classe etária um versus classe etária dois é graficado. Em 2.10(a) observamos a presença de um atrator de período dois. O ponto de transição entre o ponto de equilíbrio estável e o ciclo periódico ocorre para algum valor $\beta^* \in (-20, -19,9)$. Já em 2.10(b) o atrator corresponde a duas curvas fechadas invariantes.

Para alguns valores de β positivos observamos a presença de caoticidade. Isso está representado nas Figuras 2.11(a) e 2.11(b) onde apresentamos atratores caóticos causados pela migração dependente da densidade. Em outras simulações evidenciamos também a presença de múltiplos atratores. Isso significa que

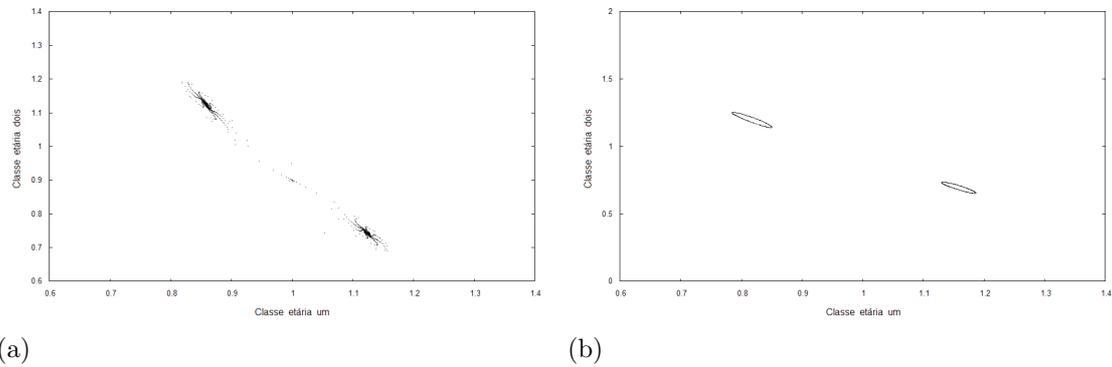


Figura 2.10: Diagrama de fase da classe etária 1 versus classe etária 2 no sítio um. (a) $\beta = -22,05$, (b) $\beta = -23$.

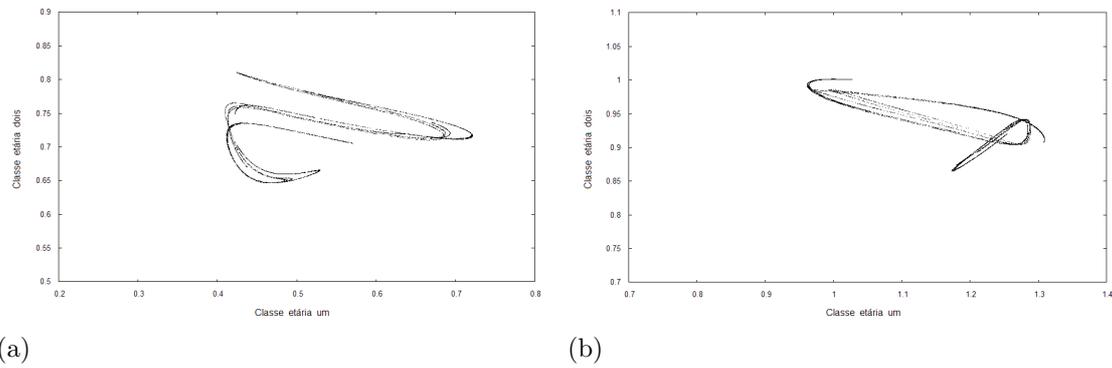


Figura 2.11: Diagrama de fase da classe etária 1 versus classe etária 2 no sítio um. (a) $\beta = 43$, (b) $\beta = 47$.

para um mesmo valor de β , diferentes condições iniciais (perturbações em torno do ponto de equilíbrio) levam a diferentes soluções, às quais podem convergir a um atrator periódico, quasi-periódico ou mesmo caótico. Por exemplo, para os parâmetros considerados na Figura 2.11(a), observamos a presença do atrator caótico mostrado nessa figura, bem como a existência de outros atratores homogêneos. Comportamentos mais complexos foram observados em [103], entretanto, considerando apenas um modelo local (sem acoplamento) semelhante ao tratado nesta seção. A dinâmica local, para os parâmetros utilizados em nossas simulações, não é capaz de gerar isoladamente estes padrões complexos, como observado em [103]. De fato, eles são causados pela perda da estabilidade local devido a migração dependente da densidade.

Os padrões espaciais apresentados a seguir são organizados da mesma forma que os padrões espaciais mostrados na seção anterior (veja Figuras 2.7(a) e (b)) considerando as classes etárias ao invés de espécies. Para $\beta = -23$ temos o padrão quasi-periódico ilustrado na Figura 2.12(a) que está em correspondência com os resultados mostrados na Figura 2.10(a). No caso da Figura 2.12(b) observamos um comportamento espacial mais complexo, evidenciando a presença do atrator caótico apresentado na Figura 2.11(b).

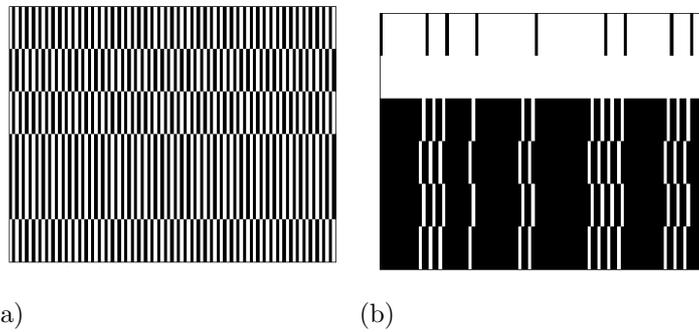


Figura 2.12: Padrões espaciais (a) $\beta = -23$, (b) $\beta = 47$.

Consideramos agora somente duas classes etárias envolvidas no sistema. Além disso, consideramos que somente a classe etária um migra, ou seja, $\mu_1 \neq 0$ e $\mu_2 = 0$. Segue que o polinômio característico associado a este caso para o j -ésimo bloco é dado por

$$p^j(\sigma) = \sigma^2 - \frac{(1-H)}{R_0} \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}\right) (g_1 \sigma + g_2 p_1). \quad (2.56)$$

O teste de Jury estabelece que ocorre estabilidade se as condições abaixo são satisfeitas

- (i) $1 - (1-H) \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}\right) > 0$;
- (ii) $1 - \frac{(1-H)}{R_0} \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}\right) (-g_1 + g_2 p_1) > 0$;
- (iii) $-\frac{(1-H)}{R_0} \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}\right) g_2 p_1 < 1$.

Assim, determinamos a região de estabilidade do modelo para três casos distintos. Em todos os casos considerados a seguir ocorre reprodução na classe etária um, ou seja, $m_1 > 0$.

Caso 1: $m_2 \geq m_1/2$. A região de estabilidade, neste caso, é delimitada pelas curvas $\frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) = \frac{1}{\gamma} \left(1 - \frac{1}{1-H}\right)$, $\frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) = \frac{1}{\gamma} \left(1 + \frac{1}{(1-m_1)(1-H)}\right)$, $H = 1 + \frac{1}{(1-m_1)}$ e $H = 0$, e está ilustrada em branco na Figura 2.13(a).

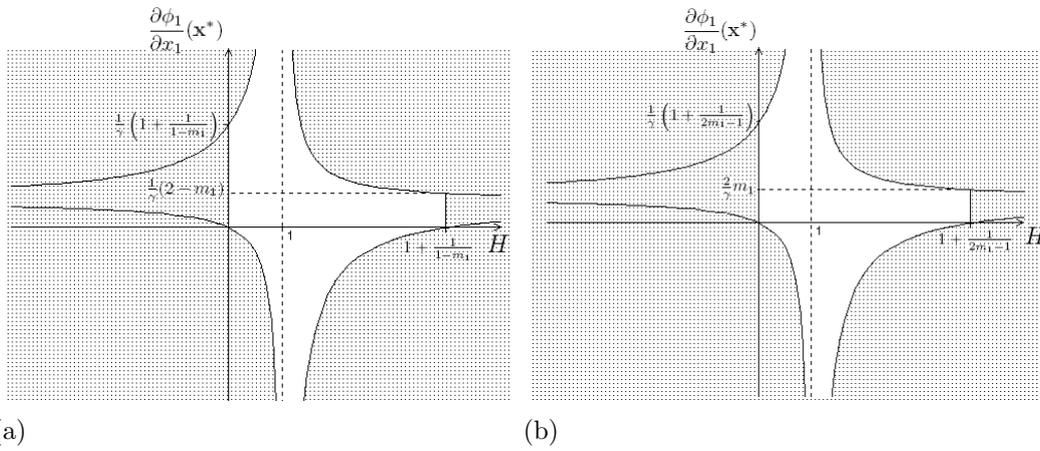


Figura 2.13: Região de estabilidade para 2 classes etárias. (a) caso 1; (b) caso 2.

Caso 2: $0 < m_2 < m_1/2$. A região de estabilidade representada pela parte branca da Figura 2.13(b) é delimitada pelas curvas $\frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) = \frac{1}{\gamma} \left(1 - \frac{1}{(1-2m_1)(1-H)}\right)$, $\frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) = \frac{1}{\gamma} \left(1 - \frac{1}{1-H}\right)$, $H = 1 - \frac{1}{(1-2m_1)}$ e $H = 0$.

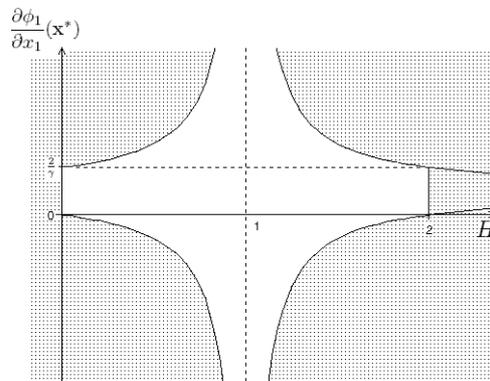


Figura 2.14: Região de estabilidade para duas espécies para o caso 3.

Caso 3: Para a classe etária dois não ocorre reprodução, ou seja, $m_2 = 0$. A região de estabilidade representada pela cor branca na Figura 2.14 é delimitada pelas curvas $\frac{\partial\phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) = \frac{1}{\gamma} \left(1 - \frac{1}{1-H}\right)$ e $\frac{\partial\phi_1}{\partial x_1}(\mathbf{x}^*) = \frac{1}{\gamma} \left(1 + \frac{1}{1-H}\right)$.

Observamos que em todos os casos quando a taxa de variação dos migrantes da classe etária um é suficientemente grande ($\frac{\partial\phi_1}{\partial x_1} \gg 1$) a região de estabilidade vai se aproximando da reta $H = 1$, que é o caso em que \mathbf{X}^* é assintoticamente estável (ver condições acima do teste de Jury). Quando a classe etária dois não está se reproduzindo (ver caso 3) observamos que a região de estabilidade é simétrica, enquanto que nos outros casos tal simetria não acontece, conforme pode ser visto nas figuras 2.13(a), 2.13(b) e 2.14.

2.4 Conclusão

Neste capítulo, mostramos tanto analiticamente como numericamente que a migração dependente da densidade pode induzir instabilidades em um sistema metapopulacional de múltiplas espécies, cuja dinâmica local é previamente estável. Os resultados apresentados fortalecem a importância de estudos envolvendo migração dependente da densidade, pois apesar das várias evidências naturais da influência desse mecanismo (ver [71], [107]), vários trabalhos da literatura não levam em consideração essa dependência ([84], [85]). O tratamento analítico de sistemas metapopulacionais com acoplamento não linear (dependente da densidade) pode ser muito complexo, tornando limitada a possibilidade de obtenção de resultados. Nesse sentido, a decomposição do sistema, obtida em (2.8), permite o estudo das instabilidades induzidas por este acoplamento. É importante fazer uma distinção entre a instabilidade induzida pela migração não dependente da densidade em sistemas metapopulacionais de múltiplas espécies ([86], [50]) e as heterogeneidades causadas por um processo de dependência da densidade. No primeiro caso, as não linearidades do modelo local são distribuídas sobre todas as espécies produzindo uma dinâmica estável, mas há efeitos não lineares localizados não aparentes quando a dispersão

não é considerada. Quando ocorre uma distribuição desigual de dispersão entre as espécies essas não linearidades não aparentes podem levar o sistema a instabilidades ([102], [75]). No segundo caso, o mecanismo é mais simples, não é necessário mais do que uma espécie em cada sítio ([93], [38], [39]). A perda da estabilidade do sistema, que localmente é estável, acontece devido ao excessivo número de migrantes quando a densidade populacional local está próxima do equilíbrio.

Nesse sentido, dois casos de sistemas locais de múltiplas espécies foram considerados: uma comunidade organizada de forma hierárquica ([9]), e um modelo populacional com estrutura etária com k classes etárias e recrutamento não linear (proposto em [95], [96]). No caso do modelo com hierarquia, consideramos duas situações: na primeira delas a função de migração de cada espécie i depende somente da espécie i em questão (auto dispersão); na segunda consideramos o processo de migração de forma hierárquica, permitindo a existência de dispersão cruzada. Em ambas as situações, o desacoplamento (2.8) permitiu estabelecer um mesmo critério para a estabilidade assintótica do equilíbrio homogêneo, bem como, ficou evidenciada a possibilidade de formação de padrões espaciais. Foi mostrado que tais padrões são induzidos pela migração dependente da densidade e que a dispersão cruzada (hierárquica) não influencia no processo de perda de estabilidade do estado homogêneo; o que não acontece se a hierarquia no processo migratório não está presente, pois os efeitos de dispersão cruzada são importantes na formação de padrões (para detalhes ver [54]). Considerando uma única espécie e migração positiva dependente da densidade, obtemos os resultados de [93], como um caso particular.

No caso da estrutura etária consideramos o processo migratório sem cruzamento. Com essa hipótese as matrizes $k \times k$ que aparecem na decomposição (2.8) são matrizes do tipo Leslie, as quais tem uma teoria espectral bem desenvolvida ([36], [95] e [96]). Os resultados obtidos estendem os estudos de [16], onde a migração não dependente da densidade foi abordada. Para o caso específico em que a uma das classes etárias não é permitido migrar, estabelecemos a região (em função de certos parâmetros dependendo do processo migratório e da dinâmica local)

onde o estado homogêneo é estável, bem como onde ocorrem instabilidades causadas pelo efeito da migração. No caso geral em que as duas classes etárias podem migrar, constatamos numericamente a presença de bifurcação de Hopf (com relação ao parâmetro β que regula o processo migratório). Além disso, observamos a presença de múltiplos atratores, ou seja, padrões caóticos e outros estados homogêneos aparecem simultaneamente e dependem da condição inicial escolhida.

3 SINCRONIZAÇÃO EM SISTEMAS CAÓTICOS - *UMA ESPÉCIE*

O fenômeno de sincronização em sistemas caóticos acoplados tem recebido significativa importância no contexto de biologia, física, química, teoria de comunicações, transmissão de sinais, entre outros (ver [27], [28], [81]). Em particular, em biologia, este fenômeno tornou-se relevante em redes de populações acopladas via migração, uma vez que se a rede de populações oscila de forma não sincronizada a população local pode ser recolonizada pelos indivíduos migrantes das populações vizinhas (“rescue effect”), favorecendo assim a persistência e conservação da espécie ([2], [53], [40]). O uso de caminhos que facilitam a dispersão dos indivíduos (corredores de migração) pode prevenir a extinção através de resgates [40], mas pode ser não vantajoso pois pode promover epidemias ou invasão de espécies não desejadas [97]. A construção de corredores aumenta o grau de acoplamento entre os sítios favorecendo a possibilidade de sincronização, o que pode tornar a metapopulação vulnerável à estocasticidade demográfica e efeitos Allee ([30], [19]). Por outro lado, evidências numéricas mostram que existe relação entre o grau de sincronização das oscilações e a probabilidade de extinção da metapopulação ([2], [30], [44]). Os resultados obtidos em [98], [92], [47] e [21] reforçam a existência de relações entre os movimentos migratórios e a possibilidade de órbitas caóticas oscilarem de forma sincronizada. Resultados analíticos sobre a estabilidade de atratores sincronizados em redes de populações acopladas via migração independente da densidade podem ser vistos em [30]. Mais precisamente, nesse trabalho foi obtido um critério de estabilidade transversal que depende dos parâmetros que determinam a dinâmica local e também da matriz de conectividade da rede.

Neste capítulo analisamos o problema de sincronização em redes de populações acopladas de uma única espécie via migração dependente da densidade. Como já discutido na introdução do presente trabalho, a hipótese de dispersão independente da densidade simplifica o tratamento analítico e numérico dos modelos,

mas claramente entra em conflito com fortes evidências da migração dependente da densidade na natureza, como pode ser visto em [25] e [71]. Nesse sentido, o processo de migração dependente da densidade considerado inicialmente é simples, baseado no fato que os indivíduos não deixam o sítio local a não ser que a população local ultrapasse um valor crítico pré-estabelecido. Funções de migração mais gerais também são consideradas. Comparamos o caso migração dependente da densidade e migração independente da densidade e obtivemos um critério para a estabilidade transversal de atratores sincronizados que generaliza os resultados em [30]. O caso de múltiplas espécies será assunto do próximo capítulo.

3.1 Modelo Matemático

O modelo metapopulacional considerado é o descrito no capítulo anterior. Entretanto, consideramos que em cada sítio reside uma única espécie.

Denotamos por x_i^t a população no sítio i no tempo t . Na ausência de migração entre os sítios assumimos que a dinâmica de cada sítio $i = 1, 2, \dots, n$ ou dinâmica local é descrita por

$$x_i^{t+1} = f(x_i^t), \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (3.1)$$

onde $f : [0, +\infty) \rightarrow [0, +\infty)$ é uma função limitada de classe $C^{1+\varsigma}$, onde $0 < \varsigma < 1$.

Assim como o modelo descrito no Capítulo 2 deste trabalho, supomos que em cada passo de tempo (cada geração), os indivíduos passam por dois processos distintos. O primeiro processo, chamado de dinâmica local consiste na reprodução e sobrevivência da espécie, é descrito por (3.1) e depende só da escolha da função f que atualiza a densidade populacional da espécie em cada sítio antes de ocorrer a migração.

O segundo processo é o de migração (movimento dos indivíduos entre os sítios). Seja $\mu(x_j^t)$ a fração da densidade populacional do sítio j que deixa o sítio no tempo t . A fração de migração μ é definida em $[0, +\infty)$, depende apenas da

densidade local x , é de classe $C^{1+\varsigma}$ (ou $C^{1+\varsigma}$ por partes) e satisfaz $0 \leq \mu(x) \leq 1$ para todo $x \geq 0$. Exemplos para a fração migratória podem ser encontrados em [93] e [107].

A densidade populacional que permanece no sítio i no final do tempo t é dada por $\mu(f(x_i^t))f(x_i^t)$. Destes indivíduos uma fração c_{ji} chegará no sítio i e estabelecer-se-á para a próxima etapa. Esta fração de indivíduos c_{ji} é determinada (escolhida) a posteriori de acordo com a topologia da rede considerada. As demais hipóteses sobre a matriz de conectividade C são as assumidas no Capítulo 2. Dessa forma, a equação que descreve a dinâmica da metapopulação, para cada $j = 1, 2, \dots, n$, é dada por

$$x_j^{t+1} = [1 - \mu(f(x_j^t))]f(x_j^t) + \sum_{i=1}^n c_{ji}\mu(f(x_i^t))f(x_i^t), \quad \forall t = 0, 1, 2, \dots \quad (3.2)$$

Definindo

$$\varphi(x) = x\mu(x), \quad (3.3)$$

o sistema (3.2) pode ser reescrito na forma

$$x_j^{t+1} = f(x_j^t) - \varphi(f(x_j^t)) + \sum_{i=1}^n c_{ji}\varphi(f(x_i^t)), \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (3.4)$$

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

Uma órbita referente ao sistema (3.4) está em *estado sincronizado* se a densidade de todos os sítios é a mesma em cada passo de tempo t . Isso significa que, para cada $j = 1, 2, \dots, n$ tem-se $x_j^t = x^t$ para todo $t = 0, 1, 2, \dots$ (uma definição mais geral será dada no Capítulo 4). Uma condição suficiente para a existência de soluções sincronizadas é de que $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$ para todo $j = 1, 2, \dots, n$. Assumimos esta condição em todo o decorrer do capítulo. Além disso, a dinâmica de cada sítio no estado sincronizado satisfaz $x^{t+1} = f(x^t)$, que é a dinâmica do sítio isolado dada pela equação (3.1). Em termos matemáticos, a sincronização significa que a dinâmica do sistema descrita pela equação (3.4) é restrita a uma variedade invariante a qual, nesse caso, é precisamente a diagonal do espaço de fase. Na próxima seção vamos investigar a estabilidade assintótica local de um atrator contido nessa variedade, isto

é, determinar condições para as quais as órbitas que iniciam próximo a este estado sejam atraídas para ele.

3.2 Estabilidade

O comportamento de órbitas que iniciam próximas a atratores pertencentes à diagonal do espaço de fase pode ser analisado através da linearização do sistema (3.4). Para isso algumas hipóteses adicionais sobre f e φ devem ser impostas.

Seja (\mathbb{R}^+, ρ) um espaço de medida tal que ρ é uma medida de probabilidade (ou seja, $\int_{\mathbb{R}^+} d\rho = 1$), invariante¹ com relação à f e ergódica². A existência de tais medidas é bastante comum; na verdade, conforme observado na referência [33], elas existem em grande quantidade; por exemplo, se um conjunto compacto K é invariante com relação a f (isto é, $f(K) = K$), há pelo menos uma medida ρ que é invariante com relação a f . Além disso, essa medida pode ser escolhida de forma a ser ergódica, de probabilidade e com suporte contido em K . Do ponto de vista operacional, ρ pode ser calculada através de “*time-average*” de medidas de Dirac, isto é, para quase todo ponto inicial x_0 (com relação à medida ρ),

$$\rho = \lim_{k \rightarrow +\infty} \frac{1}{k} \sum_{j=0}^{k-1} \delta_{x_j}, \quad (3.5)$$

onde $x_j = f^j(x_0)$. Esse fato é uma consequência imediata do Teorema Ergódico de Birkhoff [82]. Isso significa que, dado um conjunto ρ -mensurável \mathcal{O} ,

$$\rho(\mathcal{O}) = \lim_{k \rightarrow +\infty} \frac{1}{k} \sum_{j=0}^{k-1} \delta_{x_j}(\mathcal{O}) = \lim_{k \rightarrow +\infty} \frac{1}{k} \int_{\xi \in \mathcal{O}} \sum_{j=0}^{k-1} d\delta_{x_j}(\xi),$$

que pode ser expresso como

$$\rho(\mathcal{O}) = \lim_{k \rightarrow +\infty} \frac{\#\{(x_0, x_1, \dots, x_{k-1}) \in \mathcal{O}\}}{k}. \quad (3.6)$$

¹Para qualquer conjunto mensurável \mathcal{O} , $\rho(\mathcal{O}) = \rho(f^{-1}(\mathcal{O}))$.

²Se \mathcal{O} é um conjunto mensurável e invariante para f , então $\rho(\mathcal{O}) = 0$ ou $\rho(\mathcal{O}) = 1$.

Se a igualdade (3.5) for válida para todo x_0 pertencente a um conjunto de medida de Lebesgue positiva, ρ é dita ser uma *medida natural* (medida física ou medida SRB).

Abaixo, veremos que, mediante hipóteses adequadas de integrabilidade de f e φ (com relação à medida ρ) é possível obtermos uma condição suficiente de estabilidade transversal assintótica para atratores contidos na diagonal do espaço de fase.

Vamos supor que f possui um atrator Ω e uma medida natural ρ associada com suporte sobre Ω . Uma consequência desse fato é que, para quase todo x_0 (com relação à medida de Lebesgue) pertencente à base de atração de Ω , a igualdade (3.5) se verifica (ver discussão em [7] ou em [77]). No contexto desse trabalho, essas hipóteses sobre a função f não são restritivas: conforme observado em [100], há um grande número de funções satisfazendo-as, inclusive funções de importância central em dinâmica populacional (por exemplo, para um grande número de parâmetros das famílias de funções de Ricker e Hassell). Se denotarmos o sistema (3.4) na forma sucinta (2.7), é fácil verificar que $\Omega_n = \{(x, x, \dots, x); x \in \Omega\}$ é um atrator sincronizado para $\mathbf{F}|_S$, onde S denota a diagonal do espaço de fase.

Vamos admitir que φ é de classe $C^{1+\varsigma}$ numa vizinhança de Ω . Consideramos o sistema (3.4) e escolhemos $x_s^0 \in \Omega$. Assim, denotando $x_s^t = f^t(x_s^0)$, a órbita $(x_s^t, x_s^t, \dots, x_s^t)^T$ pertence a S , ou seja, é uma órbita sincronizada desse sistema. A matriz jacobiana J_t avaliada nessa órbita pode ser facilmente calculada e suas entradas são

$$m_{ij}(t) = \begin{cases} (1 - \varphi'(f(x_s^t)))f'(x_s^t), & i = j \\ c_{ij}\varphi'(f(x_s^t))f'(x_s^t), & i \neq j. \end{cases} \quad (3.7)$$

Claramente, podemos escrever,

$$J_t = f'(x_s^t)H_{\varphi'(f(x_s^t))}, \quad (3.8)$$

com $H_{\varphi'(f(x_s^t))} = I_n - \varphi'(f(x_s^t))B$, onde I_n é a matriz identidade $n \times n$ e B é dada por

$$B = \begin{bmatrix} 1 & -c_{12} & -c_{13} & \dots & -c_{1n} \\ -c_{21} & 1 & -c_{23} & \dots & -c_{2n} \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & -c_{n-1,n} \\ -c_{n1} & -c_{n2} & \dots & -c_{n,n-1} & 1 \end{bmatrix}. \quad (3.9)$$

Observamos que $B = I_n - C$, onde C foi definida no Capítulo 2 desse trabalho. Podemos facilmente verificar que $\lambda_0 = 0$ é autovalor de B associado ao autovetor $(1, 1, \dots, 1)^T$ e, como conseqüência, 1 é autovalor de C associado a esse mesmo autovetor. Aplicando o teorema de Geršgorin (ver [64]) em B , segue-se que

$$\lambda_i \in \{z \in \mathbb{C} : |z - 1| \leq 1\},$$

λ_i são os autovalores de B . Segue que 1 é o autovalor dominante de C e, como C é uma matriz irredutível com entradas não negativas, o Teorema de Perron-Frobenius ([64], [70]) garante que 1 é autovalor simples de C . Portanto, $\lambda_0 = 0$ é autovalor simples de B e seu auto-espaço correspondente é a diagonal S do espaço de fase. Dessa forma, vamos considerar a decomposição $\mathbb{R}^n = S \oplus S^\perp$, onde S^\perp é o complemento ortogonal a S . Utilizando essa decomposição, podemos garantir a existência de uma base do \mathbb{R}^n tal que nesta base a matriz B pode ser escrita na forma canônica de Jordan. Mais precisamente existe uma matriz invertível Q , de ordem $n \times n$, tal que $B = Q^{-1}\mathcal{B}Q$, onde

$$\mathcal{B} = \begin{bmatrix} 0 & \dots & 0 \\ \vdots & & \\ 0 & A & \end{bmatrix}, \quad (3.10)$$

e A é uma matriz $(n-1) \times (n-1)$. Nesta base, $H_{\varphi'(f(x_s^t))}$ pode ser escrita como

$$H_{\varphi'(f(x_s^t))} = Q^{-1} \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & & & \\ \vdots & I_{n-1} - \varphi'(f(x_s^t))A & & \\ 0 & & & \end{bmatrix} Q, \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad (3.11)$$

Assim, é razoável admitirmos que o estudo da estabilidade de perturbações transversais à órbita sincronizada fica reduzido a evolução do sistema

$$\Delta^{t+1} = f'(x_s^t)[I_{n-1} - \varphi'(f(x_s^t))A]\Delta^t, \quad (3.12)$$

onde Δ^t é um vetor em \mathbb{R}^{n-1} . Levando em consideração a discussão acima, no Teorema 3.1 estabelecemos uma condição suficiente para que as órbitas que iniciem próximas ao estado sincronizado Ω_n , se aproximem deste com $t \rightarrow +\infty$.

Denotamos $\ln^+(x) = \max\{0, \ln(x)\}$ e supomos a existência de $C_1 > 0$, tal que $\inf_{x \in \Omega} |f'(x)| \geq C_1$. Nesse caso, $\ln^+ |f'(x)|$ está bem definido para cada $x \in \Omega$. Como estamos admitindo que f é limitada, temos que $\ln^+ |f'(\cdot)| \in L^1(\rho)$, como é fácil checar. Logo, pelo Teorema Ergódico de Birkhoff,

$$L(x_s^0) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \prod_{i=0}^{\tau-1} |f'(x_s^i)|^{1/\tau} \quad (3.13)$$

existe, para quase todo $x_s^0 \in \Omega$ (com relação à medida ρ), e é independente de x_s^0 . Este limite corresponde ao número de Liapunov da órbita sincronizada com ponto inicial $(x_s^0, \dots, x_s^0)^T$.

Adicionalmente, vamos supor que $\ln^+ \|I_{n-1} - \varphi'(\cdot)A\| \in L^1(\rho)$. Isso nos habilita a utilizar o Teorema de Oseledec (ver [33]), o qual nos garante que o quantificador

$$\Lambda(x_s^0) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| (I_{n-1} - \varphi'(x_s^{\tau-1})A) \cdot \dots \cdot (I_{n-1} - \varphi'(x_s^1)A)(I_{n-1} - \varphi'(x_s^0)A) \|^{1/\tau}, \quad (3.14)$$

existe para quase todo $x_s^0 \in \Omega$ (com relação à medida ρ) e também é independente de x_s^0 .

Como estamos interessados em utilizar resultados de análise de estabilidade via linearização, vamos admitir que $P_t = f'(x)(I_{n-1} - \varphi'(x)A)$ é invertível quando restrito à Ω (de acordo com [7]). Para isso, como $f'|_{\Omega} \neq 0$, basta supormos que, se $\varphi'(f(x)) \neq 0$ para algum $x \in \Omega$, então $(\varphi'(f(x)))^{-1} \notin \text{spec}(A)$. Observamos

que, para quase todo $x_s^0 \in \Omega$ (com relação à medida ρ),

$$\begin{aligned} \| P_{\tau-1} \cdot \dots \cdot P_1 P_0 \| &= \left(\prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_s^t)| \right) \times \\ &\| (I_{n-1} - \varphi'(x_s^{\tau-1})A) \dots (I_{n-1} - \varphi'(x_s^1)A) (I_{n-1} - \varphi'(x_s^0)A) \|, \end{aligned}$$

e assim, podemos escrever

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \| P_{\tau-1} \cdot \dots \cdot P_1 P_0 \|^{1/\tau} = L(x_s^0) \Lambda(x_s^0), \quad (3.15)$$

usando (3.13) e (3.14).

Se desconsiderarmos o conjunto, cuja medida ρ é igual a zero, onde os limites acima podem não existir, podemos omitir a dependência em x_s^0 e denotar o limite acima como $L\Lambda$. Este produto corresponde ao maior número transversal de Liapunov do atrator sincronizado (ver [33]) e está associado à estabilidade transversal de Ω_n . Assim, a discussão acima nos permite enunciar o seguinte teorema

Teorema 3.1. *Sejam f e φ satisfazendo as hipóteses acima descritas. Então o maior número transversal de Liapunov do atrator Ω_n é dado pelo produto $L\Lambda$ em (3.15), onde L e Λ são dados, respectivamente, por (3.13) e (3.14). Além disso, se*

$$L\Lambda < 1, \quad (3.16)$$

o atrator Ω_n é transversalmente assintoticamente estável.

Essencialmente, o que o Teorema 3.1 acima garante é que o atrator sincronizado Ω_n é assintoticamente estável com relação a perturbações transversais. Em outras palavras, isso significa que, para um grande número de condições iniciais próximas a Ω_n e que não pertencem a S , a órbita do sistema (3.4) correspondente se aproxima de Ω_n à medida que $t \rightarrow +\infty$. Observamos que, se $L\Lambda < 1$, a solução nula do sistema (3.12) é assintoticamente estável, entretanto a demonstração da segunda parte do Teorema 3.1 envolve outros aspectos e pode ser encontrada na referência [7] (ver Teorema 2.19) ou ainda na referência [1] (para uma abordagem semi-rigorosa ver [45]).

A importância do resultado obtido em (3.15) reside no fato que L é o número de Liapunov associado a Ω , ou seja, à dinâmica local e o quantificador Λ depende do processo de migração. Na referência [30] podem ser vistos resultados similares, entretanto para o caso de migração independente da densidade entre os sítios. Essencialmente, em [30] foi determinado que o número transversal de Liapunov é dado por $L\Lambda$, onde L é o número de Liapunov da dinâmica local e Λ depende da matriz de configuração do sistema considerado. Além disso, a região onde $L\Lambda < 1$ foi denominada como a região onde coerência é possível, enquanto que a região em que $L\Lambda > 1$ onde coerência é impossível. Rigorosamente, no caso em que $L\Lambda > 1$, o atrator Ω_n é Liapunov-instável transversalmente (ver Teorema 2.12 na referência [7]), ou seja, órbitas que iniciam próximas a Ω_n e que não pertencem a S , tendem a se afastar de Ω_n , à medida que $t \rightarrow +\infty$. Dessa forma, a condição $L\Lambda \leq 1$ é necessária à estabilidade assintótica transversal de Ω_n .

A perda da estabilidade quando $L\Lambda = 1 + \epsilon$, onde $0 < \epsilon \ll 1$, foi estudada em um contexto mais geral em [80], onde um fenômeno conhecido como bifurcação do tipo *blowout* foi identificado. Nesse caso, dependência sensitiva às condições iniciais, levando a oscilações caóticas podem também ser observadas, além da presença de bacias crivadas de atração ([1],[69]).

Observação 3.1. Para o caso em que $\sup_{x \in \mathbb{R}^+} \|f'(x)(I_{n-1} - \varphi'(f(x))A)\| < 1$, a estabilidade transversal assintótica do estado sincronizado é garantida, mesmo se, para algum $t \in \mathbb{Z}^+$, $f'(x_s^t)(I_{n-1} - \varphi'(f(x_s^t))A)$ não for invertível. Esse resultado é uma consequência do Teorema do Valor Médio e foi utilizado em [106] (ver também [60]), como critério de sincronização global para o caso de grafos fortemente conectados.

Alguns casos particulares de interesse específico no estudo de fenômenos relacionados à dinâmica de metapopulações podem ser abordados aplicando-se as idéias acima. Por exemplo, consideramos o caso de um atrator homogêneo. Assim, seja x_s^0 coincidindo com um ponto de equilíbrio da dinâmica local $x^{t+1} = f(x^t)$ do sistema, isto é, $x_s^0 = x^*$ com x^* satisfazendo $x^* = f(x^*)$. Nesse caso, uma medida de probabilidade natural associada a f é dada por $\rho = \delta_{x^*}$. O limite apresentado na

definição (3.13) é dado por

$$L(x^*) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} |f'(x^*)^\tau|^{\frac{1}{\tau}} = |f'(x^*)|$$

e o limite em (3.14) é dado por

$$\Lambda(x^*) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(I_{n-1} - \varphi'(f(x^*))A)^\tau\|^{\frac{1}{\tau}} = \sigma(I_{n-1} - \varphi'(f(x^*))A).$$

Assim, nesse caso, o produto $L\Lambda$ corresponde ao raio espectral da matriz

$$|f'(x^*)| [I_{n-1} - \varphi'(f(x^*))A].$$

Se $f'(x^*)(I_{n-1} - \varphi'(f(x^*))A)$ for invertível podemos afirmar que órbitas que iniciam próximas (transversalmente) à órbita (x^*, \dots, x^*) se aproximam desta sempre que $L\Lambda < 1$.

Observação 3.2. Seja $\sigma_{sub}(\mathbb{R})$ o módulo do autovalor subdominante da matriz quadrada \mathbb{R} . Se assumirmos que $0 < \varphi'(x^*) \leq 1$, aplicando o Teorema de Geršgorin em $H_{\varphi'(x^*)}$, é fácil verificar que 1 é o autovalor dominante de $H_{\varphi'(x^*)}$, e assim

$$\Lambda(x^*) = \sigma(I_{n-1} - \varphi'(x^*)A) = \sigma_{sub}(H_{\varphi'(x^*)}) < 1. \quad (3.17)$$

Logo, o maior número transversal de Liapunov do atrator homogêneo satisfaz

$$L(x^*)\Lambda(x^*) = |f'(x^*)| \sigma_{sub}(H_{\varphi'(x^*)}) < |f'(x^*)|. \quad (3.18)$$

Isso mostra que se tivermos $0 < \varphi'(x^*) \leq 1$ a migração dependente da densidade não influencia na estabilidade do equilíbrio homogêneo metapopulacional. Essa hipótese é essencial como mostrado na referência [93]. De fato, mesmo para exemplos simples de modelos com dispersão dependente da densidade, instabilidades podem surgir no caso em que $\varphi'(x^*) > 1$. Quando a migração é independente da densidade ($\mu(x) = \mu, 0 < \mu \leq 1$) temos que $\varphi'(x) = \mu, \forall x \geq 0$, logo a condição $0 < \varphi'(x^*) \leq 1$ é automaticamente satisfeita e, portanto, esta migração não pode vir instabilizar um modelo previamente estável (ver [85] e [58]). Uma análise mais detalhada será apresentada na próxima seção.

Consideramos agora o caso de um atrator periódico. Seja uma órbita sincronizada dada por $(x_s^t, x_s^t, \dots, x_s^t)^T$, onde $x_s^t = p_t$ para $t = 0, \dots, \omega - 1$, $x_s^{t+\omega} = p_t$ para $t = 0, 1, 2, \dots$ e, além disso $p_1 = f(p_0)$, $p_2 = f(p_1), \dots, p_{\omega-1} = f(p_{\omega-2})$, $p_\omega = f(p_0)$. Ou seja, a órbita é periódica de período ω . Isso significa que cada p_i com $i = 0, \dots, \omega - 1$ é um ponto periódico de período ω para f . Uma medida natural de probabilidade associada a f é dada por $\rho = \frac{1}{\omega} \sum_{j=0}^{\omega-1} \delta_{p_j}$. Da mesma forma que no caso do ponto fixo, se φ e f são suaves num aberto contendo os pontos da órbita, os limites (3.13) e (3.14) existem para $x_s^0 = p_i$ com $i = 0, \dots, \omega - 1$ e são dados explicitamente por

$$L(p_i) = |f'(p_0)f'(p_i)f'(p_{i+1}) \cdots f'(p_{i+\omega-1})| = |f'(p_0)f'(p_1) \cdots f'(p_{\omega-1})|, \quad (3.19)$$

e

$$\Lambda(p_i) = \sigma_{sub}(H_{\varphi'(p_{\omega-1+i})} \cdots H_{\varphi'(p_{i-1})} H_{\varphi'(p_i)}). \quad (3.20)$$

Se assumirmos $0 < \varphi'(p_i) \leq 1$, $i = 0, \dots, \omega - 1$, teremos $\Lambda(p_i) < 1$, então

$$L(p_i)\Lambda(p_i) < L(p_i) = |f'(p_0)f'(p_1) \cdots f'(p_{\omega-1})|, \quad i = 0, 1, 2, \dots, \omega - 1. \quad (3.21)$$

E portanto, migração independente da densidade não possui influência sobre a estabilidade do ciclo.

3.3 Casos Especiais

Nesta seção mostramos, seguindo a discussão da seção anterior, condições necessárias para a estabilidade do estado sincronizado para dois casos de migração. O primeiro caso quando a migração é constante (independente da densidade), e o segundo quando a migração é dependente da densidade. Inicialmente, o processo migratório dependente da densidade é simples e baseado no fato de que a população existente num dado sítio só migra para outros sítios se a quantidade de indivíduos ultrapassar um valor crítico pré-estabelecido (migração *on-off*). Em seguida consideramos funções de migração mais gerais: o caso limite dessas funções corresponde a função de migração do tipo *on-off* já considerada.

3.3.1 Migração Independente da Densidade

Supomos que a migração não depende da densidade do sítio, isto é, $\mu(x) = \mu$, para todo $x \geq 0$, $0 < \mu \leq 1$. Neste caso a quantidade de indivíduos que migra no sistema é $\varphi(x) = \mu x$, e assim, $\varphi'(x) = \mu$ para todo $x \geq 0$. Observamos que, nesse caso, se ρ é uma medida finita em \mathbb{R}^+ ,

$$\ln^+ \| I_{n-1} - \varphi'(\cdot)A \| = \ln^+ \| I_{n-1} - \mu A \| \in L^1(\rho).$$

Em particular, isso é verdade para qualquer medida de probabilidade ρ . Dessa forma, se ρ é uma medida de probabilidade natural associada a f , podemos garantir *a priori* que o limite (3.14) existe para todo ponto inicial $x_s^0 \geq 0$, pois de (3.14) temos que

$$\begin{aligned} \Lambda &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| (I_{n-1} - \varphi'(f(x_s^{\tau-1}))A) \dots (I_{n-1} - \varphi'(f(x_s^1))A) (I_{n-1} - \varphi'(f(x_s^0))A) \|^{1/\tau} \\ &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| \underbrace{(I_{n-1} - \mu A) \dots (I_{n-1} - \mu A)}_{\tau \text{ vezes}} \|^{1/\tau} \\ &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| (I_{n-1} - \mu A)^\tau \|^{1/\tau} = \sigma(I_{n-1} - \mu A). \end{aligned} \quad (3.22)$$

A partir das igualdades (3.10) e (3.11), e do fato que $\lambda = 1$ é o autovalor dominante de $I_n - \mu B$ temos que $\sigma(I_{n-1} - \mu A) = \sigma_{\text{sub}}(I_n - \mu B)$. Mas $\varphi'(\cdot) = \mu$, assim $H_{\varphi'(x_s^t)} = H_\mu = I_n - \mu B$ com a matriz H_μ da forma

$$H_\mu = \begin{bmatrix} 1 - \mu & \mu c_{12} & \cdots & \cdots & \mu c_{1n} \\ \mu c_{21} & 1 - \mu & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \mu c_{n-1,n} \\ \mu c_{n1} & \cdots & & \mu c_{n,n-1} & 1 - \mu \end{bmatrix}.$$

A matriz de interação H_μ pode ser entendida como uma matriz de incidência do grafo formado por n sítios conectados por arestas com peso (a proporção de migrantes). Notemos que, embora tenhamos assumido que $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1 = \sum_{j=1}^n c_{ji}$, não estamos impondo qualquer simetria na forma como a migração se

realiza. Assim, a direção do movimento é importante. Por exemplo, a entrada na primeira linha, segunda coluna de H_μ é a proporção de indivíduos que se movem do sítio 2 para o sítio 1, a qual é precisamente μc_{12} e não μc_{21} .

Supomos que $\mu^{-1} \notin \text{spec}(A)$ e que as hipóteses sobre f introduzidas na Seção 3.2 são válidas. Observando (3.22), segue que uma condição necessária para a estabilidade do estado sincronizado neste caso é que

$$L\sigma_{sub}(H_\mu) \leq 1, \quad (3.23)$$

onde L é dado (3.13) e estamos desprezando o conjunto de medida nula (com relação à medida ρ) onde esse limite (dado em (3.13)) pode não existir.

O maior número transversal de Liapunov do estado sincronizado é o produto de dois termos. O primeiro termo, L , é o número de Liapunov do atrator Ω do sistema unidimensional $x^{t+1} = f(x^t)$ e depende unicamente da dinâmica local dos sítios. O segundo, $\sigma_{sub}(H_\mu)$ é o raio espectral determinado pelo autovalor subdominante da matriz H_μ , isto é, o módulo do autovalor subdominante da matriz de interação H_μ , e depende do processo de migração associado ao sistema. Se o sistema é tal que $L\sigma_{sub}(H_\mu) > 1$, então o atrator sincronizado invariante é instável com relação a perturbações transversais. Como já informado anteriormente, na referência [30] essa região foi denominada como a região de impossibilidade de coerência. Entretanto, na referência [19], foi argumentado que a impossibilidade de sincronização deve ser interpretada com cuidado no contexto biológico, desde que uma sincronização aparente pode ser observada por um período relativamente longo de tempo seguida por pequenos pulsos de assincronia, revelando um fenômeno descrito como intermitência *on-off*. As simulações realizadas em [19] levaram em consideração somente o modelo de dispersão independente da densidade proposto em [30], entretanto é razoável que esses fenômenos estejam presentes mesmo em modelos simples de dispersão dependente da densidade, devido ao fato de que a presença de intermitência *on-off* é um comportamento genérico relacionado à perda de estabilidade transversal da variedade invariante ([76], [18]).

3.3.2 Migração Dependente da Densidade

Supomos agora que a migração é dependente da densidade. Em cada sítio, existe uma densidade inicial que denotamos por z , $z \in \mathbb{R}^+$. O processo de migração ocorre se a densidade populacional estiver acima de z num dado sítio e não ocorre se estiver abaixo de z . Em termos matemáticos, a função de migração é dada por

$$\mu(x) = \begin{cases} \mu, & x \geq z \\ 0, & 0 \leq x < z, \end{cases} \quad (3.24)$$

onde $0 < \mu \leq 1$. Observamos que $\mu(x)$ é uma função suave por partes.

A densidade de migrantes $\varphi(x)$ é dada por $\varphi(x) = x\mu(x)$, assim

$$\varphi'(x) = \begin{cases} \mu, & x > z \\ 0, & 0 < x < z \end{cases}. \quad (3.25)$$

Supomos as hipóteses para f introduzidas na Seção 3.2. Seja (x_s^t, \dots, x_s^t) uma órbita sincronizada do sistema (3.4) tal que $x_s^t \neq z, \forall t \in \mathbb{Z}^+$ e $x_s^0 \in \Omega$ é tal que (3.5) se verifica (para funções de interesse biológico, existe, no máximo, um conjunto enumerável de pontos onde essas condições não se verificam [45]). Assim, é fácil checar que

$$\ln^+ \|I_{n-1} - \varphi'(\cdot)A\| \in L^1(\rho) \quad \text{e} \quad \ln^+ |f'(\cdot)| \in L^1(\rho).$$

Então os limites (3.13) e (3.14) existem para quase todo x_s^0 , com relação à medida ρ . Seja $(x_s^t, x_s^t, \dots, x_s^t)$ uma órbita sincronizada do sistema (3.4), tal que $x_s^0 \in \Omega$ é tal que os limites (3.13) e (3.14) existam. Definimos $k(\tau)$ como o número de vezes que a órbita sincronizada está acima da densidade z durante os τ passos de tempo. Em outras palavras $k(\tau)$ é o número de elementos do conjunto

$$\{t : x_s^t \geq z, t = 0, 1, 2, \dots, \tau - 1\}.$$

Estamos interessados em analisar o caso em que $\lim_{\tau \rightarrow +\infty} k(\tau) = +\infty$. Assim, lembrando (3.6), temos

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{k(\tau)}{\tau} = \rho(S_z), \quad (3.26)$$

onde $S_z = [z, +\infty)$. Observamos que $\varphi'(x_s^t) = 0$ se $x_s^t > 0$ é tal que $x_s^t \notin S_z$; além disso, $\varphi'(x_s^t) = \mu$ se $x_s^t \neq z$ é tal que $x_s^t \in S_z$. Assim da equação (3.14) segue-se que

$$\begin{aligned}
\Lambda &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \left\| (I_{n-1} - \varphi'(x_s^{\tau-1})A) \dots (I_{n-1} - \varphi'(x_s^1)A) (I_{n-1} - \varphi'(x_s^0)A) \right\|^{\frac{1}{\tau}} \\
&= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \left\| \underbrace{(I_{n-1} - \mu A) \dots (I_{n-1} - \mu A)}_{k(\tau) \text{ vezes}} \right\|^{\frac{1}{\tau}} \\
&= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \left\| (I_{n-1} - \mu A)^{k(\tau)} \right\|^{\frac{1}{\tau}} \\
&= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \left(\left\| (I_{n-1} - \mu A)^{k(\tau)} \right\|^{\frac{1}{k(\tau)}} \right)^{\frac{k(\tau)}{\tau}} \\
&= [\sigma(I_{n-1} - \mu A)]^{\rho(S_z)},
\end{aligned} \tag{3.27}$$

onde usamos o fato de que $\lim_{\tau \rightarrow +\infty} k(\tau) = +\infty$. Mas $\sigma(I_{n-1} - \mu A) = \sigma_{sub}(H_\mu)$, logo de acordo com o Teorema 3.1, uma condição suficiente para a estabilidade transversal assintótica do estado sincronizado é

$$L(x_s^0) [\sigma_{sub}(H_\mu)]^{\rho(S_z)} < 1, \tag{3.28}$$

onde $L(x_s^0)$ é dado em (3.13). Negligenciando o conjunto de medida nula onde o limite (3.13) pode não existir, obtemos que $L[\sigma_{sub}(H_\mu)]^{\rho(S_z)} \leq 1$ como condição necessária à estabilidade do atrator sincronizado Ω_n .

Observamos que se $z = 0$ temos que

$$\rho(S_z) = \rho(S_0) = \lim_{\tau \rightarrow +\infty} \frac{1}{\tau} \{t; x_s^t \geq 0, \forall t = 0, \dots, \tau - 1\} = 1.$$

Então recaímos no caso migração independente da densidade. Além disso, a equação (3.28) reduz-se à equação (3.23). Consideramos agora o caso onde $\rho(S_z) < 1$, então $[\sigma_{sub}(H_\mu)]^{\rho(S_z)} > \sigma_{sub}(H_\mu)$ pois $0 < \sigma_{sub}(H_\mu) < 1$. Isso significa que quando a migração depende da densidade ocorre uma redução da região de estabilidade sincronizada. Assim, podemos ter migração independente da densidade ocasionando sincronização estável enquanto que, com a mesma dinâmica local e migração dependente da densidade do tipo *on-off*, a sincronização é instável. Isto acontece quando $L\sigma_{sub}(H_\mu) < 1 < L[\sigma_{sub}(H_\mu)]^{\rho(S_z)}$. Isso sugere que a migração dependente da densidade pode desestabilizar a sincronia favorecendo assim a persistência da população.

Os experimentos numéricos ilustram esta redução de estabilidade do estado sincronizado causado pela migração dependente da densidade. A dinâmica local escolhida para as simulações numéricas é a exponencial logística $f(x) = xe^{r(1-x)}$ e consideramos $z = 1 + \epsilon$, onde $0 < \epsilon \ll 1$. O valor $r = 2.73$ foi utilizado em nossas simulações. Para este valor, f possui um atrator caótico Ω com uma medida natural ρ associada (ver [100]). Analisamos o comportamento de perturbações transversais ao atrator Ω_n .

O erro de sincronização e_t para cada passo de tempo t é definido por

$$e_t = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n |x_j^t - x_{j+1}^t|, \quad (3.29)$$

onde $x_{n+1}^t = x_1^t$. Dizemos que ocorre sincronização se $e_t \rightarrow 0$. As figuras a seguir mostram o diagrama de bifurcação para o erro de sincronização e_t versus o parâmetro de migração μ . Na simulação mostrada na Figura 3.1 estamos considerando um anel de n sítios simetricamente acoplados com os dois vizinhos mais próximos. Neste caso, a matriz de configuração da rede C , que denominaremos de C_n para enfatizarmos a dependência com os n sítios, é da forma

$$C_n = \begin{bmatrix} 0 & 1/2 & 0 & \cdots & 0 & 1/2 \\ 1/2 & 0 & 1/2 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & 1/2 & 0 & 1/2 \\ 1/2 & 0 & \cdots & 0 & 1/2 & 0 \end{bmatrix}. \quad (3.30)$$

Observamos na Figura 3.1 que quando temos migração dependente da densidade há uma redução do intervalo de sincronização quando comparado ao caso migração independente da densidade. Além disso, a redução no intervalo de sincronização cresce com o aumento do número de sítios em ambos os casos de migração, reforçando a influência do tamanho da rede. O módulo do autovalor subdominante da matriz de interação aumenta com n (ver [92]) e, de fato, tende a 1 com $n \rightarrow +\infty$.

O mesmo ocorre se considerarmos o acoplamento global, isto é, se considerarmos um anel com n sítios igualmente conectados. A matriz de conectividade

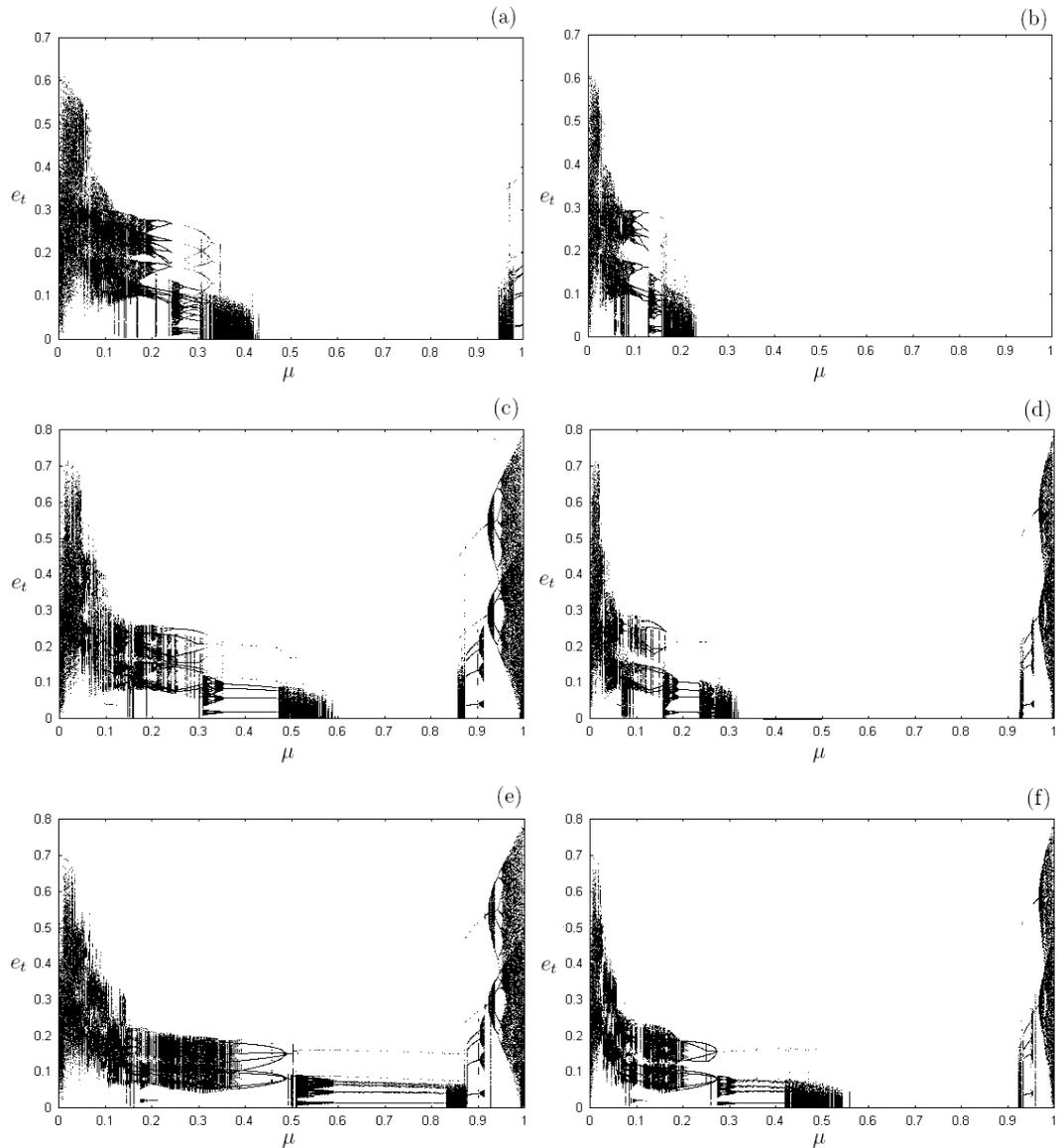


Figura 3.1: Diagrama de bifurcação para $e_t = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n |x_k^t - x_{k+1}^t|$ versus μ , $0 < \mu < 1$, para um anel de n sítios simetricamente acoplados com os dois vizinhos mais próximos. O sistema foi simulado para 10^4 passos de tempo e as últimas 200 iterações foram plotadas para cada valor de μ . Em (a) $n = 5$ e migração dependente da densidade; (b) $n = 5$ e migração independente da densidade; (c) $n = 6$ e migração dependente da densidade; (d) $n = 6$ e migração independente da densidade; (e) $n = 8$ migração dependente da densidade e (f) $n = 8$ e migração independente da densidade.

associada a este caso é da forma

$$C_n = \begin{bmatrix} 0 & 1/(n-1) & \cdots & \cdots & 1/(n-1) \\ 1/(n-1) & 0 & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & 0 & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & 1/(n-1) \\ 1/(n-1) & \cdots & \cdots & 1/(n-1) & 0 \end{bmatrix}. \quad (3.31)$$

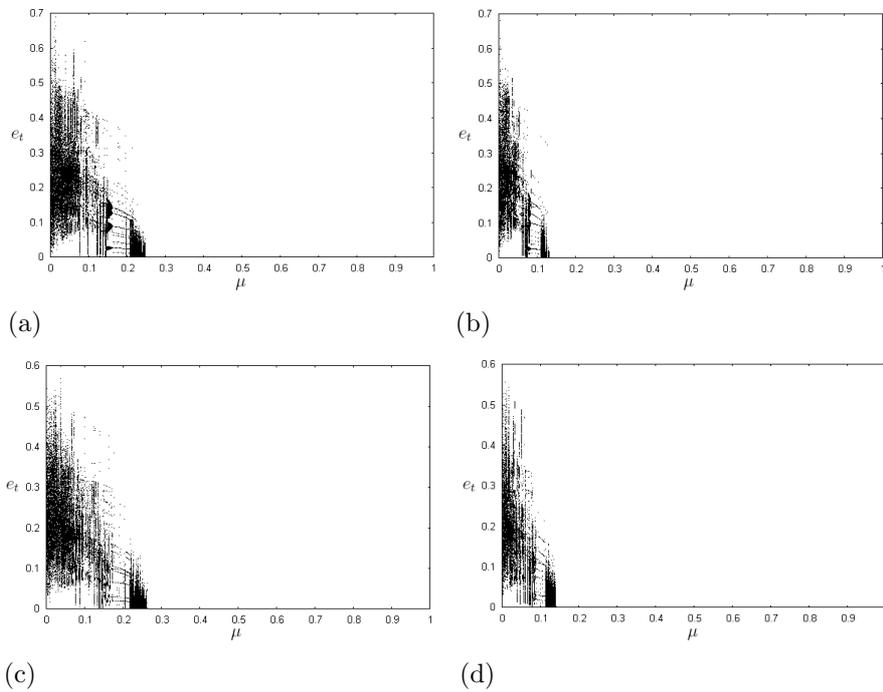


Figura 3.2: Diagrama de bifurcação para $e_t = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n |x_t^k - x_t^{k+1}|$ versus μ , $0 < \mu < 1$, para um anel de n sítios simetricamente acoplados com todos os outros sítios. (a) 6 sítios e migração dependente da densidade, (b) 6 sítios e migração independente da densidade, (c) 8 sítios e migração dependente da densidade e (d) 8 sítios e migração independente da densidade. Foram plotados 100 passos de tempo, após o descarte de transientes.

A migração dependente da densidade reduz o intervalo de sincronização comparada a migração independente da densidade, e o aumento da quantidade de sítios envolvidos no sistema favorece a redução do intervalo de sincronização em ambos os casos de migração. Além disso, a possibilidade de sincronização no caso de acoplamento global é maior que no caso em que o acoplamento é dado pelos

dois vizinhos mais próximos, sugerindo que o acoplamento com os 2 vizinhos mais próximos reduz as chances de extinção da população total (ver Figura 3.1).

Mesmo para o mecanismo simples de migração dependente da densidade tratado acima, há restrições sobre quais parâmetros envolvidos no acoplamento permitem sincronização. Mais precisamente, a migração dependente da densidade impõe restrições sobre a matriz de interação H_μ no que tange à estabilidade de órbitas sincronizadas. Para ilustrar esse fato, consideramos a função logística $f(x) = 4x(1 - x)$ definida em $[0, 1]$ como dinâmica local. Para este caso especial a medida natural associada pode ser determinada explicitamente, e é dada por uma certa densidade, de acordo com a referência [79]. Mais precisamente,

$$\rho(S_z) = \int_z^1 \frac{dx}{\pi \sqrt{x(1-x)}}.$$

Vamos assumir que $z = 1/2$. Assim, usando a expressão acima obtemos que $\rho(S_{1/2}) = 1/2$. O número transversal de Liapunov L pode ser também determinado explicitamente e é dado por $L = 2$ (ver [79]). Assim, usando a condição de estabilidade obtida em (3.28) e os valores de L e $\rho(S_z)$ obtidos acima, verificamos que o valor máximo (em módulo) do autovalor subdominante da matriz de interação para o qual o atrator sincronizado é transversalmente estável é $1/4$. Este valor é duas vezes maior se considerarmos o caso de migração independente da densidade, já que utilizando o critério (3.28), vemos que o valor máximo de $\sigma_{sub}(H_\mu)$ para o qual o estado sincronizado é transversalmente estável é igual a $1/2$.

A fração migratória dependente da densidade utilizada até o presente momento é dada por (3.24) e corresponde ao caso limite ($\beta \rightarrow +\infty$) da função migratória apresentada no Capítulo 2, dada por

$$\mu(x) = \frac{\bar{\mu}}{1 + e^{\beta(z-x)}}. \quad (3.32)$$

Entretanto, podemos considerar o caso limite $\beta \rightarrow -\infty$. Nesse caso, a função de migração é dada por

$$\mu(x) = \begin{cases} \mu, & 0 \leq x \leq z \\ 0, & x > z. \end{cases}$$

Sejam $S_z^+ = [z, +\infty)$ e $S_z^- = [0, z)$. Denotamos por Λ^+ (respectivamente, Λ^-) o valor do quantificador Λ para os casos dependência positiva (negativa) da densidade. Segue portanto que $\Lambda^+ = [\sigma_{sub}(H_\mu)]^{\rho(S_z^+)}$ e $\Lambda^- = [\sigma_{sub}(H_\mu)]^{\rho(S_z^-)}$. Desde que S_z^+ e S_z^- são conjuntos complementares em $[0, +\infty)$, temos que $\rho(S_z^+) + \rho(S_z^-) = 1$. E portanto,

$$\Lambda^+ \Lambda^- = \sigma_{sub}(H_\mu). \quad (3.33)$$

Se supormos que a matriz de conectividade C é normal, isto é, $CC^* = C^*C$, podemos obter uma fórmula para a componente Λ do maior número de Liapunov transversal da órbita sincronizada. Esta fórmula é válida para qualquer processo φ , desde que φ' seja limitada quase sempre, e generaliza os resultados da referência [30]. A demonstração desse resultado (enunciado a seguir) pode ser encontrada nas referências [8] e [91]

Teorema 3.2. *Sejam f função suficientemente suave em $[0, +\infty)$ e μ suave por partes em $[0, +\infty)$; ρ medida de probabilidade invariante do sistema local (3.1) que assumimos ergódica. Admitimos as hipóteses sobre C consideradas até agora. E além disso, que C é normal. Então se $\varphi' \in L^\infty(\rho)$, para quase todo x^0 com relação à medida ρ temos que*

$$\Lambda(x^0) = \max_{i=1,2,\dots,n-1} \exp \int_0^\infty \ln |1 - \lambda_i \varphi'(x)| d\rho(x), \quad (3.34)$$

onde $\lambda_0 = 0, \lambda_1, \dots, \lambda_{n-1}$ são os autovalores de $B = I_n - C$.

Resultados gerais sobre a estabilidade de oscilações sincronizadas podem ser difíceis de obter sem o conhecimento prévio da medida de probabilidade natural ρ a qual é inteiramente determinada por f . Além disso, essa medida usualmente tem componentes singulares [33] e não depende continuamente sobre os parâmetros; por exemplo, sobre o parâmetro r no mapa logístico $f(x) = xe^{r(1-x)}$. Na próxima seção exploramos o Teorema 3.2 em simulações numéricas para ilustrar alguns fatos interessantes sobre o papel desempenhado pela dispersão dependente da densidade na estabilidade da dinâmica sincronizada.

Observação 3.3. De acordo com a discussão da Seção 3.2 temos que sincronização caótica é impossível se $\Lambda > 1$. Suponha que C é simétrica e que $\varphi'(x) > \frac{2}{\gamma} \rho$ quase sempre, onde $\gamma = \max\{\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_{n-1}\}$, então segue pelo Teorema 3.2 e pelo Teorema de Gershgorin que $\Lambda > 1$ e portanto sincronização caótica é impossível. Em particular, se $\varphi'(x) > \frac{2}{\gamma}$, para todo $x \geq 0$, então $\Lambda > 1$ independentemente da escolha da função f . O mesmo resultado é verdadeiro se $\varphi'(x) < 0$ ρ -quase sempre ($\varphi'(x) < 0$ para quase todo $x \geq 0$). Por outro lado se $0 < \varphi'(x) < \frac{2}{\lambda_{max}}$ ρ -quase sempre, nós temos que $\Lambda < 1$ não garante a estabilidade da sincronização caótica, mas deixa a perspectiva para valores baixos de L , de fato, para $1 < L < \frac{1}{\Lambda}$.

O tamanho da rede exerce um papel decisivo na estabilidade da trajetória sincronizada ([37] e [92]). A quantidade de sítios envolvidas no sistema afeta os autovalores da matriz de configuração (matriz de conectividade) C . Em topologias usuais de acoplamento tais como, o acoplamento dois vizinhos mais próximos, acoplamento intermediário e acoplamento global, o tamanho da metapopulação possui um efeito negativo na estabilidade da trajetória sincronizada, mostrando que redes menores tendem a ser mais sincronizadas que maiores ([92], [60]) (veja também Figura 3.1). De fato, se considerarmos uma rede na forma de um cilindro infinito com o acoplamento do tipo dois vizinhos mais próximos e migração dependente da densidade, a órbita não pode sincronizar porque $\Lambda \rightarrow 1$ com o número de sítios $n \rightarrow +\infty$ (ver [92]). Vamos generalizar este resultado com a ajuda do Teorema 3.2. Consideramos dois tipos de configuração da rede: o acoplamento global e o acoplamento com os dois vizinhos mais próximos, e investigamos a influência do tamanho da rede n . Seja Λ_n a componente espacial do número de Liapunov transversal, onde o subscrito em Λ_n é usado para enfatizar a dependência de Λ da metapopulação de tamanho n .

Corolário 3.1. *Admitimos as mesmas hipóteses do Teorema 3.2. Além disso, supomos que a matriz de configuração da rede $n \times n$, C_n , é simétrica. Consideremos os autovalores da matriz $B_n = I_n - C_n$ por $\lambda_0 = 0 < \lambda_1 \leq \lambda_2 \leq \dots \leq \lambda_{n-1}$. Supomos que $\lim_{n \rightarrow \infty} \lambda_1 = 0$ e $\lim_{n \rightarrow \infty} \lambda_{n-1} = a > 0$. Então $\lim_{n \rightarrow \infty} \Lambda_n \geq 1$.*

Demonstração. Desde que B_n é simétrica podemos escrever

$$\max_{i=1,2,\dots,n-1} |1 - \xi \lambda_i| = \begin{cases} 1 - \xi \lambda_{n-1}, & \xi \leq 0 \\ 1 - \xi \lambda_1, & 0 \leq \xi \leq \xi^*(n) \\ \lambda_{n-1} \xi - 1, & \xi \geq \xi^*(n). \end{cases} \quad (3.35)$$

onde $\xi^*(n) = \frac{2}{\lambda_1 + \lambda_{n-1}}$.

De fato, no caso em que $\varphi' \leq 0$, do fato que $0 < \lambda_j \leq \lambda_{n-1}$, para todo $j = 1, \dots, n-2$, temos que $1 < 1 - \lambda_j \varphi' \leq 1 - \lambda_{n-1} \varphi'$. Assim, $|1 - \varphi' \lambda_j| \leq 1 - \lambda_{n-1} \varphi'$.

Se $0 \leq \varphi' \leq \frac{2}{\lambda_1 + \lambda_{n-1}}$, temos $-1 - \lambda_{n-1} \varphi' \leq \lambda_1 \varphi' - 1 \leq 1 - \lambda_{n-1} \varphi'$. Mas do fato que, $\lambda_1 \leq \lambda_j \leq \lambda_{n-1}$, segue que, $1 - \lambda_{n-1} \varphi' \leq 1 - \lambda_1 \varphi'$. E, portanto, $|1 - \lambda_{n-1} \varphi'| \leq 1 - \lambda_1 \varphi'$.

Finalmente, se $\varphi' \geq \frac{2}{\lambda_1 + \lambda_{n-1}}$ temos $\lambda_{n-1} \varphi' \geq 1 - \lambda_1 \varphi'$. Mas da hipótese de ordenação dos autovalores obtemos que $1 - \lambda_1 \varphi' \geq 1 - \lambda_j \varphi' \geq 1 - \lambda_{n-1} \varphi'$. Logo, $|1 - \lambda_j \varphi'| \leq \lambda_{n-1} \varphi' - 1$.

Por hipótese $\lim_{n \rightarrow \infty} \xi^*(n) = \frac{2}{a}$. Pelo Teorema 3.2 e (3.35) temos que

$$\begin{aligned} \ln \Lambda_n &= \int_{\{0 \leq \varphi' \leq \xi^*(n)\}} \ln(1 - \lambda_1(n) \varphi'(x)) d\rho(x) + \\ &+ \int_{\{\varphi' \geq \xi^*(n)\}} \ln(\lambda_{n-1} \varphi'(x) - 1) d\rho(x) + \\ &+ \int_{\{\varphi' \leq 0\}} \ln(1 - \lambda_{n-1} \varphi'(x)) d\rho(x). \end{aligned} \quad (3.36)$$

Como $\ln |1 - \lambda_j \varphi'(x)| \in L^1(\rho)$, segue pelo Teorema da Convergência Dominada de Lebesgue, do fato que $\lim_{n \rightarrow \infty} \xi^*(n) = \frac{2}{a}$ e das hipóteses de λ_n e λ_{n-1} , que

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \ln \Lambda_n = \int_{\{\varphi' \geq \frac{2}{a}\}} \ln(a \varphi'(x) - 1) d\rho(x) + \int_{\{\varphi' \leq 0\}} \ln(1 - a \varphi'(x)) d\rho(x).$$

Observamos que $\ln(a \varphi'(x) - 1) \geq 0$ e $\ln(1 - a \varphi'(x)) \geq 0$. As integrais acima são ambas não negativas, assim $\lim_{n \rightarrow \infty} \Lambda_n \geq 1$. \square

Observamos que o resultado acima nos garante que para uma grande classe de funções suaves φ , teremos $\lim_{n \rightarrow \infty} \Lambda_n > 1$, o que garante, nesse caso que sincronização caótica é impossível.

Apresentamos simulações numéricas utilizando duas configurações para a rede. A matriz de configuração C_n correspondente ao caso em que a metapopulação é um anel com n sítios iguais acoplados somente com os dois vizinhos mais próximos, dada por (3.30). O outro caso considerado, é o acoplamento global onde todos os sítios estão igualmente conectados um com os outros, e a matriz de conectividade C_n dada por (3.31).

A dinâmica local é simulada utilizando a função exponencial logística (função de Ricker), $f(x) = xe^{r(1-x)}$, $r > 0$ e a função de migração dependente da densidade ($\mu(x)$) utilizada é a dada pela equação (2.24) proposta em [107]. Consideramos os casos dependência positiva da densidade ($\beta > 0$), e dependência negativa da densidade ($\beta < 0$), bem como os casos limite com $\beta \rightarrow \pm\infty$. Conforme observado em [100] (Teorema 29) a existência de uma medida natural de probabilidade ρ (medida SRB) absolutamente contínua com relação à medida de Lebesgue é garantida para, pelo menos, quase todos os valores de $r > 0$ (com relação à medida de Lebesgue). Além disso, a medida tem densidade em L^p , para $1 \leq p < 2$, tem suporte sobre o atrator Ω e é equivalente à medida de Lebesgue em Ω .

Inicialmente consideramos os casos limite ($\beta \rightarrow \pm\infty$), onde o processo de migração é determinado pela densidade crítica z do sítio. Não é difícil demonstrar que existe, no máximo, um conjunto de medida de Lebesgue nula tal que, para algum $t = 0, 1, 2, \dots$, tenhamos $x_s^t = z$ com $x_s^t = f^t(x_s^0)$. Assim, se Ω é um atrator para f , teremos $\varphi' \in L^\infty(\rho)$ e, para quase todo (com relação à medida de Lebesgue) $x_s^0 \in \Omega$, o valor de Λ dado no Teorema 3.2, pode ser calculado usando o Teorema Ergódico de Birkhoff e tem-se que

$$\Lambda(x_s^0) = \max_{i=1, \dots, n-1} \left\{ \exp \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{k=0}^{\tau-1} \ln |1 - \lambda_i \varphi'(f^k(x_s^0))| \right) \right\}. \quad (3.37)$$

A Figura 3.3 mostra a variação de Λ como uma função da taxa de crescimento r nos casos de sítios acoplados com os dois vizinhos mais próximos e acoplamento global. Observamos que existe uma tendência de Λ crescer como uma função de r para o caso migração com dependência positiva da densidade para ambas

configurações da rede, enquanto que se considerarmos migração com dependência negativa da densidade, ocorre uma tendência contrária, isto é, Λ decresce como função de r . O mesmo comportamento qualitativo foi observado para valores de parâmetros distintos dos citados na Figura 3.3. De fato, o mesmo comportamento

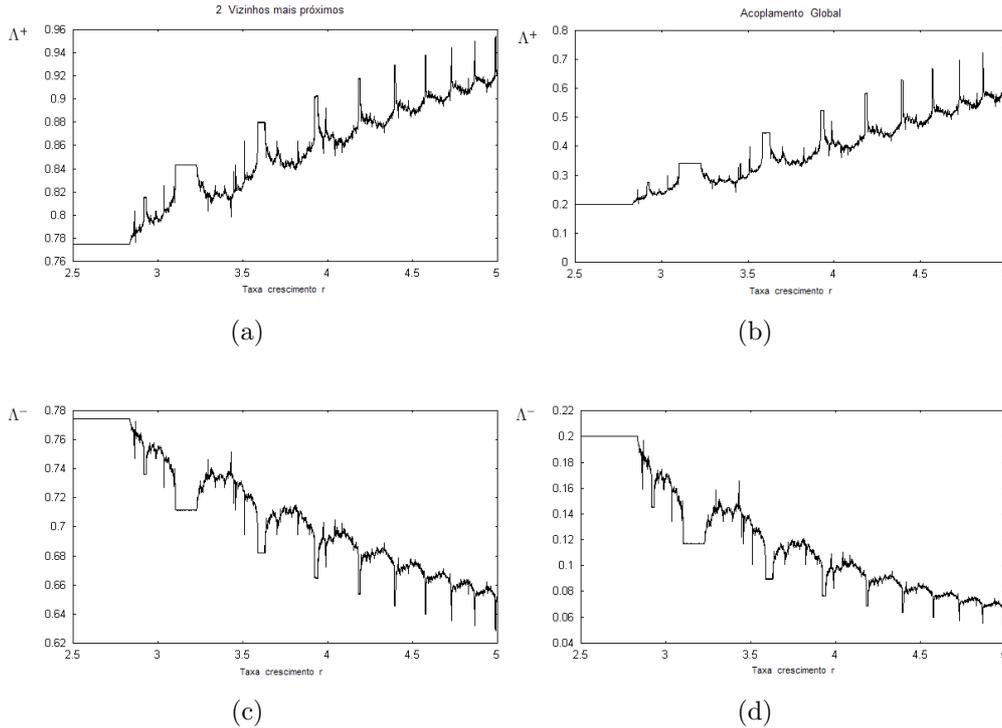


Figura 3.3: Λ como uma função de r , $n = 6$, $\mu = 0,8$, $z = 1$. (a) $\beta \rightarrow +\infty$, 2-vizinhos mais próximos (b) $\beta \rightarrow +\infty$, acoplamento global (c) $\beta \rightarrow -\infty$, 2-vizinhos mais próximos (d) $\beta \rightarrow -\infty$, acoplamento global.

é esperado independentemente da topologia da rede. Segundo a seção anterior nós temos $\Lambda^+ = [\sigma_{sub}(H_\mu)]^{\rho(S_z^+)}$ e $\Lambda^- = [\sigma_{sub}(H_\mu)]^{\rho(S_z^-)}$. À medida que a taxa de crescimento r aumenta, as trajetórias do sistema (3.1) assumem valores pequenos com mais frequência. Esse comportamento é ilustrado na Figura 3.4 onde mostramos histogramas de frequência para o sistema de um único sítio dado por (3.1) com $f(x) = xe^{r(1-x)}$ para vários valores de r . Assim, a medida de probabilidade do conjunto S_z^+ torna-se menor à medida que r aumenta. Mas $0 < \mu \leq 1$, o que implica $\sigma_{sub}(H_\mu) < 1$. Logo, $\Lambda^+ = [\sigma_{sub}(H_\mu)]^{\rho(S_z^+)}$ deveria mostrar uma tendência de aumentar como uma função de r . Essa tendência de Λ^+ aumentar como uma

função da taxa de crescimento r é breçada quando r assume valores dentro de uma janela de periodicidade. Para tais valores de r a medida natural de probabilidade é definida por uma densidade a qual é dada por uma média de funcionais de Dirac nos pontos periódicos (ver (3.5)) causando picos no gráfico de Λ como uma função de r . Uma vez que a tendência do crescimento é estabelecida por Λ^+ , o comportamento decrescente de Λ^- segue da equação (3.33).

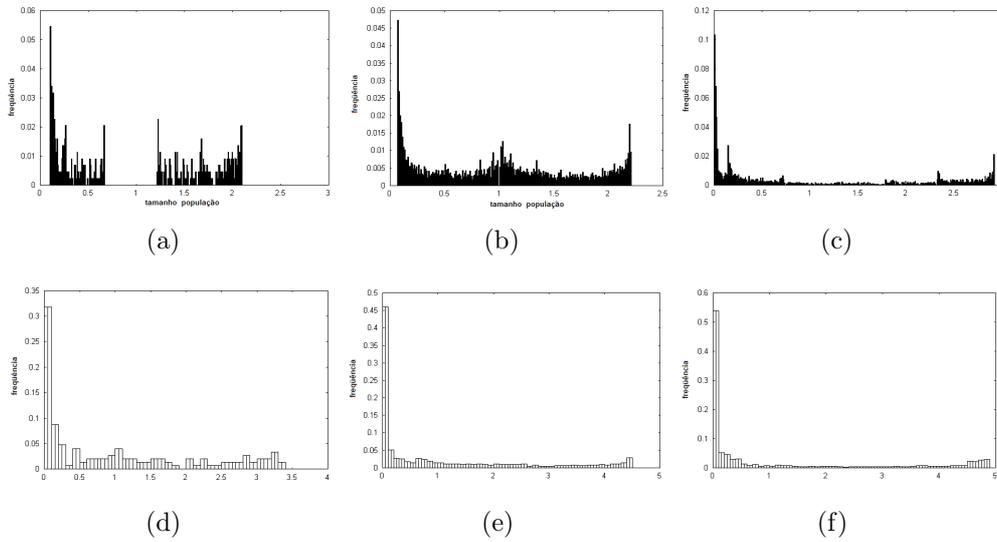


Figura 3.4: Histograma mostrando a freqüência da trajetória ao longo do conjunto sincronizado. (a) $r = 2,75$; (b) $r = 2,83$; (c) $r = 3,25$; (d) $r = 3,43$; (e) $r = 3,85$; (f) $r = 3,95$.

No caso geral, isto é, usando $\mu(x)$ dada pela equação (3.32) com valores de β não tão grandes encontramos resultados similares qualitativamente. Na Figura 3.5 ilustramos simulações de Λ como função de r para alguns valores de β nos casos de acoplamento global e com os dois vizinhos mais próximos. A mesma tendência de Λ crescer (decrecer) como função de r no caso positivo (negativo) foi observada para diferentes valores de β . De acordo com o Teorema 3.2, os valores que φ' assume sobre os pontos de maior freqüência ao longo da trajetória de cada sítio isolado desempenham um papel decisivo. Observando os gráficos de φ' como função do tamanho da população x para diferentes valores do parâmetro β (Figura 3.6), vemos que para os valores de $\beta > 0$ utilizados nas simulações da Figura 3.5, o correspondente valor de φ' é relativamente pequeno, e conseqüentemente os valores

de $|1 - \lambda\varphi'|$ também são, para λ pertencente ao espectro da matriz $B = I_n - C$, C matriz de conectividade.

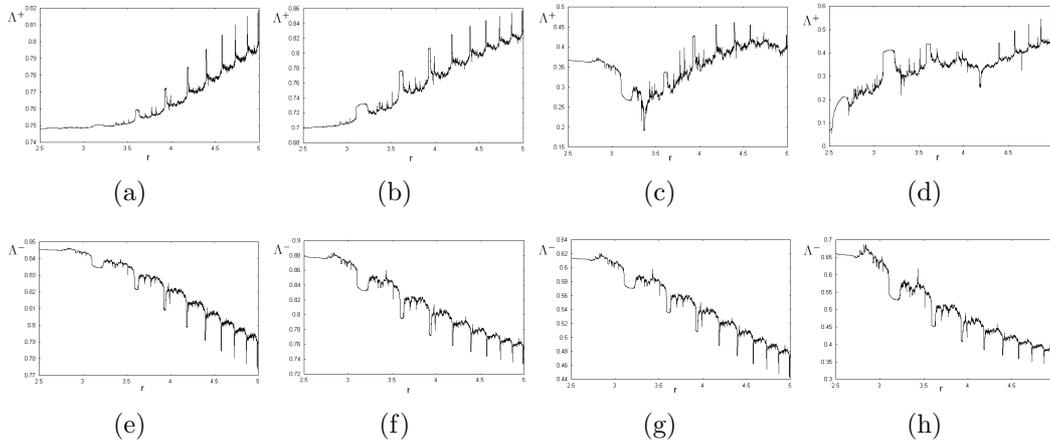


Figura 3.5: Λ como uma função de r , $n = 6$, $\bar{\mu} = 0,8$, $\gamma = 1$. 2-vizinhos mais próximos: (a) $\beta = 0,5$; (b) $\beta = 1$; (e) $\beta = -0,5$; (f) $\beta = -1$. Acoplamento global: (c) $\beta = 0,5$; (d) $\beta = 1$; (g) $\beta = -0,5$; (h) $\beta = -1$.

Conforme os valores de r ficam maiores, podemos perceber que a medida natural de probabilidade se concentra em valores menores de x (ver Figura 3.4). Assim, a expressão para Λ dada pelo Teorema 3.2 apresenta tendência de se aproximar de $\Lambda = 1$, à medida que r cresce. Um argumento similar pode ser usado para o caso da migração negativa dependente da densidade.

Um fenômeno interessante ocorre quando $|\beta|$ é grande. A Figura 3.7 mostra uma simulação de Λ em função da taxa de crescimento r em um anel com acoplamento de dois vizinhos mais próximos. Esta simulação mostra que o comportamento monotônico de Λ em função de r observado para valores intermediários de $|\beta|$ não está presente quando consideramos $|\beta|$ grande. Quando $r \approx 2,83$ ambos os gráficos de Λ^+ e Λ^- revelam uma forte tendência em desestabilizar o sincronismo. Isso pode ser melhor entendido observando o comportamento de φ' apresentado nas Figuras 3.6(c) e 3.6(f) que mostram valores grandes para $x \approx 1$. Quando $r \approx 2,83$ os valores próximos de x são frequentemente visitados pela trajetória sincronizada (ver Figura 3.4 (b)) e conseqüentemente os valores grandes de φ' em valores ab-

solutos possuem uma significativa contribuição na integral do Teorema 3.2. Para $r = 2,75$ por exemplo, os valores de x perto de 1 não são visitados pela trajetória sincronizada, e assim os valores de Λ não são grandes.

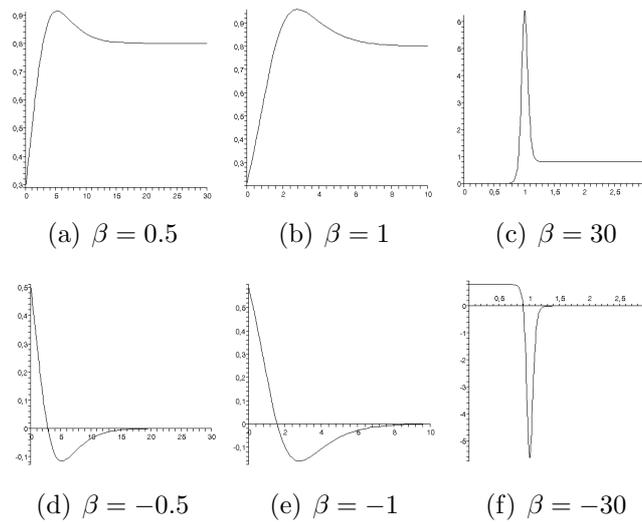


Figura 3.6: O gráfico de φ' como uma função do tamanho da população x ; $\bar{\mu} = 0,8$, $z = 1$.

Comportamento similar foi observado para um número diferente de sítios no anel cíclico. O mesmo fenômeno foi observado nas simulações utilizando acoplamento global.

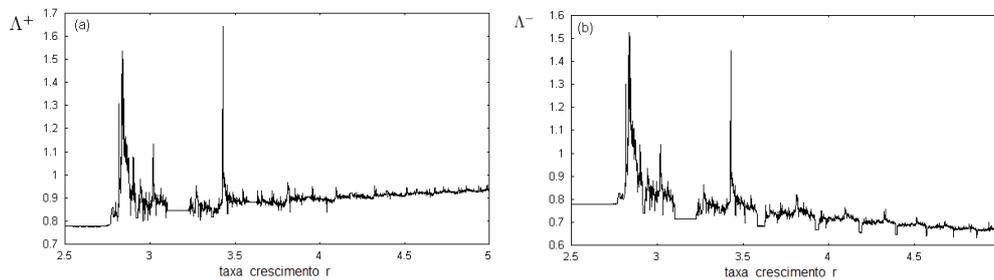


Figura 3.7: Λ como função da taxa de crescimento r em um anel de 6 sítios com acoplamento dos dois vizinhos mais próximos, $\bar{\mu} = 0,8$, $z = 1$. (a) $\beta = 30$ and (b) $\beta = -30$.

O parâmetro $\bar{\mu}$ na equação (3.32) pode ser interpretado como uma medida para a intensidade do acoplamento. Em nossas simulações observamos que a componente espacial do maior número transversal de Liapunov é uma função decrescente de $\bar{\mu}$ quando $\bar{\mu}$ é menor que um valor crítico. Para valores de $\bar{\mu}$ maiores que esse valor crítico, Λ é uma função crescente de $\bar{\mu}$. Simulações típicas são mostradas na Figura 3.8. Tal comportamento é observado no modelo com migração independente da densidade. Neste caso, temos $\Lambda = \sigma_{sub}(H_\mu)$, que pode ser facilmente calculado usando (3.34) e (3.35) tomando $\xi = \mu$. O gráfico de Λ como uma função de $\bar{\mu}$ é mostrado na Figura 3.8. Notamos a semelhança dos dois gráficos Λ como uma função de $\bar{\mu}$ (migração dependente da densidade) e de Λ como uma função de μ (migração independente da densidade). O valor crítico determinando o vértice do

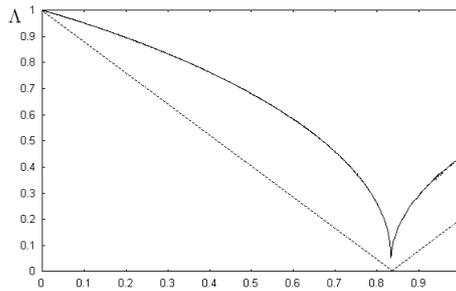


Figura 3.8: A linha contínua é o gráfico de Λ como função de $\bar{\mu}$ em um anel de 6 sítios com acoplamento global, $r = 2,75$, $\beta = -9$ e $z = 1$ e a linha pontilhada é o gráfico de Λ como função de μ .

gráfico em formato de v é exatamente $\frac{n-1}{n}$ para o modelo com acoplamento global. Esse valor é próximo de um se a metapopulação tem um número de sítios suficientemente grande. Por exemplo, se $n = 10$ este valor crítico é 0,9 o que significa que se a intensidade de acoplamento não é muito grande (menor do que 90%), ela tem um efeito positivo sobre a sincronização o que está de acordo com a intuição: maior acoplamento implica maior sincronia. Por outro lado, se $\frac{n-1}{n}$ é grande, temos um aumento do maior número transversal de Liapunov do atrator sincronizado, o que ocasiona uma redução da região de estabilidade do atrator.

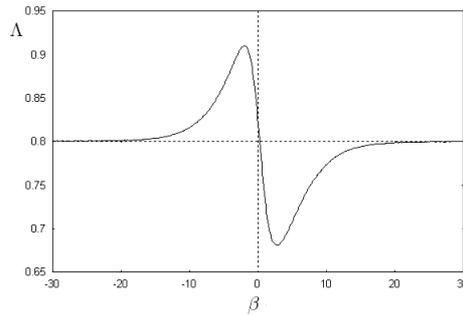


Figura 3.9: Λ como função de β em um anel de 6 com acoplamento global, $r = 2,7$, $\bar{\mu} = 0,3$ e $z = 1$.

O parâmetro β na equação (3.32) pode ser entendido como uma medida do grau de dispersão dependente da densidade. Uma característica comum em nossas simulações é o fato de que quanto mais a função $\mu(x)$ dada em (3.32) se parece com uma função “escada”, mais instável é o atrator sincronizado, no caso de migração dependente da densidade positiva. Exatamente o contrário ocorre no caso de dependência negativa da densidade. A Figura 3.9 ilustra uma simulação típica de Λ como uma função de β . É interessante notar que os valores de Λ para $\beta < 0$ são sempre maiores do que os valores de Λ para $\beta > 0$, sugerindo que a migração com dependência positiva da densidade favorece a sincronização em comparação com mecanismos de dispersão dependente da densidade negativos, o que está de acordo com os resultados em [56].

3.4 Conclusão

Oscilações caóticas sincronizadas, em uma rede de populações acopladas, estão relacionadas com os números transversais de Liapunov de um atrator caótico contido no conjunto invariante sincronizado. Neste capítulo, mostramos que o maior número transversal de Liapunov associado a um modelo metapopulacional de uma única espécie com migração dependente da densidade pode ser escrito como o produto de dois outros números L e Λ ; L é o número de Liapunov da dinâmica local e depende unicamente da função f ; o quantificador Λ depende do processo migratório

bem como da matriz de conectividade do sistema. Determinamos um critério para a estabilidade transversal assintótica do estado sincronizado, baseado nestes números. Os resultados obtidos estendem os resultados da referência [30], onde um modelo com migração independente da densidade foi considerado.

Uma comparação entre a migração dependente da densidade com a migração independente da densidade é estabelecida. A função de migração para o caso em que temos dependência da densidade é, inicialmente, simples e considera que a população só migra se a densidade estiver acima de um valor crítico estabelecido *a priori*. Com isso, mostramos que quando a migração é dependente da densidade ocorre uma redução do intervalo de sincronização sugerindo que a dependência da densidade na migração favorece a persistência da população. Esse mecanismo de dependência da densidade reduz a intensidade do acoplamento em comparação com o caso de migração independente da densidade. Assim, é natural esperarmos menos sincronização. Nossos resultados permitiram também quantificar esta perda da estabilidade através da medida natural de probabilidade definida sobre o conjunto sincronizado invariante, a qual é completamente determinada pela função f que é responsável pelos processos de reprodução e sobrevivência da espécie. É importante observar que os efeitos decorrentes de um mecanismo mais geral de dependência da densidade ([89], [107], [93]) na estabilidade da dinâmica sincronizada pode ser uma tarefa complexa, mas nossas análises preliminares identificaram algumas importantes características que podem levar a uma melhor compreensão do fenômeno de sincronização. Além disso, diferentes modelos de dispersão podem levar a diferentes conclusões. Por exemplo, se considerarmos um tipo particular de mecanismo de dispersão que leva em consideração não somente a densidade local, mas também a densidade dos possíveis vizinhos, é possível observarmos uma forte tendência de sincronismo, de acordo com os resultados em [88].

Como mencionado na introdução deste capítulo, a sincronia de dinâmicas populacionais tornou-se um importante mecanismo nos estudos de conservação em ecologia [19]. Por exemplo, em [30], para migração independente da densidade, pode-

mos ver que estimativas sobre variações de Λ (dado por $\Lambda = \sigma_{sub}(H_\mu)$) podem trazer informações valiosas para planejamentos qualitativos em projetos de conservação: se essas mudanças em Λ forem relativamente pequenas, então a contribuição dos efeitos de resgate para a probabilidade de extinção não será fortemente afetada. No caso considerado no presente trabalho (migração dependente da densidade *on-off*) esses efeitos são mais fracos porque temos $\Lambda = [\sigma_{sub}(H_\mu)]^{\rho(S_z)}$, e assim pequenas mudanças em $\sigma_{sub}(H_\mu)$ irão se refletir em pequenas variações em Λ , pois $\rho(S_z) < 1$.

Além disso, investigamos uma família de função de migração mais geral, que no limite ($\beta \rightarrow +\infty$) corresponde a migração *on-off* apresentada anteriormente. O caso com $\beta < 0$ também foi considerado. Essa função de migração sugere que os indivíduos migram quando há excesso de densidade populacional no sítio ($\beta > 0$) e denominamos esta de migração positiva dependente da densidade; a migração também ocorre quando há escassez de indivíduos ($\beta < 0$) e é denominada migração negativa dependente da densidade. As simulações numéricas mostram que a migração positiva exerce uma forte tendência do parâmetro Λ crescer como função da taxa de crescimento da população, e no caso de migração negativa ocorre uma tendência contrária. Esta observação é especialmente útil no caso da migração dependente da densidade positiva: como o número de Liapunov L da dinâmica local também apresenta uma tendência de aumentar como uma função de taxa de crescimento da população, essa tendência é observada também em $L\Lambda$. Isso significa que no caso de migração positiva dependente da densidade, populações com baixas taxas de crescimento serão mais propensas a sincronizar em comparação com outras cuja taxa de crescimento é alta.

Observamos também que, para os modelos com dependência da densidade no processo migratório, tratados neste trabalho, algumas características básicas apresentadas em modelos com migração independente da densidade não são alteradas. Por exemplo, dinâmicas caóticas em redes com um número significativamente grande de sítios são difíceis de sincronizarem. Isso decorre do fato que a intensidade do acoplamento entre os sítios é essencial no fenômeno de sincronização, no sen-

tido de que redes mais fortemente conectadas são mais propensas a sincronizar (por exemplo, acoplamento global é mais propenso a sincronizar do que o acoplamento com os dois vizinhos mais próximos). Outra semelhança entre os dois modelos é que o parâmetro $\bar{\mu}$ tem a mesma influência no número transversal de Liapunov de um atrator sincronizado que a fração de dispersão (parâmetro μ) no modelo de migração não dependente da densidade.

4 SINCRONIZAÇÃO EM SISTEMAS CAÓTICOS - *MULTIESPÉCIES*

O interesse em estudos de sincronização em redes de populações acopladas via migração é crescente como já foi visto no capítulo anterior. Nessa linha, investigamos a influência da migração dependente da densidade no fenômeno de sincronização de órbitas caóticas, em modelos metapopulacionais de múltiplas espécies. A dependência da densidade em movimentos migratórios implica em um acoplamento não linear, o que torna mais difícil o tratamento analítico do problema. Além disso, o fato de termos k espécies estabelecendo-se no sistema, contribui para o aumento dessa dificuldade.

Consideramos inicialmente o modelo cuja dinâmica local apresenta hierarquia (para maiores detalhes sobre este modelo ver Capítulo 2 deste trabalho). Para este caso obtivemos uma fórmula para os $(n - 1)k$ números transversais de Liapunov associados ao sistema, generalizando alguns resultados obtidos no Capítulo 3. Ainda com relação a esse modelo hierárquico, estudamos a possibilidade da ocorrência de sincronia parcial (formação de “clusters”) em regiões onde o maior número transversal de Liapunov é maior do que um (a região de impossibilidade de coerência, segundo [30]), relacionando este fenômeno com a migração dependente da densidade.

A possibilidade de sincronização em redes de populações acopladas cuja dinâmica local corresponde a modelos com estrutura etária, bem como um modelo epidêmico do tipo $S-I-S$ também são investigados. Fenômenos interessantes são evidenciados numericamente.

4.1 Estado Sincronizado e Linearização

Consideramos o modelo metapopulacional multi-espécies descrito no Capítulo 2 dado por

$$\mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t) - \sum_{i=1}^n b_{ji} \Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t)), \quad \forall j = 1, 2, \dots, n, \quad t = 0, 1, \dots, \quad (4.1)$$

onde admitimos todas as hipóteses descritas na Seção 2.1, com a hipótese adicional que $\mathbf{f} : \mathbb{R}_+^k \rightarrow \mathbb{R}_+^k$ é uma função limitada de classe $C^{1+\varsigma}$, com $0 < \varsigma < 1$. Além disso, vamos admitir que \mathbf{f} possui um atrator Ω_k e uma medida natural associada ρ , com suporte em Ω_k .

Definição. (*Estado Sincronizado*) Uma órbita referente ao sistema (4.1) é dita estar em estado sincronizado se, para cada $t = 0, 1, 2, \dots$, temos que $\mathbf{x}_i^t = \mathbf{x}_j^t \equiv \mathbf{x}_s^t$, $\forall i, j = 1, 2, \dots, n$.

Isso significa que o sistema está em estado sincronizado se todas as subpopulações possuem o mesmo número de indivíduos, porém a densidade populacional não se mantém necessariamente constante ao longo da evolução do tempo. As soluções sincronizadas assumem valores no subespaço k dimensional

$$\mathbb{S} = \text{span}\{\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2, \dots, \mathbf{v}_k\} \quad (4.2)$$

do espaço de fase do sistema, onde

$$\begin{aligned} \mathbf{v}_1 &= ((1, 0, \dots, 0)_k, (1, 0, \dots, 0)_k, \dots, (1, 0, \dots, 0)_k)_{nk}^T, \\ \mathbf{v}_2 &= ((0, 1, 0, \dots, 0)_k, (0, 1, 0, \dots, 0)_k, \dots, (0, 1, 0, \dots, 0)_k)_{nk}^T, \\ &\vdots \\ \mathbf{v}_k &= ((0, \dots, 0, 1)_k, (0, \dots, 0, 1)_k, \dots, (0, \dots, 0, 1)_k)_{nk}^T. \end{aligned} \quad (4.3)$$

A condição $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$ para cada $j = 1, 2, \dots, n$ é suficiente para que o subespaço \mathbb{S} seja invariante com relação ao sistema (4.1), e assim garanta a existência de soluções sincronizadas. Denotando o sistema (4.1) na forma sucinta (2.7), é fácil ver que $\Omega_{nk} = \{(\mathbf{x}, \mathbf{x}, \dots, \mathbf{x}); \mathbf{x} \in \Omega_k\}$ está contido em \mathbb{S} , correspondendo então a um atrator sincronizado para $\mathbf{F}|_{\mathbb{S}}$.

Seja $\mathbf{X}_s^t = (\mathbf{x}_s^t, \mathbf{x}_s^t, \dots, \mathbf{x}_s^t) \in \mathbb{R}^{k \times n}$ um estado sincronizado do sistema (4.1), onde $\mathbf{x}_s^t = (x_1^t, x_2^t, \dots, x_k^t)$ e $\mathbf{x}_s^0 \in \Omega_k$. Assim como no capítulo anterior, a estabilidade assintótica transversal de Ω_{nk} será avaliada pelo processo de linearização do sistema. Nessa direção, adaptando os cálculos realizados na demonstração do Teorema 2.1, a matriz jacobiana do sistema (4.1) calculada em \mathbf{X}_s^t é dada por

$$J(\mathbf{X}_s^t) = I_n \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t) - B \otimes (D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t))D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t)), \quad (4.4)$$

onde estamos assumindo que Φ é de classe $C^{1+\varsigma}$ numa vizinhança de Ω_k . Assim como na Seção 3.2, estamos interessados em avaliar o comportamento de componentes transversais à órbita sincronizada. Para isso, consideramos novamente a representação $B = Q^{-1}\mathcal{B}Q$, onde \mathcal{B} foi definido em (3.10) e Q é a matriz de mudança de base descrita na Seção 3.2. Seja \mathbb{S}^\perp o complemento ortogonal de \mathbb{S} em $\mathbb{R}^{n \times k}$, ou seja, $\mathbb{R}^{n \times k} = \mathbb{S} \oplus \mathbb{S}^\perp$. Essa decomposição nos permite considerar a representação de um vetor $\mathbf{w} \in \mathbb{R}^{n \times k}$ em termos de uma base Γ formada pelos vetores $\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2, \dots, \mathbf{v}_k$ (definidos em (4.3)) juntamente com outros $k(n-1)$ vetores linearmente independentes que geram \mathbb{S}^\perp . Nesse sentido, temos o seguinte resultado

Lema 4.1. *Considere a base Γ descrita no parágrafo anterior, então a matriz de mudança de base, da base usual do $\mathbb{R}^{n \times k}$ para Γ , é dada por $Q \otimes I_k$.*

Demonstração. Inicialmente, relembramos a discussão da Seção 3.2, onde consideramos a decomposição $\mathbb{R}^n = S \oplus S^\perp$, com $S = \text{span}(v)$, $v = (1, 1, \dots, 1)_n^T$ e S^\perp é o complemento ortogonal de S em \mathbb{R}^n . Sejam u_1, u_2, \dots, u_{n-1} vetores coluna n -dimensionais linearmente independentes tais que $S^\perp = \text{span}(u_1, u_2, \dots, u_{n-1})$. É fácil checar que, se $\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2, \dots, \mathbf{v}_k$ são dados como em (4.3), então

$$\mathbf{v}_1 = v \otimes e_1, \mathbf{v}_2 = v \otimes e_2, \dots, \mathbf{v}_k = v \otimes e_k,$$

onde

$$e_1 = (1, 0, \dots, 0)_k^T, e_2 = (0, 1, \dots, 0)_k^T, \dots, e_k = (0, \dots, 0, 1)_k^T.$$

Utilizando as propriedades do produto de Kronecker, temos que,

$$\mathbf{v}_i \cdot (u_j \otimes e_\ell)^T = (v \otimes e_i) \cdot (u_j \otimes e_\ell)^T = (v \cdot u_j^T) \otimes (e_i \cdot e_\ell^T) = 0, \quad (4.5)$$

para todo $i, \ell = 1, \dots, k, j = 1, \dots, n - 1$ e onde usamos a ortogonalidade entre v e u_j . Do fato que $(u_1, u_2, \dots, u_{n-1})$ é um conjunto de vetores linearmente independentes em \mathbb{R}^n , é fácil verificar que os vetores $\{u_j \otimes e_\ell\}_{\ell,j=1}^{k,n-1}$ são linearmente independentes em $\mathbb{R}^{n \times k}$; portanto, utilizando (4.5), vemos que $\mathbb{S}^\perp = \text{span}(\{u_j \otimes e_\ell\}_{\ell,j=1}^{k,n-1})$. Assim, $\Gamma = [\{\mathbf{v}_i\}_{i=1}^k; \{u_j \otimes e_\ell\}_{\ell,j=1}^{k,n-1}]$.

Seja

$$\mathbf{x} = (x_{11}, x_{21}, \dots, x_{k1}; x_{12}, x_{22}, \dots, x_{k2}; \dots; x_{1n}, x_{2n}, \dots, x_{kn})^T$$

um vetor pertencente a $\mathbb{R}^{n \times k}$. De acordo com a discussão da Seção 3.2, para cada $i = 1, \dots, k$, podemos escrever

$$(x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{in})^T = d_{i1}v + d_{i2}u_1 + \dots + d_{in}u_{n-1},$$

onde, para cada $\ell = 1, \dots, n$, $d_{i\ell} = \sum_{j=1}^n q_{\ell j} x_{ij}$ e $q_{\ell j}$ são as entradas da matriz Q . Assim, utilizando a propriedade de distributividade do produto de Kronecker com relação à adição, temos

$$(x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{in})^T \otimes e_i = d_{i1}v \otimes e_i + d_{i2}u_1 \otimes e_i + \dots + d_{in}u_{n-1} \otimes e_i.$$

Da igualdade acima e do fato que $\mathbf{x} = \sum_{i=1}^k (x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{in})^T \otimes e_i$, decorre que a representação do vetor \mathbf{x} com relação à base Γ é dada por

$$(d_{11}, d_{21}, \dots, d_{k1}; d_{12}, d_{22}, \dots, d_{k2}; \dots; d_{1n}, d_{2n}, \dots, d_{kn})^T = (Q \otimes I_k) \mathbf{x},$$

o que prova o resultado enunciado no Lema. \square

Um cálculo simples mostra que, do fato que $\lambda_0 = 0$ é autovalor simples de B , este é um autovalor de multiplicidade k para $B \otimes I_k$; seu auto-espço associado é precisamente \mathbb{S} . Dessa forma, reescrevendo $J(\mathbf{X}_s^t)$ (dado em (4.4)) como

$$J(\mathbf{X}_s^t) = I_n \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t) - (I_n \otimes (D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t))D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t)))(B \otimes I_k),$$

vemos que \mathbb{S} é um subespaço invariante com relação a J . Isso nos induz a considerar a representação de J em termos da base Γ , ou seja,

$$\begin{aligned} (Q \otimes I_k)J(\mathbf{X}_s^t)(Q \otimes I_k)^{-1} &= (I_n \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t) - \mathcal{B} \otimes (D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t))D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t))) = \\ &= \begin{bmatrix} D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t) & O_k & & \dots & & O_k \\ O_k & & & & & \\ \vdots & & (I_{n-1} \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t) - A \otimes (D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t))D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t))) & & & \\ O_k & & & & & \end{bmatrix}, \end{aligned} \quad (4.6)$$

onde O_k é a matriz nula de ordem $k \times k$. Assim, a estabilidade assintótica transversal de Ω_{nk} pode ser avaliada através do sistema linear

$$Y_{t+1} = (I_{n-1} \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t) - A \otimes (D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t))D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t)))Y_t, \quad (4.7)$$

onde $Y_t = (\mathbf{y}_1^t, \mathbf{y}_2^t, \dots, \mathbf{y}_{n-1}^t)^T$, $\mathbf{y}_j^t = (y_{1j}^t, y_{2j}^t, \dots, y_{kj}^t)^T$ e A definida em (3.10). Para isso, vamos supor que $(I_{n-1} \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}) - A \otimes (D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}))D\mathbf{f}(\mathbf{x})))$ é invertível, para $\mathbf{x} \in \Omega_k$. Também supomos que $\ln^+ \|(I_{n-1} \otimes D\mathbf{f}(\cdot) - A \otimes (D\Phi(\mathbf{f}(\cdot))D\mathbf{f}(\cdot)))\| \in L^1(\rho)$. Com isso, o limite

$$\lim_{\tau \rightarrow +\infty} \|P_{\tau-1}P_{\tau-2} \dots P_0\|^{\frac{1}{\tau}}, \quad (4.8)$$

onde $P_\tau = (I_{n-1} \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^\tau) - A \otimes (D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^\tau))D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^\tau)))$, existe para quase todo $\mathbf{x}_s^0 \in \Omega_k$ (com relação à medida ρ) e é independente de \mathbf{x}_s^0 . O limite dado em (4.8) corresponde ao maior número transversal de Liapunov associado ao atrator Ω_{nk} . Isso nos habilita a enunciar o Teorema abaixo, que fornece uma condição suficiente para a estabilidade assintótica transversal de Ω_{nk} e que generaliza os resultados estabelecidos no Teorema 3.1.

Teorema 4.1. *Admitimos as hipóteses sobre \mathbf{f} , Φ e a matriz C consideradas até agora. Então, o maior número transversal de Liapunov do atrator Ω_{nk} é dado pelo limite (4.8). Além disso, se*

$$\lim_{\tau \rightarrow +\infty} \|P_{\tau-1}P_{\tau-2} \dots P_0\|^{\frac{1}{\tau}} < 1, \quad (4.9)$$

então o atrator Ω_{nk} é transversalmente assintoticamente estável.

Observação 4.1. Se assumirmos que B é diagonalizável, um cálculo simples mostra que o sistema (4.7) pode ser escrito na forma

$$Y_{t+1} = \bigoplus_{j=1}^{n-1} [I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t))] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t) Y_t, \quad (4.10)$$

onde $\lambda_1, \dots, \lambda_{n-1}$ são os autovalores não nulos de B . Consideramos a norma espectral $\|A\| = \max\{\|A_1\|, \dots, \|A_n\|\}$, onde $A = \text{diag}[A_1, \dots, A_n]$ é matriz diagonal por blocos e A_1, \dots, A_n são matrizes quadradas de dimensão k . Assim, se $\lambda_* \in \text{spec}(B)$ é tal que seu bloco correspondente possui a maior norma, então podemos reescrever o critério (4.9) como

$$\lim_{\tau \rightarrow +\infty} \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} [I_k - \lambda_* D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \right\|^{\frac{1}{\tau}} < 1. \quad (4.11)$$

De acordo com o Teorema 4.1, órbitas que iniciam próximas do atrator Ω_{nk} , irão se aproximar deste à medida que $t \rightarrow +\infty$ se garantirmos que a desigualdade (4.9) for satisfeita. Entretanto, condições para que isso ocorra, como as estabelecidas no Teorema 3.1, são difíceis de obter para \mathbf{f} e Φ genéricas. Portanto, vamos considerar alguns casos especiais de interesse no contexto biológico em que podemos considerar certas hipóteses simplificadoras.

Inicialmente, consideramos o caso em que todas as espécies envolvidas possuem a mesma fração migratória, ou seja, $\mu_i(\mathbf{x}) = \bar{\mu}$, $\forall i = 1, 2, \dots, k$. Assim, no caso de B ser diagonalizável, o sistema linear (4.10) pode ser escrito na forma

$$Y_{t+1} = \bigoplus_{j=1}^{n-1} [1 - \lambda_j \bar{\mu}] D(\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t)) Y_t. \quad (4.12)$$

Nesse caso, um critério de estabilidade transversal para Ω_{nk} , mais explícito do que (4.11), pode ser obtido, de acordo com o Teorema abaixo

Teorema 4.2. *Consideramos o sistema (4.1) com a matriz de conectividade C dada por (3.31) (acoplamento global). Seja $\mu_i(\mathbf{x}) = \bar{\mu}$, $\forall i = 1, 2, \dots, k$. Admitimos as hipóteses sobre \mathbf{f} descritas na presente seção e que $\ln^+ \|D\mathbf{f}(\cdot)\| \in L^1(\rho)$. Além disso, supomos que, para cada $j = 1, \dots, n - 1$, a matriz $[1 - \lambda_j \bar{\mu}] D(\mathbf{f}(\mathbf{x}))$ é invertível*

para todo $\mathbf{x} \in \Omega_k$. Seja L o maior número de Liapunov associado ao atrator Ω_k .

Então se

$$|1 - \lambda\bar{\mu}|L < 1, \quad (4.13)$$

onde $\lambda = \frac{n}{n-1}$, o atrator Ω_{nk} é transversalmente assintoticamente estável.

Demonstração. O maior número de Liapunov L do atrator Ω_k , é dado por $L = \lim_{\tau \rightarrow +\infty} \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \right\|^{\frac{1}{\tau}}$, onde $\{\mathbf{X}_s^t\}_{t \in \mathbb{Z}^+}$ é uma órbita sincronizada do sistema (4.1) e $\mathbf{x}_s^0 \in \Omega_k$. Esse limite existe para quase todo $\mathbf{x}_s^0 \in \Omega_k$ (com relação à medida ρ) e não depende sobre $\mathbf{x}_s^0 \in \Omega_k$.

Como $\bigoplus_{j=1}^{n-1} [1 - \lambda_j \bar{\mu}] D\mathbf{f}(\mathbf{x})$ é invertível para todo $\mathbf{x} \in \Omega_k$, a estabilidade assintótica transversal de Ω_{nk} é garantida se

$$\lim_{\tau \rightarrow +\infty} \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} \bigoplus_{j=1}^{n-1} [1 - \lambda_j \bar{\mu}] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \right\|^{\frac{1}{\tau}} < 1 \quad (4.14)$$

(para detalhes ver [7]). Como $L = \lim_{\tau \rightarrow +\infty} \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \right\|^{\frac{1}{\tau}}$ existe, o mesmo é válido para o limite dado em (4.14). De fato, observamos que

$$\begin{aligned} & \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} \bigoplus_{j=2}^n [1 - \lambda_j \bar{\mu}] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \right\|^{\frac{1}{\tau}} = \\ & = \left\| \begin{bmatrix} [1 - \lambda_2 \bar{\mu}]^\tau \prod_{t=0}^{\tau-1} D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) & & \\ & \ddots & \\ & & [1 - \lambda_n \bar{\mu}]^\tau \prod_{t=0}^{\tau-1} D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \end{bmatrix} \right\|^{\frac{1}{\tau}}. \end{aligned}$$

Seja $\|A\| = \sum_i \|A_i\|$, onde $A = \text{diag}(A_1, \dots, A_n)$, a norma considerada neste caso.

Portanto, temos que

$$\begin{aligned} \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} \bigoplus_{j=2}^n [1 - \lambda_j \bar{\mu}] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \right\| &= |1 - \lambda_2 \bar{\mu}|^\tau \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \right\| + \dots + |1 - \lambda_n \bar{\mu}|^\tau \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \right\| \\ &= (|1 - \lambda_2 \bar{\mu}|^\tau + \dots + |1 - \lambda_n \bar{\mu}|^\tau) \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \right\| = \\ &= (n-1) |1 - \lambda \bar{\mu}|^\tau \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \right\|, \end{aligned}$$

onde $\lambda = \frac{n}{n-1}$, já que estamos supondo que o acoplamento é global. Ou seja, a matriz de configuração da rede C é dada por (3.31) e os autovalores de $B = I_n - C$ são dados por $\lambda_0 = 0$ e $\lambda_1 = \dots = \lambda_{n-1} = \lambda = \frac{n}{n-1}$. Assim, o limite dado em (4.14) fica na forma

$$\lim_{\tau \rightarrow +\infty} \left((n-1) |1 - \lambda \bar{\mu}|^\tau \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t) \right\| \right)^{\frac{1}{\tau}} = |1 - \lambda \bar{\mu}| \lim_{\tau \rightarrow +\infty} \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t) \right\|^{\frac{1}{\tau}} < 1,$$

onde usamos o fato de que $\lim_{\tau \rightarrow +\infty} (n-1)^{\frac{1}{\tau}} = 1$, para um número finito de sítios n . Assim, se $|1 - \lambda \bar{\mu}| < 1$, o atrator Ω_{nk} é transversalmente assintoticamente estável. \square

Observação 4.2. Observamos que, assim como no caso de uma única espécie (ver Observação 3.1), se assumirmos que $\sup_{\mathbf{x} \in \mathbb{R}^k} \|(1 - \lambda \bar{\mu}) D\mathbf{f}(\mathbf{x})\| < 1$, não é necessária a hipótese de invertibilidade de $(1 - \lambda \bar{\mu}) D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t)$ e podemos usar o Teorema do Valor Médio diretamente para garantir a estabilidade assintótica transversal do atrator sincronizado.

4.2 Hierarquia na Dinâmica Local

Considere a dinâmica local com hierarquia. Dessa forma, conforme discussão da Seção 2.2, $D\mathbf{f}$ é uma matriz $k \times k$ triangular inferior. E a matriz $D\Phi$ é dada por $D\Phi = \text{diag} \left(\frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}, \frac{\partial \phi_2}{\partial x_2}, \dots, \frac{\partial \phi_k}{\partial x_k} \right)$.

Abaixo determinamos uma expressão para os números transversais de Liapunov associados ao atrator sincronizado Ω_{nk} . O teorema a seguir é uma generalização dos resultados estabelecidos no capítulo anterior onde o caso de uma única espécie foi considerado (Teorema 3.2).

Teorema 4.3. *Assumimos as hipóteses sobre a matriz de conectividade C descritas no Capítulo 2. Seja $\mathbf{f} : \mathbb{R}_+^k \rightarrow \mathbb{R}_+^k$ com a estrutura hierárquica dada acima e ρ uma medida de probabilidade ergódica e invariante com relação a \mathbf{f} . Supomos que cada componente $f_i : \mathbb{R}_+^k \rightarrow \mathbb{R}_+$ da função \mathbf{f} satisfaz $\ln^+ \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\cdot) \right| \in L^1(\rho)$. Seja também*

$\Phi : \mathbb{R}_+^k \rightarrow \mathbb{R}_+^k$ tal que cada componente ϕ_i satisfaz $\ln^+ \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\cdot) \right| \in L^1(\rho)$ para todo autovalor λ_j da matriz $B = I_n - C$. Então, existe um conjunto $M \in \mathbb{R}_+^k$ com $\rho(M) > 0$, tal que para todo $\mathbf{x}_s^0 \in M$ os números transversais de Liapunov da órbita $\{\mathbf{X}_s^t\}_{t \in \mathbb{Z}^+}$ são dados pela expressão

$$\tilde{\Lambda}_i^j = \exp \int_{\mathbb{R}_+^k} \ln \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}),$$

para $i = 1, \dots, k$, $j = 1, \dots, n - 1$.

Demonstração. Para cada $\mathbf{x}_s^0 \in \mathbb{R}_+^k$, os expoentes de Liapunov da órbita \mathbf{X}_s^t são definidos como os autovalores da matriz $\Upsilon_{\mathbf{x}_s^0} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} (T_{\mathbf{x}_s^0}^{\tau*} T_{\mathbf{x}_s^0}^\tau)^{\frac{1}{2\tau}}$, onde

$$T_{\mathbf{x}_s^0}^\tau = \prod_{t=0}^{\tau-1} \bigoplus_{j=1}^{n-1} [I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t))] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^t).$$

A existência desse limite será discutida a seguir.

A matriz $T_{\mathbf{x}_s^0}^\tau$ é diagonal por blocos, onde cada j -bloco é dado por

$$[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^0))] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^0) \cdots [I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^{\tau-1}))] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^{\tau-1}).$$

A matriz $[I_k - \lambda_j D\Phi(\cdot)] D\mathbf{f}(\cdot)$ é triangular inferior (ver início da Seção 2.2). Do fato que o produto de matrizes triangulares inferiores resulta em uma matriz triangular inferior segue que o j -ésimo bloco de T^τ é uma matriz triangular inferior com elementos da diagonal dados por

$$z_{ii} = \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^0)) \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}_s^0) \cdots \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{f}(\mathbf{x}_s^{\tau-1})) \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}_s^{\tau-1}).$$

Como o sistema (4.10) é regular (ver [90], p. 465), e a matriz $T_{\mathbf{x}_s^0}^\tau$ é uma matriz triangular, segue que os expoentes de Liapunov do sistema são dados por (ver [26])

$$\Lambda_i^j = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \ln \left| \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}_s^t) \right) \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}_s^t) \right|, \quad (4.15)$$

para $i = 1, \dots, k$, $j = 1, \dots, n - 1$. O limite acima existe para todo \mathbf{x}_s^0 pertencente a um determinado conjunto $M \in \mathbb{R}_+^k$ tal que $\rho(M) > 0$. Isso é uma consequência

do Teorema Ergódico de Birkoff (ver [104], [33]). Esse mesmo teorema garante que os expoentes de Liapunov são da forma

$$\Lambda_i^j = \int_{\mathbb{R}_+^k} \ln \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}),$$

$i = 1, \dots, k$, $j = 1, \dots, n - 1$. Definimos

$$\tilde{\Lambda}_i^j = \exp \int_{\mathbb{R}_+^k} \ln \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}),$$

$i = 1, \dots, k$, $j = 1, \dots, n - 1$ os números de Liapunov transversais associados à órbita $\{\mathbf{X}_s^t\}_{t \in \mathbb{Z}^+}$. \square

Corolário 4.1. *Admitimos as hipóteses do Teorema 4.3. Supomos que Ω_k é um atrator para \mathbf{f} e ρ é uma medida natural com suporte sobre Ω_k . Além disso, admitimos que \mathbf{f} e Φ são de classe $C^{1+\varsigma}$, com $0 < \varsigma < 1$ numa vizinhança de Ω_k e, para cada $j = 1, \dots, n - 1$, $[I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\cdot))]D\mathbf{f}(\cdot)$ é invertível quando restrito à Ω_k . Então, se*

$$\Lambda < 1, \tag{4.16}$$

onde $\Lambda = \max_{i=1:k; j=1:n-1} \tilde{\Lambda}_i^j$, o atrator Ω_{nk} é transversalmente assintoticamente estável.

Demonstração. Das hipóteses supostas no Corolário e pelo Teorema Ergódico de Birkhoff, o limite dado em (4.15) existe para quase todo $\mathbf{x}_s^0 \in \Omega_k$ (com relação à medida ρ). Consideramos agora o máximo dos números de Liapunov de cada bloco,

$$\tilde{\Lambda}^1 = \max_{i=1, \dots, k} \tilde{\Lambda}_i^1, \quad \tilde{\Lambda}^2 = \max_{i=1, \dots, k} \tilde{\Lambda}_i^2, \quad \dots, \quad \tilde{\Lambda}^{n-1} = \max_{i=1, \dots, k} \tilde{\Lambda}_i^{n-1}.$$

e, finalmente o máximo desses, isto é, $\Lambda = \max_{j=1, \dots, n-1} \tilde{\Lambda}^j$. Com isso, utilizando o Teorema 2.19 em [7], se $\Lambda < 1$ o atrator Ω_{nk} é transversalmente assintoticamente estável. \square

Observação 4.3. No caso em que as frações migratórias são constantes (isto é, as frações migratórias são dadas por $\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_k$) podemos utilizar o Teorema 4.3 para

obter a seguinte representação para $\tilde{\Lambda}_i^j$,

$$\begin{aligned}\tilde{\Lambda}_i^j &= \exp \int_{\mathbb{R}_+^k} \ln |1 - \lambda_j \mu_i| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}) \\ &= \exp \int_{\mathbb{R}_+^k} \ln |1 - \lambda_j \mu_i| + \ln \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}) \\ &= \exp \left\{ \ln |1 - \lambda_j \mu_i| \rho(\mathbb{R}_+^k) + \int_{\mathbb{R}_+^k} \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}) \right\} \\ &= |1 - \lambda_j \mu_i| \int_{\mathbb{R}_+^k} \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}),\end{aligned}$$

$i = 1, \dots, k$, $j = 1, \dots, n - 1$. Esse resultado generaliza o Teorema 4.2, para o caso de hierarquia.

Observação 4.4. Se assumirmos as hipóteses do Corolário 3.1, podemos demonstrar que, se $\Lambda_n = \max_{i=1:k; j=1:n} \tilde{\Lambda}_i^j$ denota o maior dos números de Liapunov quando consideramos n sítios, então $\lim_{n \rightarrow +\infty} \Lambda_n \geq 1$. Abaixo esboçamos a demonstração desse resultado, que é similar à do Corolário 3.1.

Inicialmente, observamos que

$$\begin{aligned}\Lambda &= \max_{ij} \exp \left\{ \int_{\mathbb{R}_+^k} \ln \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}) \right\} \\ &= \exp \left\{ \max_i \max_j \left\{ \int_{\mathbb{R}_+^k} \ln \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}) \right\} \right\}.\end{aligned}$$

Dessa forma, podemos escrever

$$\begin{aligned}\Lambda &= \exp \left\{ \max_i \max_j \left\{ \int_{A_i} \ln \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}) + \right. \right. \\ &\quad \left. \left. + \int_{B_i} \ln \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}) + \int_{C_i} \ln \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}) \right\} \right\},\end{aligned}$$

onde $A_i = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}_+^k, 0 \leq \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \leq \xi^*(n)\}$, $B_i = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}_+^k, \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \geq \xi^*(n)\}$ e $C_i = \{\mathbf{x} \in \mathbb{R}_+^k, \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \leq 0\}$.

Utilizando (3.35), obtemos

$$\begin{aligned}\Lambda &= \exp \left\{ \max_i \left\{ \int_{A_i} \ln \left| 1 - \lambda_1 \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}) + \right. \right. \\ &\quad \left. \left. + \int_{B_i} \ln \left| \lambda_{n-1} \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) - 1 \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}) + \int_{C_i} \ln \left| 1 - \lambda_{n-1} \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}) \right\} \right\}.\end{aligned}$$

Dessa forma, se definirmos i_{max} como sendo o índice correspondente onde ocorre o máximo acima, temos

$$\begin{aligned} \Lambda = \exp & \left\{ \int_{A_{i_{max}}} \ln \left| 1 - \lambda_1 \frac{\partial \phi_{i_{max}}(\mathbf{x})}{\partial x_i} \right| \left| \frac{\partial f_{i_{max}}(\mathbf{x})}{\partial x_i} \right| d\rho(\mathbf{x}) + \right. \\ & + \int_{B_{i_{max}}} \ln \left| \lambda_{n-1} \frac{\partial \phi_{i_{max}}(\mathbf{x})}{\partial x_i} - 1 \right| \left| \frac{\partial f_{i_{max}}(\mathbf{x})}{\partial x_i} \right| d\rho(\mathbf{x}) + \\ & \left. + \int_{C_{i_{max}}} \ln \left| 1 - \lambda_{n-1} \frac{\partial \phi_{i_{max}}(\mathbf{x})}{\partial x_i} \right| \left| \frac{\partial f_{i_{max}}(\mathbf{x})}{\partial x_i} \right| d\rho(\mathbf{x}) \right\}. \end{aligned}$$

Utilizando o Teorema da Convergência Dominada, e o fato que $\lim_{n \rightarrow +\infty} \xi^*(n) = 2/a$, segue que

$$\begin{aligned} \lim_{n \rightarrow +\infty} \ln \Lambda_n = & \int_{\{\mathbf{x} \in \mathbb{R}_+^k, \frac{\partial \phi_i(\mathbf{x})}{\partial x_i} \geq 2/a\}} \ln \left(a \frac{\partial \phi_{i_{max}}(\mathbf{x})}{\partial x_i} \right) \left| \frac{\partial f_{i_{max}}(\mathbf{x})}{\partial x_i} \right| d\rho(\mathbf{x}) + \\ & + \int_{\{\mathbf{x} \in \mathbb{R}_+^k, \frac{\partial \phi_i(\mathbf{x})}{\partial x_i} \leq 0\}} \ln \left(1 - a \frac{\partial \phi_{i_{max}}(\mathbf{x})}{\partial x_i} \right) \left| \frac{\partial f_{i_{max}}(\mathbf{x})}{\partial x_i} \right| d\rho(\mathbf{x}) \geq 0, \end{aligned}$$

e o resultado segue da desigualdade acima.

Observamos que da expressão (4.15), os expoentes transversais de Liapunov do atrator Ω_{nk} , para quase todo $\mathbf{x}_s^0 \in \Omega_{nk}$ (com relação à medida ρ), são dados por

$$\begin{aligned} \Lambda_i^j &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \left(\ln \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i(\mathbf{x}_s^t)}{\partial x_i} \right| + \ln \left| \frac{\partial f_i(\mathbf{x}_s^t)}{\partial x_i} \right| \right) \\ &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \ln \left| \frac{\partial f_i(\mathbf{x}_s^t)}{\partial x_i} \right| + \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \ln \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i(\mathbf{x}_s^t)}{\partial x_i} \right| \quad (4.17) \\ &= L_i^j + \Delta_i^j, \end{aligned}$$

onde L_i^j é o expoente de Liapunov da órbita associado à dinâmica local e Δ_i^j é um quantificador que envolve a taxa de variação de migração da referida espécie e os autovalores da matriz B . Definindo $\tilde{\Lambda}_i^j = \exp(\Lambda_i^j)$, $\tilde{\Delta}_i^j = \exp(\Delta_i^j)$ e $\tilde{L}_i^j = \exp(L_i^j)$, os números transversais de Liapunov são dados por

$$\begin{aligned} \exp(\Lambda_i^j) &= \exp(L_i^j + \Delta_i^j) \\ \tilde{\Lambda}_i^j &= \tilde{L}_i^j \tilde{\Delta}_i^j. \end{aligned} \quad (4.18)$$

Ou seja, é possível separar os números transversais de Liapunov no produto dos números de Liapunov da dinâmica local por um parâmetro que depende do processo de migração associado ao sistema. Esta mesma separação foi encontrada para o caso de uma única espécie e nos permite analisar a influência da taxa de migração com relação à possibilidade de sincronização, estudando isoladamente o parâmetro $\max_{i,j} \{\tilde{\Delta}_i^j\}$.

Nessa direção, nas simulações numéricas realizadas abaixo assumimos que o sistema corresponde a somente duas espécies. A dinâmica local utilizada é a da forma hierárquica dada em (2.23) e consideramos funções de migração discutidas no Capítulo 3. As Figuras 4.1 (a) e (b) mostram $\max_{i,j} \{\tilde{\Delta}_i^{j+}\}$ e $\max_{i,j} \{\tilde{\Delta}_i^{j-}\}$, os parâmetros espaciais com migração positiva e negativa dependente da densidade, correspondendo a valores de $\beta > 0$ e $\beta < 0$, respectivamente, como função da taxa de crescimento intrínseco (dado por r_1) da espécie um. O modelo metapopulacional considerado envolve 8 sítios com acoplamento com os dois vizinhos mais próximos. A taxa de crescimento da espécie dois foi mantida constante, com um valor escolhido na região onde o comportamento local é instável ($r_2 > \frac{2}{1-\alpha}$). Assim como no caso de uma espécie, discutido no Capítulo 3, existe uma tendência de $\max_{i,j} \{\tilde{\Delta}_i^{j+}\}$ crescer como função de r_1 e $\max_{i,j} \{\tilde{\Delta}_i^{j-}\}$ decrescer como função de r_1 (comparar com a Figura 3.3). Uma possível explicação, decorre do fato que, de acordo com (2.23), a dinâmica local da espécie um é influenciada somente por ela própria, ou seja, é independente da dinâmica da espécie dois. Assim, a primeira componente do vetor \mathbf{x}_s^t obedece a um comportamento similar ao descrito no Capítulo 3, ou seja, ao de uma órbita sincronizada relativa a uma única espécie.

Uma outra característica é que, à medida que aumentamos o parâmetro β , observamos que a tendência de crescer com a função migratória positiva e decrescer com a função migratória negativa vai se descaracterizando. Entretanto, apesar dessa tendência perder força, fenômenos interessantes começam a aparecer, como pode ser observado na Figura 4.2. Para os valores de r_1 próximos de $r_1 = 2,87$, por exemplo, os valores dos parâmetros $\max_{i,j} \{\tilde{\Delta}_i^{j+}\}$ e $\max_{i,j} \{\tilde{\Delta}_i^{j-}\}$ sofrem um acen-

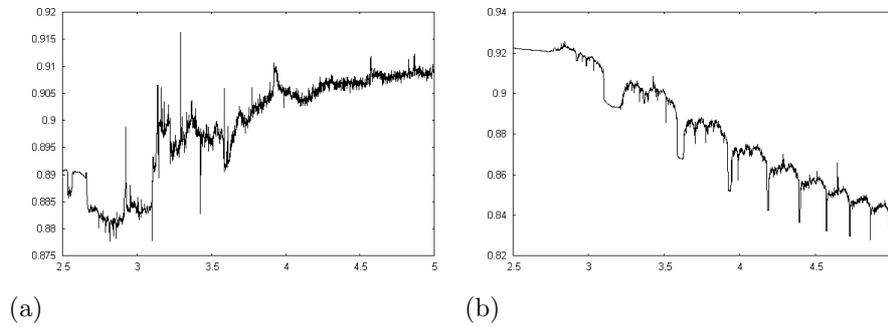


Figura 4.1: $\max_{i,j} \{\tilde{\Delta}_i^j\}$ como função de r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 2 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 1$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -1$.

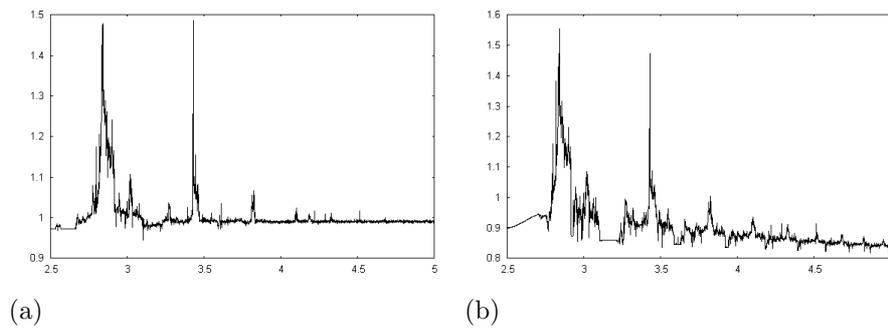


Figura 4.2: $\max_{i,j} \{\tilde{\Delta}_i^j\}$ como função de r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 2 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 10$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -10$.

tuado acréscimo, o que é característico de uma forte tendência de instabilidade do estado sincronizado. Este fenômeno está diretamente associado ao comportamento da taxa de variação do processo migratório: se esta taxa apresenta valores grandes (o que já foi constatado numericamente: ver Figuras 3.4 e 3.6 (c) e (f)), o parâmetro $\max_{i,j} \{\tilde{\Delta}_i^j\}$ tem tendência de apresentar valores grandes, como pode ser observado através da expressão (4.17).

Observamos agora os números transversais de Liapunov relativos ao sistema e correspondentes aos valores da parte espacial mostrada acima. Como pode ser visto na Figura 4.3, somente para uma pequena região de r_1 (entre 2,5 e 3),

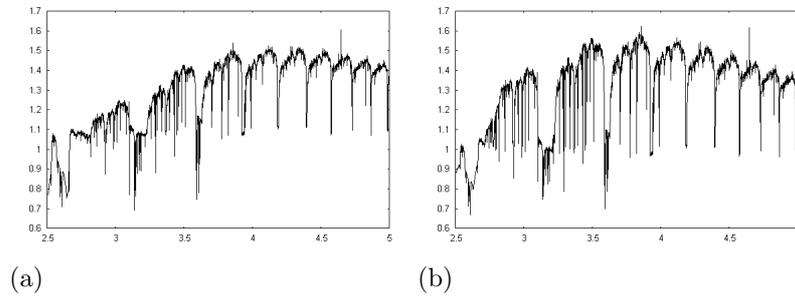


Figura 4.3: Maior número transversal de Liapunov do sistema como função de r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 2 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 1$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -1$.

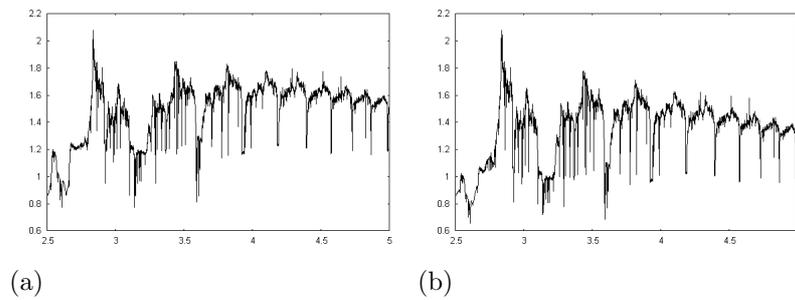


Figura 4.4: Maior número transversal de Liapunov do sistema como função de r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 2 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 10$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -10$.

existe a possibilidade do estado sincronizado ser assintoticamente estável. À medida que aumentamos o valor de β , um aumento na amplitude dos valores do número transversal de Liapunov ocorre (ver Figura 4.4). Este aumento é mais acentuado para os valores onde a parte espacial apresentou forte tendência a desestabilizar a sincronia. Entretanto, neste caso, a região de possível estabilidade assintótica do estado sincronizado é praticamente a mesma para os valores de β apresentados.

Quando o acoplamento considerado é intermediário, do tipo anel cíclico cujos vizinhos são os quatro mais próximos, observamos o mesmo comportamento qualitativo referente a parte espacial com valores de $\beta = 1$ e $\beta = -1$ (ver Figura 4.5). Quando tomamos β maior em magnitude (ver Figura 4.6) a tendência de crescer

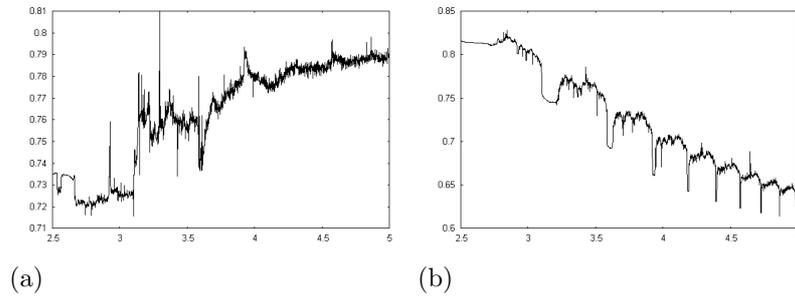


Figura 4.5: $\max_{i,j} \{\tilde{\Delta}_i^j\}$ como função do r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 4 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 1$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -1$.

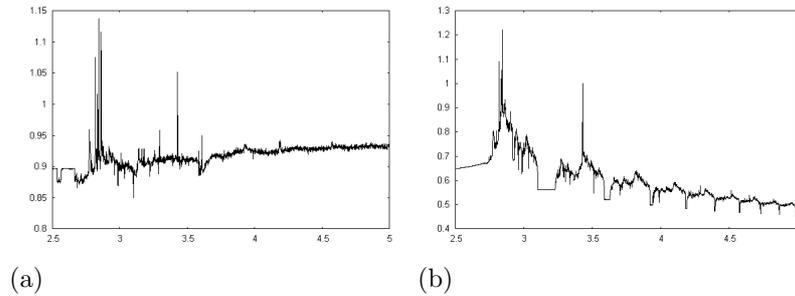


Figura 4.6: $\max_{i,j} \{\tilde{\Delta}_i^j\}$ como função do r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 4 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 10$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -10$.

com valor de β positivo e decrescer com valor de β negativo acentua-se novamente, revelando ainda forte tendência em desestabilizar o sincronismo. Isso ocorre para os mesmos valores que no caso de acoplamento com os dois vizinhos mais próximos. Os números transversais de Liapunov referentes a estes dados estão contemplados na Figura 4.7. Observamos que a região de possível estabilidade assintótica do estado sincronizado é maior que no caso anterior.

As Figuras 4.8 e 4.9 mostram a parte espacial e os números transversais de Liapunov como função da taxa de crescimento r_1 , respectivamente, para diferentes valores de β , para o caso de acoplamento global. Observamos que há uma redução nos valores da amplitude da parte espacial bem como dos números transversais de

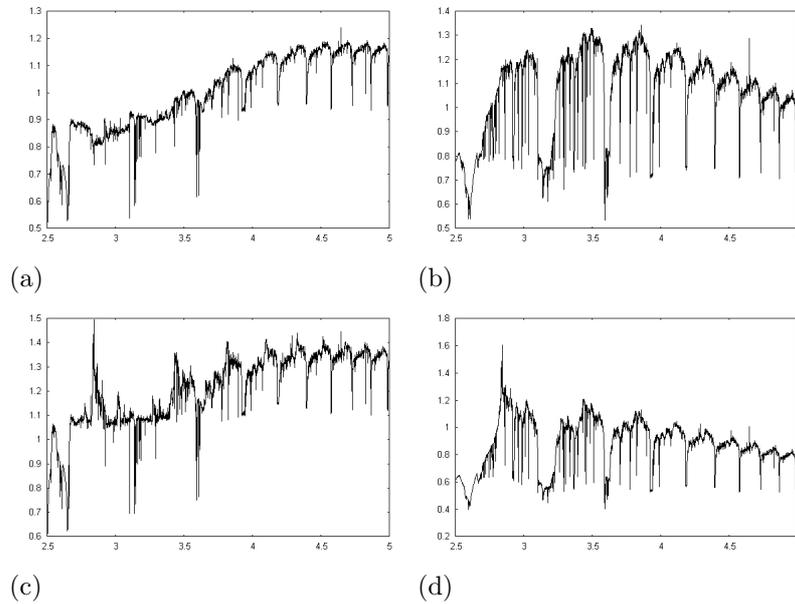


Figura 4.7: Maior número transversal de Liapunov do sistema como função do r_1 , 8 sítios com acoplamento com os 4 vizinhos mais próximos, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 1$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -1$. (c) Dependência positiva da densidade, $\beta = 10$. (d) Dependência negativa da densidade, $\beta = -10$.

Liapunov. Além disso, comparando os gráficos em relação aos outros acoplamentos considerados, é possível perceber que à medida que ocorre mais interação entre os sítios (tendendo ao acoplamento global) a região passível de estabilidade assintótica do estado sincronizado torna-se maior.

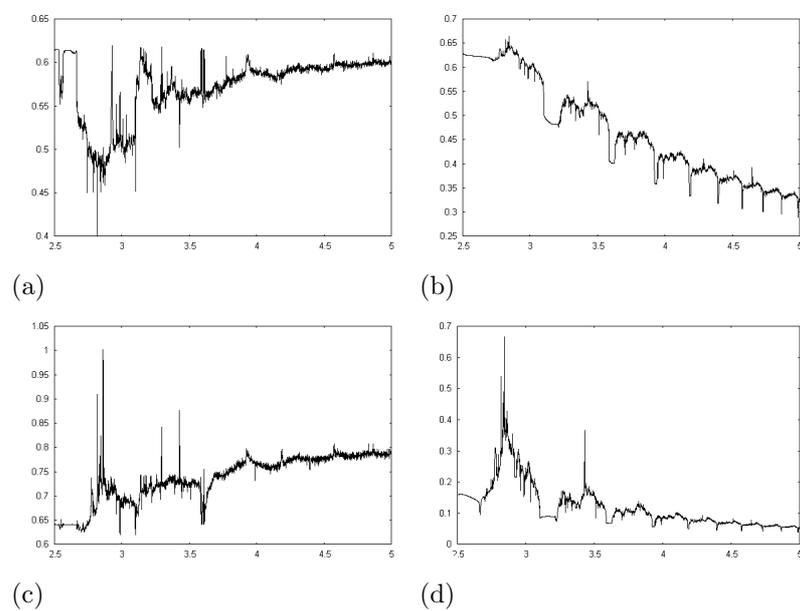


Figura 4.8: $\max_{i,j} \{\tilde{\Delta}_i^j\}$ como função do r_1 , 8 sítios com acoplamento global, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 1$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -1$. (c) Dependência positiva da densidade, $\beta = 10$. (d) Dependência negativa da densidade, $\beta = -10$.

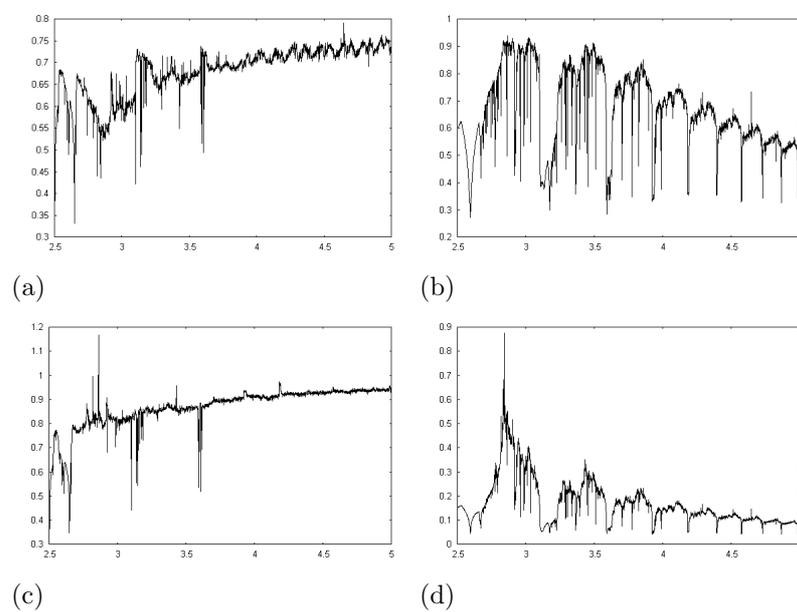


Figura 4.9: Maior número transversal de Liapunov do sistema como função do r_1 , 8 sítios com acoplamento global, $r_2 = 5,0095$, $\alpha = 0,6$, $\bar{\mu} = 0,9$. (a) Dependência positiva da densidade, $\beta = 1$. (b) Dependência negativa da densidade, $\beta = -1$. (c) Dependência positiva da densidade, $\beta = 10$. (d) Dependência negativa da densidade, $\beta = -10$.

Apresentamos numericamente o erro de sincronização para duas espécies.

Definimos por

$$e_t^1 = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n |x_{1,j}^t - x_{1,j+1}^t|,$$

$x_{1,n+1}^t = x_{1,j}^t$ o erro de sincronização associado a espécie um e

$$e_t^2 = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n |x_{2,j}^t - x_{2,j+1}^t|,$$

$x_{1,n+1}^t = x_{1,j}^t$ o erro de sincronização associado a espécie dois. Sincronização ocorre se $e_t^1 \rightarrow 0$, $e_t^2 \rightarrow 0$ com $t \rightarrow +\infty$. A Figura 4.10 mostra o erro de sincronização como função de $\bar{\mu}$. O gráfico em vermelho representa o erro de sincronização referente a espécie um e o verde referente a espécie dois. Comparando os casos de migração dependente da densidade com migração independente da densidade observamos que a migração dependente da densidade reduz o intervalo de sincronização favorecendo assim a persistência da população. Além disso, conforme mais sítios interagem no sistema, menos sincronia ocorre para ambos os casos de migração.

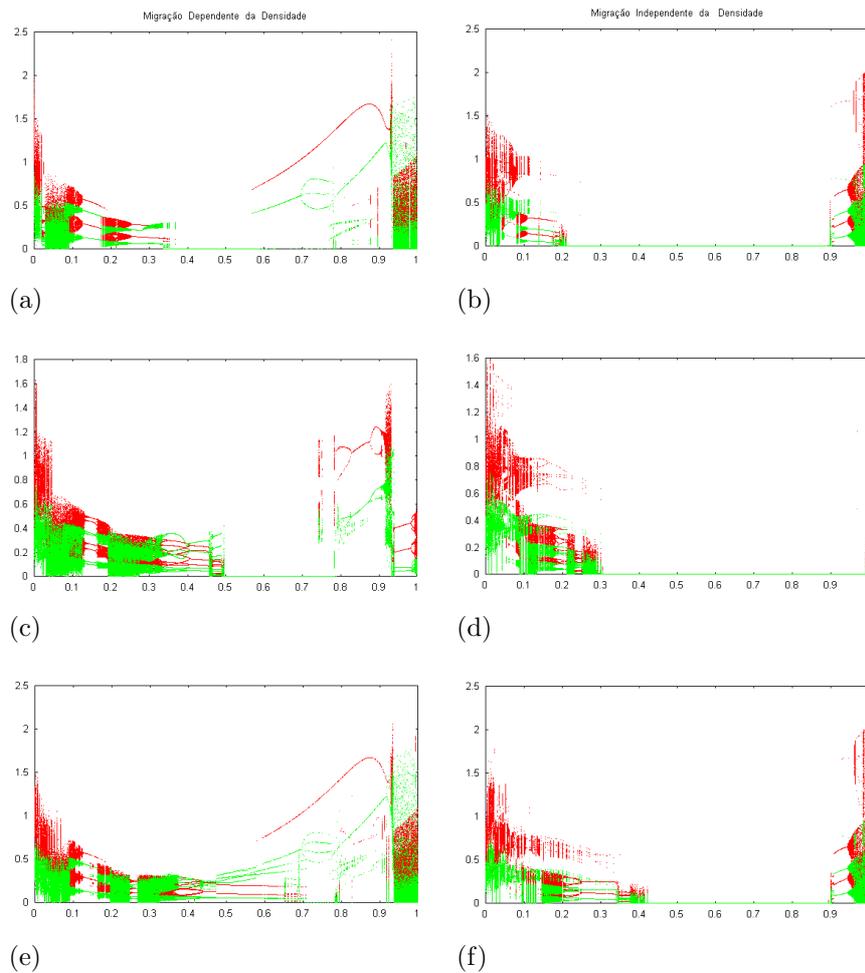


Figura 4.10: Erro de Sincronização versus parâmetro $\bar{\mu}$, com $\beta = 30$, $\alpha = 0,6$, $r_1 = 2,79$ e $r_2 = 3,05$, vermelho é referente a espécie um e o verde referente a espécie dois. Os gráficos (a), (c) e (e) correspondem ao caso de migração dependente da densidade e os gráficos (b), (d) e (f) correspondem ao caso de migração independente da densidade. O acoplamento considerado é o com os 2 vizinhos mais próximos. Em (a) e (b): $n = 4$. Em (c) e (d): $n = 5$. Em (e) e (f): $n = 6$.

De acordo com a discussão vista até agora, a estabilidade transversal de atratores caóticos contidas em \mathbb{S} pode ser investigada através do cálculo do maior número transversal de Liapunov (4.18) associado a este atrator. Quando os números transversais de Liapunov são menores que um temos a região onde a sincronização é possível e quando estes números forem maiores que um temos a região onde não ocorre sincronização (de acordo com [30], a região de impossibilidade de coerência). Na referência [19] foi observado, através de um modelo metapopulacional com migração não dependente da densidade, que na região de impossibilidade de coerência fenômenos complexos podem ocorrer, tais como sincronização “fora de fase” (ou sincronização parcial), intermitência *on-off* e bifurcação *blowout*, mostrando que a dinâmica do acoplamento pode ser mais imprevisível do que se pode esperar. De fato, no referido trabalho pode-se ver que dependendo dos parâmetros utilizados ocorre sincronização em forma de “clusters”, isto é, grupo de sítios sincronizando entre si. Em [83] foi observado que a perda de coerência e a ocorrência de subgrupos de osciladores síncronos dependem sensivelmente da dinâmica local, numa rede globalmente acoplada de equações logísticas.

Nosso interesse é verificar se fenômenos dessa forma ocorrem para o modelo descrito pelas funções

$$\begin{aligned} f_1(\mathbf{x}) &= x_1 e^{r_1 - x_1} \\ f_2(\mathbf{x}) &= x_2 e^{r_2 - \alpha x_1 - x_2}. \end{aligned}$$

e funções de migração dadas por

$$\mu_1(x) = \frac{\bar{\mu}_1}{1 + e^{\beta(1-x)}} \quad (4.19)$$

e

$$\mu_2(x) = \frac{\bar{\mu}_2}{1 + e^{\beta(1-x)}} \quad (4.20)$$

para as espécies um e dois, respectivamente. Observamos que as funções migratórias são as mesmas já consideradas no trabalho, entretanto com fração migratória máxima específica para cada espécie. De fato, as investigações numéricas revelaram que, fenômenos semelhantes ocorrem na região de impossibilidade de coerência. Além

disso, observamos que o parâmetro β tem influência direta sobre uma maior ou menor ocorrência de sincronização parcial. Para ilustrar esse fato, consideramos uma rede de 10 sítios globalmente acoplados e analisamos a variação dos parâmetros r_1 e β , para os casos de migração dependente da densidade com $\beta > 0$ e $\beta < 0$, com relação à espécie dois. Escolhemos $r_2 = 3,7$, $\alpha = 0,6$ e $r_1 \in [5,4,6]$, dessa forma, para quase todo ponto inicial (com relação à medida de Lebesgue) temos a dinâmica local caótica (ver [100]). A Figura 4.11(a) mostra a região de impossi-

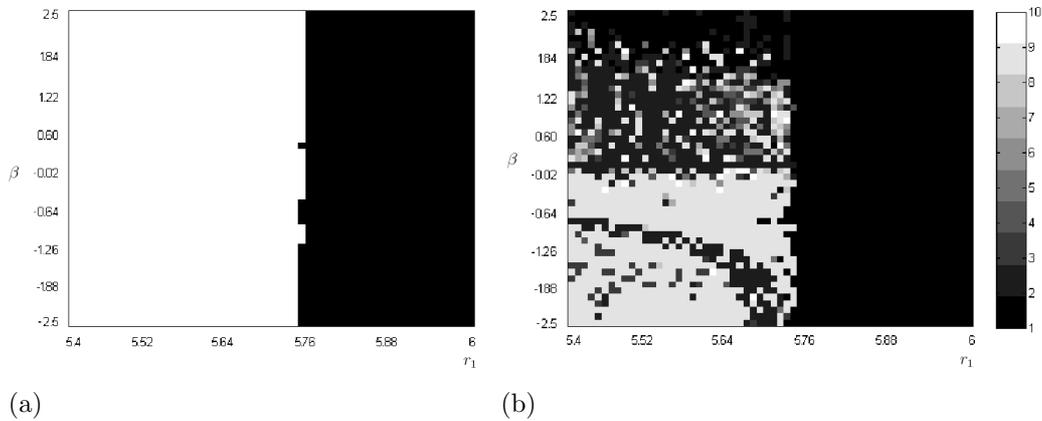


Figura 4.11: Diagrama de cores r_1 versus β com $\bar{\mu}_1 = 0,1$, $\bar{\mu}_2 = 0,9$; (a) Região escura: número transversal de Liapunov menor ou igual a 1; Região branca: número transversal de Liapunov maior do que 1. (b) Formação de “clusters”.

bilidade de coerência (região branca) em função dos parâmetros r_1 e β , com $\bar{\mu}_1$ e $\bar{\mu}_2$ fixados; a Figura 4.11(b) mostra a formação de “clusters” nessa mesma região. Utilizamos um padrão de cores em tons de preto a branco numa escala de 1 a 10, essa variação corresponde ao número de “clusters” (com relação à espécie dois) que se formam para os parâmetros considerados, isto é, o número de grupos de sítios sincronizando entre si. Somente a região branca foi analisada, com isso podemos observar a influência da migração dependente da densidade na formação de “clusters” na região de impossibilidade de coerência. Esse estudo é biologicamente relevante, já que, apesar de estarmos considerando uma região onde os parâmetros são tais que não há a possibilidade de sincronização de ambas as espécies, uma delas pode

sincronizar de forma total ou parcial, aumentando sua probabilidade de extinção (ver [32]).

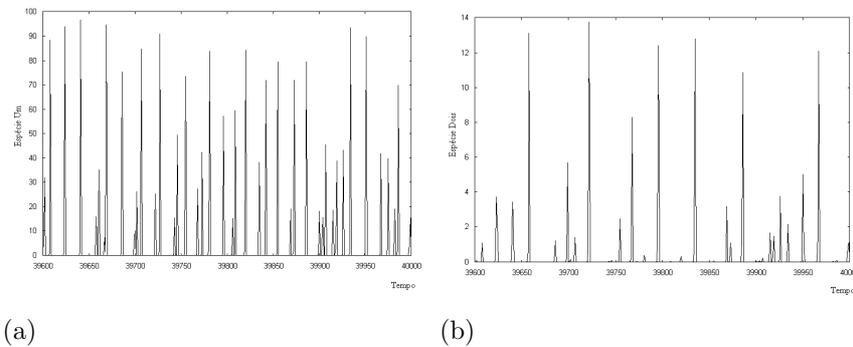


Figura 4.12: Séries temporais da espécie um (a) e dois (b) com $r_1 = 5,58$. Foram plotados 400 iterações após descarte de 39600 transientes.

Para uma análise mais local do comportamento da dinâmica ilustrado na Figura 4.11, escolhemos $r_1 = 5,58$, com isso a dinâmica local é caótica, como pode ser observado através das séries temporais mostradas na Figura 4.12. A Figura 4.13 mostra a influência do parâmetro β na formação de “clusters”. Valores de β positivos

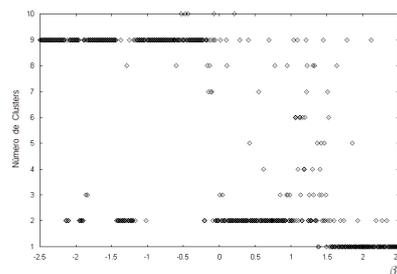


Figura 4.13: Número de clusters em função do parâmetro β .

parecem fornecer um maior espectro de possibilidades do que para valores negativos. Escolhendo $\beta = 0,8399$, observamos a formação de três subgrupos de sítios onde a espécie dois oscila de forma síncrona: o sítio 1 isoladamente, um primeiro subgrupo formado pelos sítios 2, 3, 4, 5 e 6, e um segundo subgrupo formado pelos sítios 7, 8, 9 e 10. A Figura 4.14(a) mostra a série temporal da dinâmica da espécie dois, todos os sítios foram considerados. Podemos notar nessa figura o comportamento

de, aparentemente, dois grupos distintos; na verdade há três grupos, mas a diferença absoluta entre dois deles é pequena e tem comportamento complexo do tipo *on-off* (ver Figura 4.14(b)). Um fenômeno interessante de periodicidade ocorre quando $\beta = -1,4$; para este valor de β ocorre uma sincronização parcial de dois grupos de sítios, e a dinâmica tem período quatro. Isso ocorre para a espécie dois bem como para espécie um (ver Figuras 4.15(a) e 4.15(b)). Um comportamento semelhante foi observado em [19], entretanto com relação ao modelo tratado aqui não observamos sincronização com retardo de fase. Como pode ser observado na Figura 4.13, para

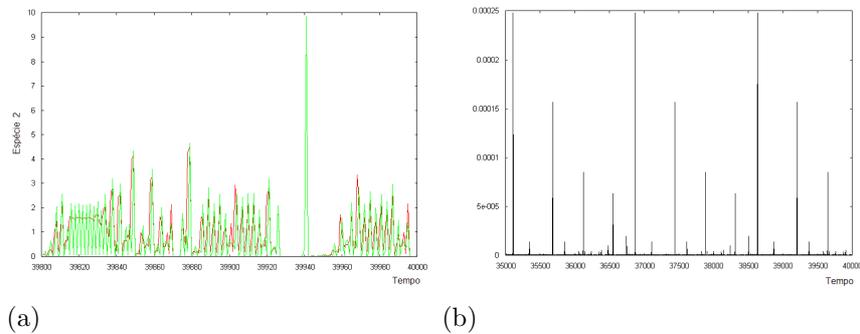


Figura 4.14: Série temporal da espécie dois. (a) Linha verde: sítios 2, 3, 4, 5, 6; Linha vermelha: sítios 7, 8, 9, 10. (b) Diferença absoluta entre a população da espécie dois no sítio 1 e a do sítio 2. Parâmetros: $\beta = 0,8399$, $r_1 = 5,58$, $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,7$, $\bar{\mu}_1 = 0,1$ e $\bar{\mu}_2 = 0,9$. Na parte (a) foram plotadas 200 iterações após o descarte de 39800 transientes e na parte (b) foram plotadas 5000 iterações após o descarte de 35000 transientes.

os parâmetros r_2 , α , r_1 , $\bar{\mu}_1$, $\bar{\mu}_2$ utilizados no parágrafo anterior e, para uma grande quantidade de valores de β entre 1,5 e 2,5, ocorre a formação de um único “cluster”, ou seja, sincronização da espécie dois. No entanto, a espécie um é assíncrona, o que é razoável já que estamos considerando parâmetros na região de impossibilidade de coerência. Isso nos dá o claro indício da possibilidade de extinção de uma das espécies em contraposição à permanência de uma delas. Realizamos várias simulações com diferentes valores de β e observamos que, como a órbita sincronizada escolhida corresponde a valores iniciais pequenos para a espécie dois, a extinção de fato se concretiza. Isso pode ser observado através na Figura 4.16(a), onde a série temporal para a espécie dois (em todos os sítios) foi graficada; a Figura 4.16(b)

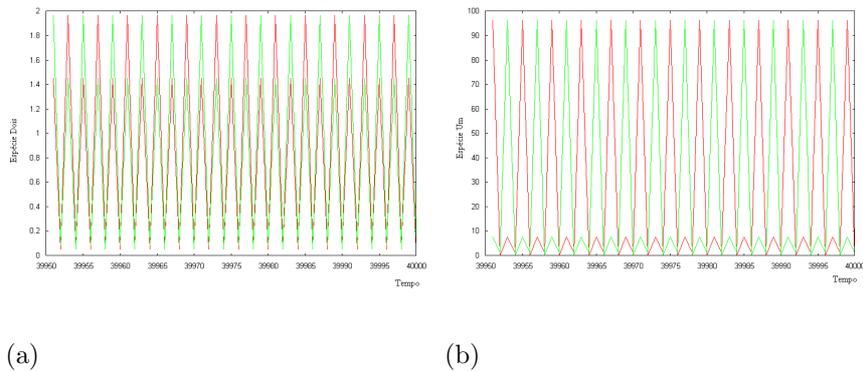


Figura 4.15: (a) Série temporal da espécie dois. Linha verde: sítios 1, 2, 3, 4, 5; Linha vermelha: demais sítios (b) Série temporal da espécie um. Linha verde: sítios 1, 2, 3, 4, 5; Linha vermelha: demais sítios. Parâmetros: $\beta = -1,4$, $r_1 = 5,58$, $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,7$, $\bar{\mu}_1 = 0,1$ e $\bar{\mu}_2 = 0,9$. Foram plotadas 50 iterações após o descarte de 39950 transientes.

mostra o erro de sincronização da espécie um, para esse mesmo valor de β , ficando evidente que, apesar da espécie dois tender à extinção isso não torna a dinâmica da espécie um mais previsível.

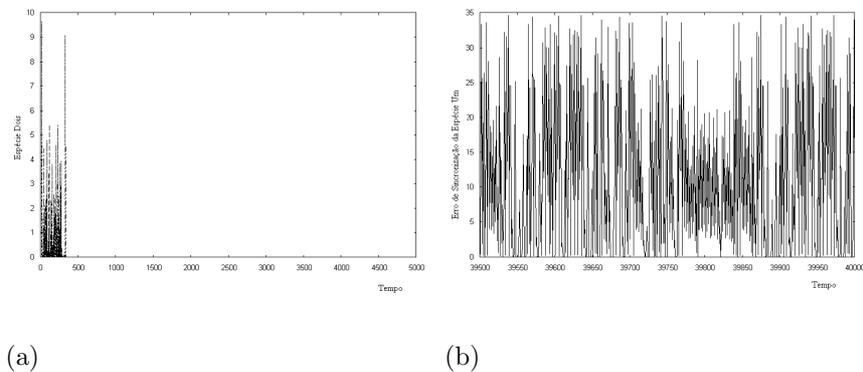


Figura 4.16: (a) Série temporal da espécie dois. (b) Erro de sincronização da espécie um. Parâmetros: $\beta = 2,01$, $r_1 = 5,58$, $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,7$, $\bar{\mu}_1 = 0,1$ e $\bar{\mu}_2 = 0,9$. Em (a) a série corresponde às 5000 primeiras iterações; em (b) somente as últimas 500 iterações foram consideradas, após o descarte de 39500 transientes.

É importante enfatizar que os resultados acima foram obtidos para valores de $\bar{\mu}_1$ e $\bar{\mu}_2$ fixados. Tais parâmetros também influenciam na formação de “clusters”, na região de impossibilidade de coerência. Isso fica bastante evidente quando

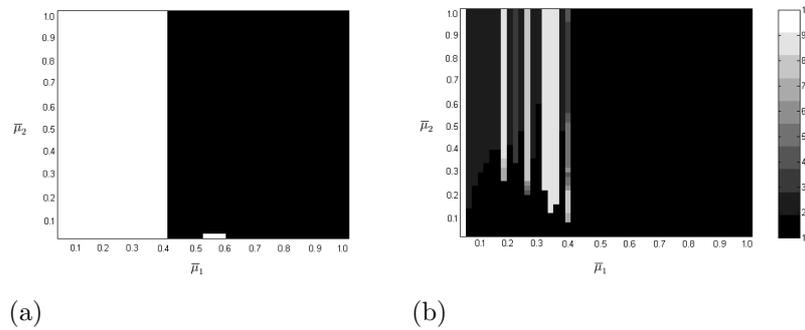


Figura 4.17: (a) Região em preto: maior número transversal de Liapunov menor ou igual que um. Região branca: maior número transversal de Liapunov maior que um. (b) Formação de “clusters”. Parâmetros: $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,7$, $r_1 = 5,58$ e $\beta = 0$.

consideramos o caso $\beta = 0$, ou seja, a função de migração é constante e depende dos parâmetros $\bar{\mu}_1$ e $\bar{\mu}_2$: a Figura 4.17 (a) mostra a região de impossibilidade de coerência (região branca) para esse valor de β e a Figura 4.17 (b) mostra a formação de “clusters” para a espécie dois nessa região. Pode-se observar através da análise dessas figuras que se $\bar{\mu}_1 = 0$, ou seja, não há migração da espécie um, não ocorre formação de “clusters” para nenhum valor de $\bar{\mu}_2$. No entanto, se considerarmos valores pequenos de $\bar{\mu}_1$, ocorre a sincronização da espécie dois. À medida que os valores de $\bar{\mu}_1$ vão se tornando maiores, essa tendência permanece apenas para pequenos valores de $\bar{\mu}_2$. Para o caso em que $\beta = 1,5$, esse comportamento é análogo, com a ressalva de que, para valores pequenos de $\bar{\mu}_1$, a sincronização da espécie dois ocorre para valores intermediários ou pequenos de $\bar{\mu}_2$ (ver Figuras 4.18 (a) e (b)). Já para o caso de valores negativos de β , a região de impossibilidade de coerência é menor e a sincronização da espécie dois nessa região ocorre esparsamente; ela aparece, por exemplo, para valores de $\bar{\mu}_1$ e $\bar{\mu}_2$ pequenos (ver Figuras 4.19 (a) e (b)).

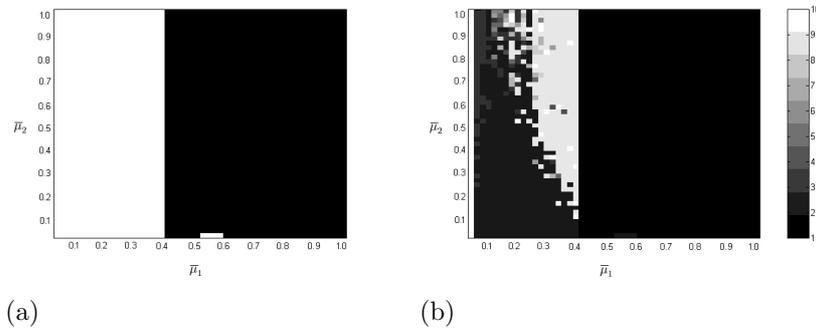


Figura 4.18: (a) Região em preto: maior número transversal de Liapunov menor ou igual que um. Região branca: maior número transversal de Liapunov maior que um. (b) Formação de “clusters”. Parâmetros: $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,7$, $r_1 = 5,58$ e $\beta = 1,5$.

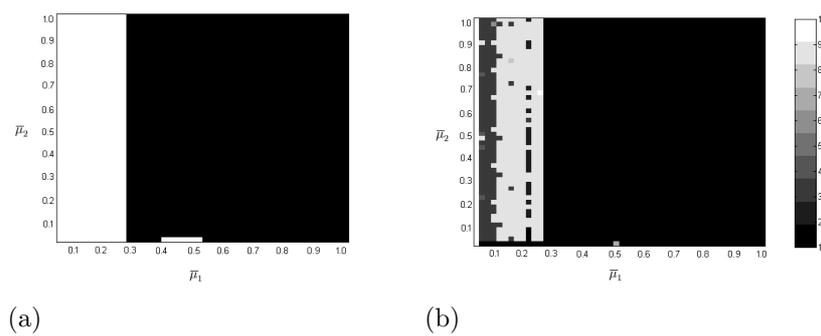


Figura 4.19: (a) Região em preto: maior número transversal de Liapunov menor ou igual que um. Região branca: maior número transversal de Liapunov maior que um. (b) Formação de clusters. Parâmetros: $\alpha = 0,6$, $r_2 = 3,7$, $r_1 = 5,58$ e $\beta = -1,5$.

4.3 Estrutura Etária

Nesta seção investigamos a estabilidade do estado sincronizado para o modelo metapopulacional proposto no início deste capítulo (ver (4.1)), adotando a dinâmica local correspondente ao modelo de estrutura etária apresentado em (2.37). Conforme observado em [103] esse modelo local pode apresentar dinâmicas complexas: várias bifurcações locais, cascatas de período duplo, curvas fechadas atratoras que bifurcam em atratores estranhos, coexistência de múltiplos atratores estranhos, crises, caos transiente e hiperbolicidade não uniforme. Esses fenômenos têm importância fundamental em biologia de populações e demografia. Por exemplo, se o modelo de Leslie exhibe crises (colisões de atratores com órbitas periódicas instáveis), isso pode resultar em mudanças significativas e descontínuas na dinâmica da população (para detalhes ver [41]). Na Figura 4.20 apresentamos um diagrama de bifurcação para o modelo local com duas classes etárias, em função do parâmetro g_2 . Não obstante à presença desse rico comportamento, a existência e propriedades de medidas naturais sobre esses atratores não tem sido totalmente estudadas [103]. Dessa forma, estudamos a estabilidade transversal de atratores sincronizados para

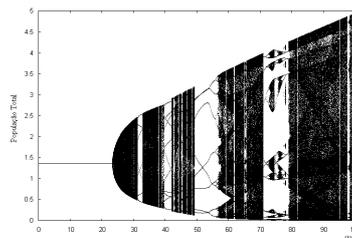


Figura 4.20: Diagrama de bifurcação população total como função do g_2 . Parâmetros $p_1 = 0,36$, $g_1 = 5$ e $\alpha = \frac{\ln R_0}{R_0}$.

o modelo acoplado cuja dinâmica local é a citada acima, de forma semi-rigorosa, utilizando os números transversais de Liapunov. Assim como no caso do modelo hierárquico tratado na seção anterior, analisamos a relação entre a migração dependente da densidade e a possibilidade de órbitas sincronizadas serem transversalmente estáveis.

Nesse contexto, de acordo com a Observação 4.1, no caso da matriz B ser diagonalizável e as hipóteses do Teorema 4.1 serem satisfeitas, a estabilidade transversal do atrator sincronizado Ω_{nk} é garantida se

$$\lim_{\tau \rightarrow +\infty} \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} \bigoplus_{j=1}^{n-1} [I_k - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \right\|^{\frac{1}{\tau}} < 1,$$

onde λ_j são os autovalores da matriz B e $\mathbf{x}_0^s \in \Omega_k$. Ou seja, se

$$\lim_{\tau \rightarrow +\infty} \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} [I_k - \lambda_* D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \right\|^{\frac{1}{\tau}} < 1,$$

onde $\lambda_* \in \text{spec}(B)$ é tal que seu bloco correspondente possui a maior norma.

Para funções de migração em geral (dependente da densidade), resultados analíticos utilizando este critério são difíceis de obter. Nesse sentido, as investigações realizadas nesta seção são de caráter numérico. Apresentamos o gráfico do maior número transversal de Liapunov como função da taxa de fertilidade da classe etária dois (g_2). Supomos inicialmente que a fração migratória máxima com respeito a classe etária um é zero, isto é, $\bar{\mu}_1 = 0$, ou seja, a classe etária um não pode migrar. Com isso, observamos para vários valores de β a tendência do maior número transversal de Liapunov, no caso de migração positiva dependente da densidade, ser maior ou igual que o maior número transversal de Liapunov para o caso de migração negativa dependente da densidade, para a maioria dos valores de g_2 (ver Figuras 4.21(a), (b) e (c)).

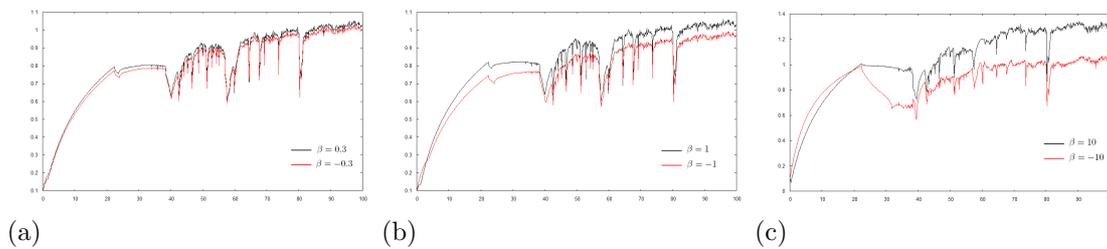


Figura 4.21: Maior número transversal de Liapunov como função do g_2 , 4 sítios com acoplamento com os dois vizinhos mais próximos, $g_1 = 3$, $p_1 = 0,36$, $\alpha = \frac{\ln R_0}{R_0}$, $\bar{\mu}_1 = 0$ e $\bar{\mu}_2 = 0,8$.

Além disso, conforme aumentamos os valores de β (positivo) percebemos que o maior número transversal de Liapunov assume valores maiores que um para um número crescente de valores do parâmetro g_2 . Isso nos induz a afirmar que para valores grandes de $\beta > 0$, maiores valores de g_2 correspondem a uma menor possibilidade de sincronização, ao mesmo tempo que valores pequenos de $\beta > 0$ correspondem a uma maior possibilidade de sincronização, mesmo para valores grandes de g_2 . O comportamento oposto ocorre para $\beta < 0$.

À medida que aumentamos o acoplamento com relação a migração dependente da densidade da classe etária um essa tendência vai aos poucos se descaracterizando. Por exemplo para $\bar{\mu}_1 = 0,7$, enquanto que $\bar{\mu}_2 = 0,8$ é mantido fixo, observamos para valores de β não muitos grandes (em valor absoluto) que o maior número transversal de Liapunov é sempre menor que um (ver Figura 4.22(a)). Além disso, o maior número transversal de Liapunov que está associado à migração negativa dependente da densidade passa a ser maior que o associado à função de migração crescente. Já para valores de β maiores (por exemplo $\beta = 10$ a mesma tendência citada no parágrafo anterior se mantém (ver Figura 4.22(b)).

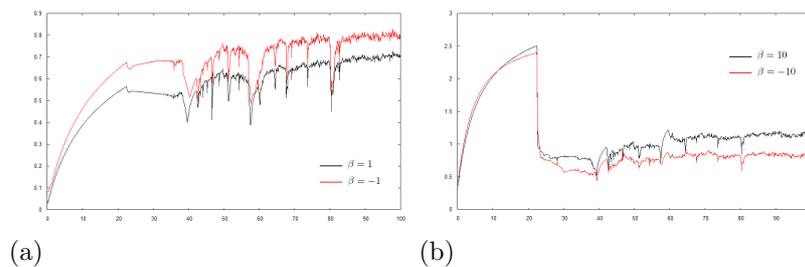


Figura 4.22: Maior número transversal de Liapunov como função do g_2 , 4 sítios com acoplamento com os dois vizinhos mais próximos, $g_1 = 3$, $p_1 = 0,36$, $\alpha = \frac{\ln R_0}{R_0}$, $\bar{\mu}_1 = 0,7$ e $\bar{\mu}_2 = 0,8$.

Nossas simulações revelaram também que, à medida que aumentamos o número de sítios envolvido no sistema ocorre um aumento no maior número transversal de Liapunov e este número torna-se maior que um para uma maior quantidade de valores de g_2 (comparado ao caso de menos sítios) evidenciando um fato já citado

no capítulo anterior de que mais sítios interagindo no sistema favorecem a desincronização.

4.4 Epidemiologia

Em modelos metapopulacionais epidemiológicos, o fenômeno de sincronização também tem apresentado crescente interesse. Ao mesmo tempo que este fenômeno é nocivo para inúmeras dinâmicas populacionais, podendo provocar a extinção global da população; é vantajoso para epidemiologistas, pois aumenta a probabilidade de erradicação de determinada doença. De fato, conforme observado em [32], a história de epidemias e programas de imunização pode ser interpretada como um extraordinário estudo empírico do papel da sincronia espacial em dinâmica de metapopulações. Por exemplo, em alguns casos, os efeitos da vacinação estão diretamente associados à correlação entre a densidade populacional dos infectados em cada cidade. É o caso de algumas epidemias como as de sarampo ([42], [6], [31]), às quais têm sua incidência global reduzida, em países onde a vacinação em massa leva em consideração essa associação [31].

Não obstante esse fato, há fortes evidências de que epidemias como a do sarampo (com alto teor de sazonalidade) são localmente caóticas, o que de acordo com [52], está associado de alguma forma à epidemia sincronizada. Isso é importante, já que é bem conhecido o fato de que a possibilidade de prevenção de extinção global está relacionado à presença de dinâmicas locais caóticas ([32], [87], [30]) bem como a efeitos de migração [89]. Nesse contexto, deve-se levar em consideração que modelos clássicos contínuos no tempo não são capazes de gerar dinâmicas localmente complexas ([3], [13]) o que não acontece por exemplo com os modelos discretos. Portanto, nessa seção pretendemos investigar numericamente as conseqüências do fenômeno de sincronização para um modelo metapopulacional cuja dinâmica local é dada por um modelo epidemiológico discreto no tempo, levando em consideração os efeitos da migração dependente da densidade.

Em cada sítio a dinâmica da população total na geração t é dada por

$$N^{t+1} = f(N^t) + \gamma N^t, \quad (4.21)$$

onde γ é a probabilidade de sobrevivência por geração, e f denota o nascimento local ou uma função de recrutamento que consideramos uma função não linear capaz de gerar dinâmicas complexas. Assumimos que não ocorre mortalidade induzida pela doença, ou seja, a doença não afeta N de maneira significativa. O processo epidêmico considerado é o S - I - S , onde S denota a população de suscetíveis e I denota a população de infectados que assumiremos infecciosos. Assim, a população total em cada geração é dada por $N^t = S^t + I^t$.

Seja $\mathbf{x}_j^t = (x_{1j}^t, x_{2j}^t) = (S_j^t, I_j^t)$ o vetor populacional, portanto a dinâmica local é dada por

$$\begin{aligned} S_j^{t+1} &= f(N^t) + \gamma g(y^t) S_j^t + \gamma(1 - \delta) I_j^t, \\ I_j^{t+1} &= \gamma(1 - g(y^t)) S_j^t + \gamma \delta I_j^t, \end{aligned} \quad (4.22)$$

onde $y^t \equiv \frac{I^t}{N^t}$, $0 < \gamma < 1$, $0 < \delta < 1$ e $N^t > 0$. Em cada geração os indivíduos sobrevivem com probabilidade constante γ , enquanto que $(1 - \gamma)$ é a probabilidade de morte dos indivíduos; indivíduos infectados recuperam-se com probabilidade $(1 - \delta)$ (não se recuperam com probabilidade δ); assumimos também que indivíduos suscetíveis tornam-se infectados com probabilidade $(1 - G)$ (permanecem suscetíveis com probabilidade constante G). Assumimos que $g(y) = G(y\alpha)$, onde α é uma constante que corresponde ao impacto de prevalência em G . Em geral, $G : [0, \infty) \rightarrow [0, 1]$ é uma função de probabilidade côncava e monótona satisfazendo $G(0) = 1$ e para todo $x \in [0, \infty)$ $G'(x) < 0$ e $G''(x) \geq 0$. Este modelo epidêmico foi proposto por [14] e [15], entretanto o tratamento dado ao modelo nestas referências não leva em consideração o fenômeno de sincronização e nem considera a migração dependente da densidade.

Estamos interessados no caso em que ocorre epidemia localmente. A evidência de tal comportamento é medida através do parâmetro R_0 , o denominado número reprodutivo básico. Este parâmetro determina o comportamento assintótico

do sistema (4.22), é dado por $R_0 = \frac{\alpha\gamma G'(0)}{1-\gamma\sigma}$ e determina o número médio de infecções geradas por uma população de indivíduos infectados durante toda a sua vida. Sabemos que

(i) $R_0 < 1$, a solução (S_j^t, I_j^t) do sistema (4.22) aproxima-se do equilíbrio livre de doença;

(ii) $R_0 > 1$, ocorre epidemia;

Vamos considerar que $R_0 > 1$, ou seja, na ausência de migração ocorre epidemia. Investigamos agora a influência do processo migratório sobre esta dinâmica local epidêmica. Conforme já descrito no capítulo 2 deste trabalho, o modelo metapopulacional é da forma

$$\mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t) - \sum_{i=1}^n b_{ji} M(\mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t)) \mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t), \quad j = 1, 2, \dots, n, \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (4.23)$$

onde, as mesmas hipóteses sobre o modelo são assumidas.

Além disso, consideramos a função que gera padrões complexos dada pela função de Ricker $f(N^t) = N^t e^{(r-kN^t)}$.

Fixamos a probabilidade de sobrevivência da população total e a probabilidade de recuperação dos infectados, escolhemos a função $g(y) = e^{-\alpha y}$, e a matriz de conectividade do sistema corresponde a do acoplamento global (3.31). Com isso, investigamos a influência do processo migratório na dinâmica global do modelo epidemiológico. Nesse contexto, o erro de sincronização em função do parâmetro β é apresentado. O parâmetro β foi escolhido pois mede a intensidade dos efeitos da dependência da densidade (ver Figuras 2.2 (a) e (b)). Evidências numéricas sugerem que quando a fração migratória máxima dos suscetíveis $\bar{\mu}_S$ é maior que a fração migratória máxima dos infectados $\bar{\mu}_I$ ocorre sincronização para as duas classes de indivíduos consideradas. Entretanto, essa sincronização só é possível para valores de β positivo, como pode ser observado na Figura 4.23 (a), onde o erro de sincronização normalizado é graficado (devido à normalização, o erro de sincronização dos suscetíveis e dos infectados coincidem). Essa tendência foi observada para dife-

rentes valores de $\bar{\mu}_S$ e de $\bar{\mu}_I$, respeitando a relação $\bar{\mu}_S > \bar{\mu}_I$. Inclusive isso ocorreu quando $\bar{\mu}_I = 0$, ou seja, nenhum indivíduo infectado migra.

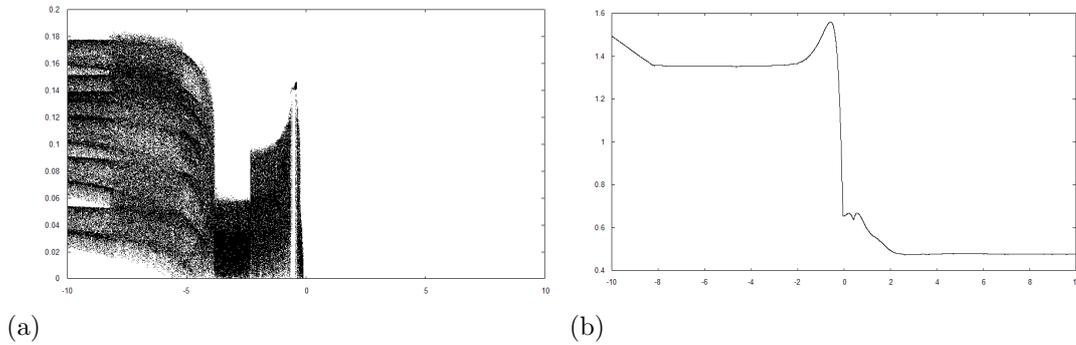


Figura 4.23: (a) Erro de sincronização versus β . (b) Maior número transversal de Liapunov versus β . Parâmetros: $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,9$ e $\bar{\mu}_I = 0,3$.

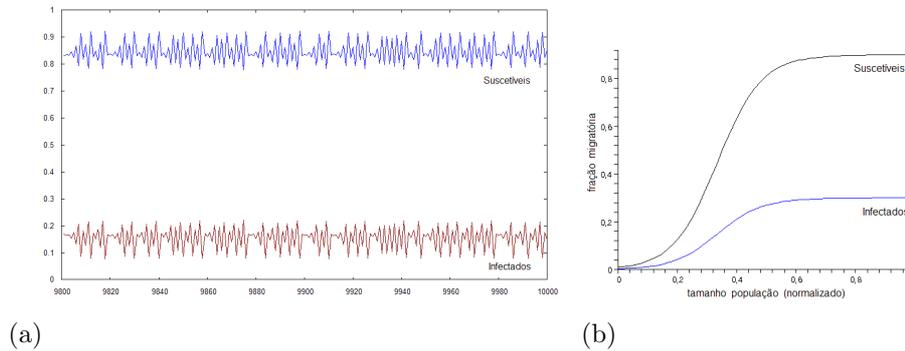


Figura 4.24: (a) Séries temporais dos suscetíveis e infectados para $\beta = 4,5$. Parâmetros: $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,9$ e $\bar{\mu}_I = 0,3$. (b) Fração migratória dos suscetíveis e dos infectados para $\beta = 4,5$, $\bar{\mu}_S = 0,9$ e $\bar{\mu}_I = 0,3$.

O número transversal de Liapunov apresentado na Figura 4.23 (b) confirma o resultado ilustrado na Figura 4.23 (a). Observamos que para valores de β negativos o maior número transversal de Liapunov associado ao sistema é sempre significativamente maior que um. Conforme β tende a zero, o número transversal de Liapunov apresenta um decréscimo rápido para valores menores que um e assim se mantém para valores de β positivos.

Inúmeras simulações evidenciam que, após o descarte de transientes, a população dos suscetíveis em cada sítio se concentra em valores maiores que a dos infectados (veja a série temporal na Figura 4.24 (a)). Como consequência, quando $\beta > 0$, a função de migração dos suscetíveis assume valores significativamente maiores do que a dos infectados (veja Figura 4.24 (b)). No caso de $\beta < 0$ a função migratória dos suscetíveis assume valores menores que a dos infectados (ver Figuras 4.25 (a) e (b)), esse comportamento parece induzir a desincronização.

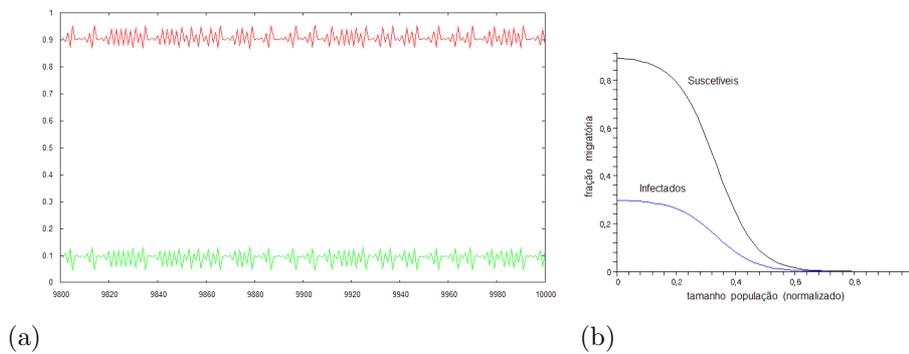


Figura 4.25: (a) Séries temporais dos suscetíveis e infectados para $\beta = -5$. Parâmetros: $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,9$ e $\bar{\mu}_I = 0,3$. (b) Fração migratória dos suscetíveis e dos infectados para $\beta = -5$, $\bar{\mu}_S = 0,9$ e $\bar{\mu}_I = 0,3$.

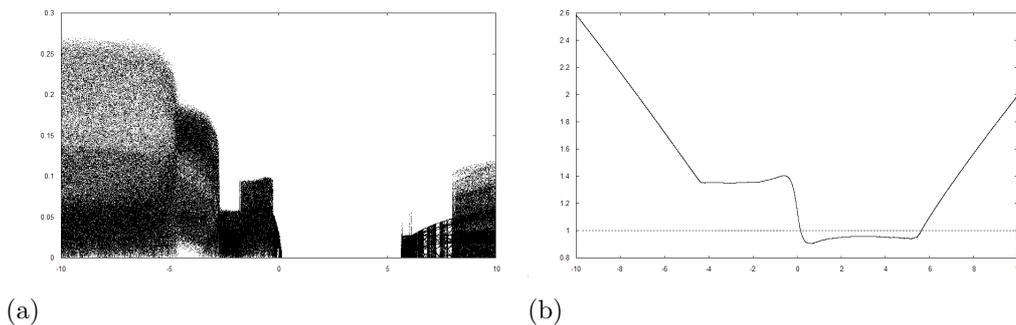


Figura 4.26: (a) Erro de sincronização versus parâmetro β . (b) Maior número transversal de Liapunov versus β . Parâmetros: $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,45$, $\bar{\mu}_S = 0,2$, $\bar{\mu}_I = 0,8$.

Essa tendência, dos infectados migrarem mais que os suscetíveis induzir menos sincronização, fica mais visível quando consideramos $\bar{\mu}_I > \bar{\mu}_S$. Observamos

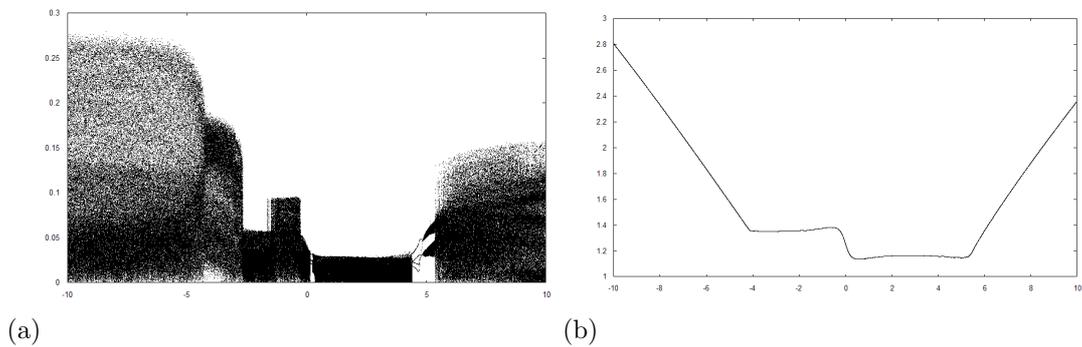


Figura 4.27: (a) Erro de sincronização versus β . (b) Maior número transversal de Liapunov versus β . Parâmetros: $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,1$ e $\bar{\mu}_I = 0,9$.

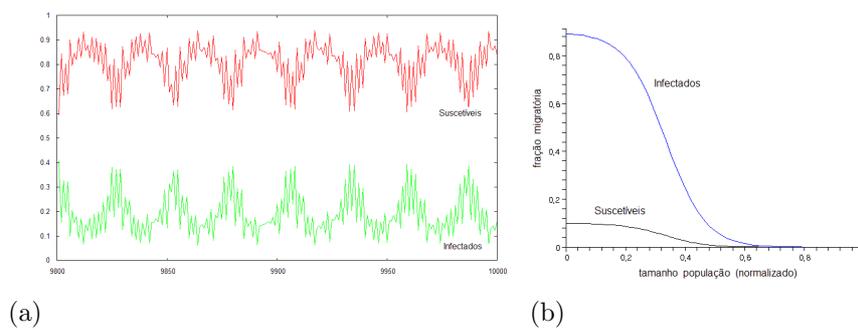


Figura 4.28: (a) Séries temporais dos suscetíveis e infectados, com $\beta = -5$, $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,45$, $\bar{\mu}_S = 0,1$, $\bar{\mu}_I = 0,9$. (b) Fração migratória dos suscetíveis e dos infectados para $\beta = -5$, $\bar{\mu}_S = 0,1$ e $\bar{\mu}_I = 0,9$.

que, à medida que $\bar{\mu}_S$ fica menor, ocorre a redução do intervalo de sincronização (compare as Figuras 4.26 e 4.27). Assim, para o caso de $\beta < 0$, uma maior fração migratória dos infectados se observa, como pode ser visto nas Figuras 4.28 (a) e (b). No caso de $\beta > 0$, observamos que a fração migratória dos infectados e suscetíveis assumem valores muito próximos, como pode ser observado nas Figuras 4.29 (a) e (b). Isso reflete uma certa imprevisibilidade no caso em que $\bar{\mu}_S < \bar{\mu}_I$ e $\beta > 0$, ou seja, para determinados parâmetros $\bar{\mu}_S$ e $\bar{\mu}_I$ pode haver sincronia (conforme Figura 4.26 (a)), enquanto para outros não ocorre sincronização (ver Figura 4.27 (a)), para o mesmo valor de β . Um fenômeno interessante ocorre para o caso dos parâmetros da Figura 4.27 (a): valores de β entre $(4, 5; 5)$ levam a um comportamento periódico

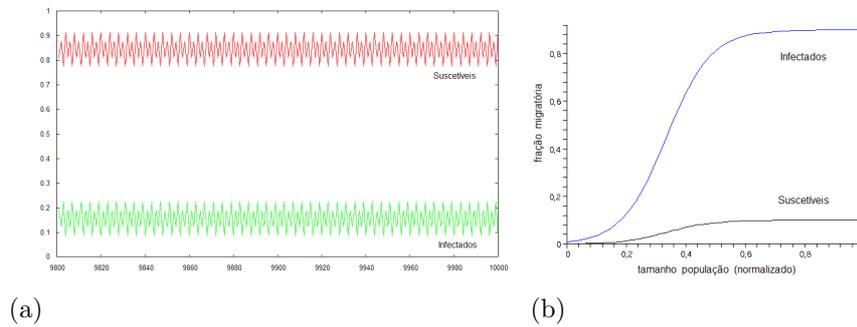


Figura 4.29: (a) Séries temporais dos suscetíveis e infectados, com $\beta = 4,55$, $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,1$, $\bar{\mu}_I = 0,9$. (b) Fração migratória dos suscetíveis e dos infectados para $\beta = 4,55$, $\bar{\mu}_S = 0,1$ e $\bar{\mu}_I = 0,9$.

(veja Figura 4.29 (a)), ou seja, a migração dependente da densidade pode gerar órbitas periódicas assíncronas. Essa assincronia é ilustrada na Figura 4.30 (a), onde o padrão espacial para a população dos infectados, no caso de uma rede de três sítios e acoplamento do tipo dois vizinhos mais próximos, é graficado. Os padrões espaciais são organizados da seguinte maneira: cada reticulado (t, i) é pintado de preto se a densidade populacional dos infectados (normalizada) estiver acima de 10% da população total, e pintado de branco caso contrário. É importante observar que esse padrão periódico não se repete quando consideramos um maior número de sítios com mesmo tipo de acoplamento (veja Figuras 4.30 (b) e (c)), entretanto o fenômeno de assincronia se acentua, evidenciando que o aumento no número de sítios influencia na correlação entre as densidades populacionais dos sítios. Padrões espaciais com $\beta < 0$ revelam que essa influência, nesse caso, é menos acentuada (ver Figura 4.31).

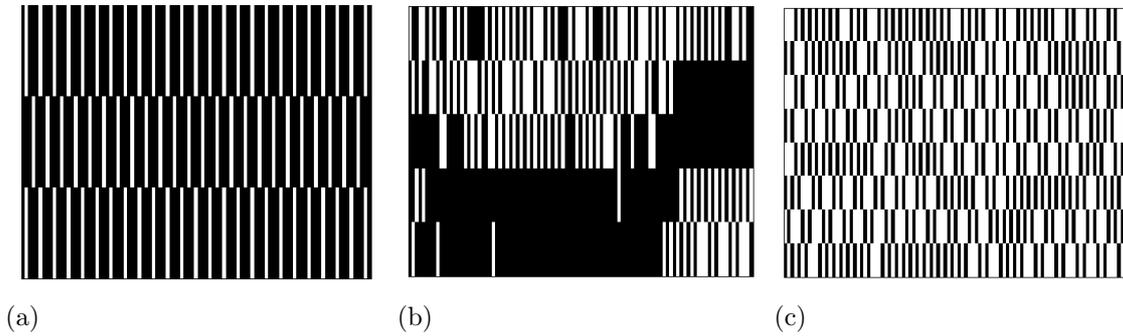


Figura 4.30: Padrões espaciais para os infectados com acoplamento com os dois vizinhos mais próximos e $\beta = 4,55$, $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = 5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,1$, $\bar{\mu}_I = 0,9$. (a) 3 sítios; (b) 5 sítios; (c) 8 sítios.

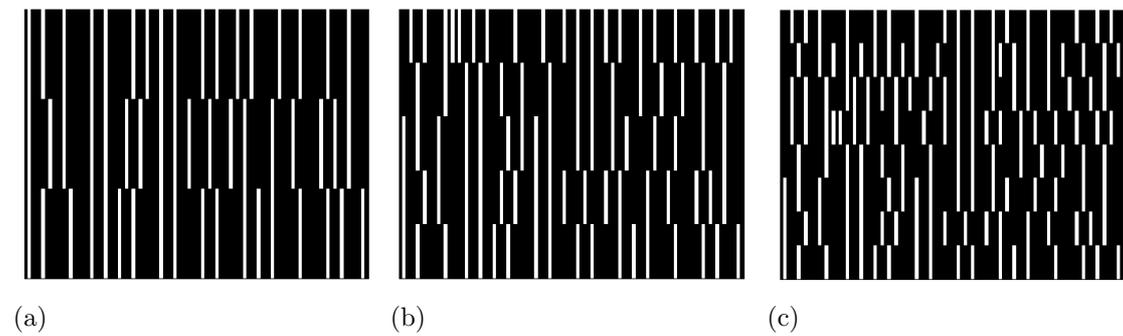


Figura 4.31: Padrões espaciais para os infectados com acoplamento com os dois vizinhos mais próximos e $\beta = -5,26$, $\alpha = 1,45$, $\gamma = 0,5$, $\delta = 0,9$, $r = -5,27$, $\bar{\mu}_S = 0,1$, $\bar{\mu}_I = 0,9$. (a) 3 sítios; (b) 5 sítios; (c) 8 sítios.

4.5 Conclusão

Fenômenos de sincronização em redes de populações acopladas de múltiplas espécies são pouco tratadas na literatura, apesar das claras evidências de sua importância no contexto biológico [68]. Isso fica evidente, por exemplo, em [32], onde podemos ver que uma maior ou menor incidência de surtos epidêmicos está relacionada a este tipo de fenômeno, no caso em que há deslocamento de indivíduos entre cidades. Por outro lado, redes de sistemas dinâmicos acoplados como os tratados no presente capítulo (ver (4.1)) são também modelos para uma outra série de campos de interesse, como por exemplo, teoria de grafos, circuitos elétricos e certas

áreas em biofísica ([20], [24]). A possibilidade de existência (ou perda) da estabilidade do estado coerente (sincronizado) fornece informações importantes sobre o sistema global e pode auxiliar em sua previsibilidade [28].

Nesse sentido investigamos a possibilidade de ocorrência de oscilações síncronas em determinados modelos metapopulacionais com múltiplas espécies. Um aspecto adicional que foi levado em consideração foi a dependência da densidade na dispersão. A migração não dependente da densidade pode ser considerada em uma série de fenômenos naturais (em termos da simplificação do processo de dispersão) envolvendo múltiplas espécies (ou modelos similares) ([20], [53]). Mas a análise dos efeitos da dependência da densidade nesses modelos, no contexto de sincronização, não tem sido explorada na literatura. Seu estudo pode fornecer um grau de generalidade que nos habilita a aplicar tais modelos a situações mais realísticas (como por exemplo, as tratadas em [71]).

Com relação aos modelos locais considerados nesse capítulo, inicialmente enfocamos aspectos analíticos e numéricos de um modelo hierárquico com k espécies e n sítios. Entre os resultados obtidos citamos a representação explícita dos $(n-1)k$ números transversais de Liapunov de um atrator sincronizado, em termos da função que descreve a dinâmica local, a função do processo migratório e os autovalores da matriz de configuração da rede. Essa representação permite a computação direta dos números transversais de Liapunov (o que, do ponto de vista numérico, é mais eficiente [26]) e generaliza os resultados obtidos no Capítulo 3 da presente tese. Além disso, fornece um critério para a estabilidade transversal assintótica de órbitas caóticas sincronizadas, para este modelo. Num certo sentido, esse critério corresponde também a uma generalização de resultados em [30] ou em [20]. Em [24], podemos ver um critério de estabilidade envolvendo os mesmos elementos, para o caso de sistemas similares a (4.1), entretanto com acoplamento estocástico.

Uma característica importante do modelo hierárquico considerado corresponde às evidências numéricas, que mostram a tendência de crescimento do parâmetro espacial em função da taxa de crescimento r_1 da espécie um no caso de

dependência positiva da densidade; assim como no caso de uma única espécie (ver Capítulo 3). Da mesma forma a tendência de decrescimento do parâmetro espacial (em termos de r_1) para a migração negativa dependente da densidade é mantida. Isso pode estar relacionado com o fato de que nestes processos de hierarquia a espécie um é dominante. Observamos outras características em comum inerentes a redes acopladas, por exemplo o fato de que um maior número de sítios implica em menos sincronização, assim como um maior acoplamento implica em mais sincronização.

Para este mesmo modelo investigamos também a possibilidade da existência de sincronização parcial, seguindo a abordagem em [19]. Mais precisamente, analisamos a influência da migração dependente da densidade na formação de “clusters” (grupos de sítios cujas densidades locais oscilam de forma síncrona). Para isso, consideramos funções de migração correspondentes à migração positiva dependente da densidade e também migração negativa dependente da densidade, com frações migratórias de cada espécie distintas. Em [83] e em [19] pode-se ver que, para modelos de uma única espécie, com acoplamento constante, fenômenos complexos ocorrem em regiões onde o maior número transversal de Liapunov é maior do que um (região de impossibilidade de coerência). Para o modelo que consideramos, detectamos a existência de sincronização parcial com maior ou menor grau, dependendo do parâmetro β , o qual regula a função de migração. O comportamento das órbitas do sistema global, parcialmente sincronizadas pode ser variado; de acordo com o parâmetro β utilizado, podemos detectar comportamento periódico, caótico e intermitência *on-off*. Além disso, analisando a possibilidade de sincronização de uma das espécies, para parâmetros na região de impossibilidade de coerência, nossos resultados numéricos mostraram uma característica em comum com as simulações realizadas anteriormente para esse modelo: a migração dependente da densidade induz menos sincronização, todavia à medida que variamos o parâmetro β , maior é a ocorrência de formação de “clusters”.

Analisamos também a possibilidade de órbitas caóticas sincronizarem, para um modelo local de epidemia do tipo *S-I-S* e acoplamento não linear entre

os sítios. A dinâmica local considerada foi a introduzida em [15]. Consideramos as mesmas funções de migração utilizadas no modelo hierárquico e observamos uma tendência de assincronia quando a proporção dos infectados que migra (de um determinado sítio para outro) é maior do que a proporção correspondente de suscetíveis. Nesse caso, de acordo com as observações em [31], há uma tendência da epidemia persistir. Isso está de acordo também com os resultados em [15], onde um modelo com dois sítios e migração não dependente da densidade foi considerado. Detectamos também a formação de padrões espaciais periódicos para uma determinada faixa de valores de β , bem como padrões caóticos.

Um modelo com estrutura etária também foi considerado. Algumas características da relação entre o processo migratório e a possibilidade de sincronização foram observadas, através do estudo do maior número transversal de Liapunov associado ao atrator sincronizado.

REFERÊNCIAS

- [1] ALEXANDER, J. C., KAN, I., YORKE, J. A., AND ZHIPING, Y. Riddled basins. *Int. J. Bif. Chaos* 2 (1992), 795–813.
- [2] ALLEN, J., SCHAFFER, W. M., AND ROSKO, D. Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. *Nature* 364 (1993), 229–232.
- [3] ALLEN, L., AND BURGIN, A. M. Comparison of deterministic and stochastic sis and sir models in discrete time. *Math. Biosci.* 163 (2000), 1–33.
- [4] ALLIGOOD, K., SAUER, T. D., AND YORKE, J. A. *Chaos An Introduction to Dynamical Systems*. Springer, 1996.
- [5] AMARASEKARE, P. The role of density-dependent migration in source-sink dynamics. *J. Theor. Biol.* 226 (2004), 159–168.
- [6] ANDERSON, R. M., AND MAY, R. M. *Infectious disease of humans: dynamics and control*. Oxford University Press, 1991.
- [7] ASHWIN, P., BUESCU, J., AND STEWART, I. From attractor to chaotic saddle: a tale of transverse instability. *Nonlinearity* 9 (1996), 703–737.
- [8] BARRIONUEVO, J. A., AND SILVA, J. A. L. Stability and synchronism of certain coupled dynamical systems. *Submetido para publicação* (2006).
- [9] BEST, J., CASTILLO-CHAVEZ, C., AND YAKUBU, A.-A. Hierarchical competition in discrete time models with dispersal. *Fields Institutional of Communications* 36 (2003), 59–86.
- [10] BLASIUS, B., HUPPERT, A., AND STONE, L. Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems. *Nature* 399 (1999), 354–359.

- [11] BLASIUS, B., AND STONE, L. Chaos and phase synchronization in ecological systems. *Int. J. Bif. Chaos* 10 (2000), 2361–2380.
- [12] BLAYNEH, K. W. Hierarchical size-structured model. *Dynam. Systems Appl.* 9 (2000), 527–539.
- [13] BRAUER, F., AND CASTILLO-CHAVEZ, C. *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology, Texts in Applied Mathematics.* Springer, New York, 2001.
- [14] CASTILLO-CHAVEZ, C., AND YAKUBU, A.-A. Discrete-time S-I-S models with complex dynamics. *Nonlinear Analysis* 47 (2001), 4753–4762.
- [15] CASTILLO-CHAVEZ, C., AND YAKUBU, A.-A. Dispersal, disease and life-history evolution. *Mathematical Biosciences* 173 (2001), 35–53.
- [16] CASTRO, M. L., SILVA, J. A. L., AND JUSTO, D. A. R. Stability in an age-structured metapopulation model. *J. Math. Biol.* 52 (2006), 183–208.
- [17] CASWELL, H. *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation.* Sinauer, Sunderland-MA, 1989.
- [18] CAZELLES, B. Blowout bifurcation with non-normal parameters in population dynamics. *Phys. Rev. E* 64 (2001), 1–4.
- [19] CAZELLES, B., BOTTANI, S., AND STONE, L. Unexpected coherence and conservation. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268 (2001), 2595–2602.
- [20] CHEN, Y., RANGARAJAN, G., AND DING, M. General stability analysis of synchronized dynamics in coupled systems. *Physical Review E* 67 (2003), 262091–262094.
- [21] COMINS, H. N., HASSELL, M. P., AND MAY, R. M. The spatial dynamics of host-parasitoid systems. *J. Anim. Ecol.* 61 (1992), 735–748.

- [22] CUSHING, J. M. Nonlinear matrix models and population dynamics. *Nat. Resour. Model 2* (1988), 539–580.
- [23] CUSHING, J. M. *An Introduction to Structured Population Dynamics*. SIAM, Philadelphia, 1998.
- [24] DENG, Y., DING, M., AND FENG, J. Synchronization in stochastic coupled systems: theoretical results. *J. Phys. A: Math. Gen. 37* (2004), 2163–2173.
- [25] DENNO, R. F., AND PETERSON, M. A. *Density-dependent dispersal and its consequences for population dynamics*. In.: Population dynamics new approaches and synthesis. Academic Press, 1995.
- [26] DIECI, L., AND VLECK, E. S. V. Computation of a few lyapunov exponents for continuous and discrete dynamical systems. *App. Numer. Math. 17* (1995), 275–291.
- [27] DING, M., AND YANG, W. Stability of synchronous and on-off intermittency in coupled map lattices. *Physical Review E 56* (1997), 4009–4016.
- [28] DMITRIEV, A. S., SHIROKOV, M., AND STARKOV, S. O. Chaotic synchronization in ensembles of coupled maps. *IEEE Transactions on Circuits and Systems: Fundamental Theory and Applications 44* (1997), 918–956.
- [29] DOEBELI, M. Dispersal and dynamics. *Theor. Pop. Biology 47* (1994), 82–106.
- [30] EARN, D. J. D., LEVIN, S. A., AND ROHANI, P. Coherence and conservation. *Science 290* (2000), 1360–1364.
- [31] EARN, D. J. D., ROHANI, P., BOLKER, B. M., AND GRENFELL, B. T. A simple model for complex dynamical transitions in epidemics. *Science 287* (2000), 667–670.

- [32] EARN, D. J. D., ROHANI, P., AND GRENFELL, B. T. Persistence, chaos and synchrony in ecology an epidemiology. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265 (1998), 7–10.
- [33] ECKMANN, J. P., AND RUELLE, D. Ergodic theory of chaos and strange attractors. *Am. Physical Society* 57 (1985), 617–656.
- [34] ELAYDI, S. N. *An Introduction to Difference Equations*. Springer, New York, 1996.
- [35] FRANKE, J. E., AND YAKUBU, A. A. Mutual exclusion versus coexistence for discrete competitive systems. *J. Math. Biol.* 30 (1991), 161–168.
- [36] FRAUENTHAL, J. C. *Analysis of age structured models*, vol. 17 of *Biomathematics*. Springer-Verlag, Berlin, 1986, pp. 117–148.
- [37] GADE, P. M. Synchronization of oscillators with random nonlocal connectivity. *Phys. Rev. E* 54 (1996), 64–70.
- [38] GIORDANI, F. T. A instabilidade causada pela migração dependente da densidade. Master’s thesis, UFRGS, Porto Alegre - RS, 2003.
- [39] GIORDANI, F. T., AND SILVA, J. A. L. A instabilidade causada pela migração dependente da densidade em redes de populações acopladas. *Tend. Mat. Apl. Comp.* 5 (2004), 87–96.
- [40] GONZALEZ, A., LAWTON, J. H., GILBERT, F. S., BLACKBURN, T. M., AND EVANS-FREKE, I. Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microsystem. *Science* 281 (1998), 2045–2047.
- [41] GREBOGI, C., OTT, E., AND YORKE, J. Crisis, sudden changes in chaotic attractors and transient chaos. *Physica D* 7 (1983), 181–200.
- [42] GRENFELL, B. T., AND HARWOOD, J. Metapopulation dynamics of infectious disease. *Trends Ecol. Evol.* 12, 10 (1997), 395–399.

- [43] HANSKI, I., AND GILPIN, M. *Metapopulation Biology: Ecology Genetics and Evolution*. Academic Press, London, 1997.
- [44] HANSKI, I., AND ZHANG, D. Y. Migration, metapopulation dynamics and fugitive co-existence. *J. Theor. Biol.* *163* (1993), 491–504.
- [45] HASLER, M., AND MAISTRENKO, Y. An introduction to the synchronization of chotic systems: coupled skew tent maps. *IEEE Transactions on Circuits and Systems* *44* (1997), 856–866.
- [46] HASSELL, M. P. Density-dependence in single-species populations. *J. Anim. Ecology* *44* (1975), 283–295.
- [47] HASSELL, M. P., COMINS, H. N., AND MAY, R. M. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature, London* *353* (1991), 255–258.
- [48] HASSELL, M. P., LAWTON, J. H., AND MAY, R. M. Patterns of dynamical behavior in single species populations. *J. Anim. Ecol.* *45* (1976), 735–748.
- [49] HASSELL, M. P., MIRAMONTES, O., ROHANI, P., AND MAY, R. M. Appropriate formulations for dispersal in spatially structured models: Comments on Bascompté e Solé. *J. Anim. Ecology* *64* (1995), 662–664.
- [50] HASTINGS, A. Age dependent dispersal is not a simple process: Density dependence, stability and chaos. *Theor. Pop. Biol.* *41* (1992), 388–400.
- [51] HASTINGS, A. Complex interactions between dispersal and dynamics: lessons from coupled logistic equations. *Ecology* *74* (1993), 1362–1372.
- [52] HASTINGS, A., HOM, C. L., ELLNER, S. P., TURCHIN, P., AND GODFRAY, H. C. J. Chaos in ecology - is mother nature a strange attractor? *A. Rev. Ecol. Syst.* *24* (1993), 1–33.

- [53] HEINO, M., KAITALA, V., RANTA, E., AND LINDSTRÖM, J. Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Proc. Roy. Soc. London B* 264 (1997), 481–486.
- [54] HUANG, Y., AND DIEKMANN, O. Interspecific influence on mobility and turing instability. *Bull. Math. Biol.* 65 (2003), 143–156.
- [55] HUANG, Y., AND DIEKMANN, O. Double-jump migration and diffusive instability. *Bull. Math. Biol.* 66 (2004), 487–504.
- [56] IMS, R. A., AND ANDREASSEN, H. P. Density-dependent dispersal and spatial population dynamics. *Proc. Roy. Soc. B* 272 (2005), 913–918.
- [57] JANG, S. R. J., AND MITRA, A. K. Equilibrium stability of single-species metapopulations. *Bull. Math. Biol.* 62 (2000), 155–161.
- [58] JANSEN, V. A. A., AND LLOYD, A. L. Local stability analysis of spatially homogeneous solutions of multi-patch systems. *J. Math. Biol.* 41 (2000), 232–252.
- [59] JOSHT, K., BRANDL, R., AND EBER, S. Metapopulation persistence in dynamics landscapes: the role of dispersal distance. *Oikos* 98 (2002), 263–270.
- [60] JOST, J., AND JOY, M. P. Spectral properties and synchronization in coupled map lattices. *Phys. Rev. E* 65 (2001), 1620–1629.
- [61] KINZIG, A. P., LEVIN, S. A., DUSHOFF, J., AND PACALA, S. Limiting similarity, species packing, and system stability for hierarquical competition colonization models. *Amer. Naturalist* 153 (1999), 371–383.
- [62] KON, R. Multiple attractors in host-parasitoid interations: Coexistence and extinction. *Math. Biosc.* 201 (2006), 172–183.
- [63] KOTANI, K., TAKAMASU, K., ASHKNAZY, Y., STANLEY, H. E., AND YAMAMOTO, Y. Model for cardiorespiratory synchronization in humans. *Physical Review E* 65 (2002), 1–9.

- [64] LANCASTER, P., AND TISMENETSKY, M. *The Theory of Matrices*. Academic Press, London, 1985.
- [65] LESLIE, P. H. On the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35 (1945), 213–245.
- [66] LEVIN, S. A., AND GOODYEAR, C. P. Analysis of an age-structured fishery model. *J. Math. Biol.* 9 (1980), 245–274.
- [67] LLOYD, A. L. The coupled logistic map: a simple model for the effects of spatial heterogeneity on population dynamics. *Theor. Pop. Biol.* 173 (1995), 217–230.
- [68] LLOYD, A. L., AND JANSEN, V. A. A. Spatiotemporal dynamics of epidemics: synchrony in metapopulation models. *Math. Biosc.* 188 (2004), 1–16.
- [69] MAISTRENKO, Y., AND KAPITANIAK, T. Different types of chaos synchronization in two coupled piecewise linear maps. *Physical Review E* 54 (1996), 3285–3292.
- [70] MARCUS, M., AND MINC, H. *A Survey of Matrix Theory and Matrix Inequalities*. Dover Publications, New York, 1992.
- [71] MATTHYSEN, E. Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* 28 (2005), 403–416.
- [72] MAY, R. M. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science* 86 (1974), 645–647.
- [73] MAY, R. M. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261 (1976), 459–467.
- [74] MAY, R. M., AND OSTER, G. F. Bifurcations and dynamics complexity in simple ecological models. *Am. Nat.* 110 (1976), 573–599.
- [75] MURRAY, J. D. *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, Berlin, 1989.

- [76] NAGAI, Y., AND LAI, Y. C. Periodic-orbit theory of the blowout bifurcation. *Physical Review E* 56, 4 (1997), 4031–4041.
- [77] NEWHOUSE, S. *Lectures on dynamical systems*. Basel: Birkhäuser, Bressanone, 1980.
- [78] NISBET, R. M., AND GURNEY, W. S. C. *The formulation of age structured model*, vol. 17 of *Biomathematics*. Springer-Verlag, Berlin, 1986, pp. 95–116.
- [79] OTT, E. *Chaos in Dynamical Systems*. Cambridge University Press, New York, 1993.
- [80] OTT, E., AND SOMMERER, J. C. Blowout bifurcations: the occurrence of riddled basins and on-off intermittency. *Physics Letters A* 188 (1994), 39–47.
- [81] PIKOVSKY, A., ROSENBLUM, M., AND KURTHS, J. *Synchronization: a universal concept in nonlinear sciences*. Cambridge University Press, Cambridge, 2001.
- [82] POLLICOTT, M. *Lectures on ergodic theory and Pesin theory on compact manifolds*. CUP, London, 1998.
- [83] POPOVYCH, O., MAISTRENKO, Y., AND MOSEKILDE, E. Loss of coherence in a system of globally coupled maps. *Physical Review E* 64 (2001), 1–11.
- [84] REEVE, J. D. Environmental, variability, migration, and persistence in host-parasitoid systems. *Am. Nat.* 132 (1988), 810–836.
- [85] ROHANI, P., MAY, R. M., AND HASSELL, M. P. Metapopulation and equilibrium stability: the effects of spatial structure. *J. Theor. Biol.* 181 (1996), 97–109.

- [86] ROHANI, P., AND RUXTON, G. D. Dispersal-induced instabilities in host-parasitoid metapopulations. *Theor. Pop. Biol.* 55 (1999), 23–36.
- [87] RUXTON, G. D. Density-dependent migration and stability in a system of linked populations. *Bull. Math. Biol.* 58 (1996), 643–660.
- [88] RUXTON, G. D., AND ROHANI, P. Fitness-dependent dispersal in metapopulations and its consequence for persistence and synchrony. *J. Anim. Ecol.* 67 (1998), 530–539.
- [89] RUXTON, G. M. Density-dependent migration and stability in a system of linked populations. *Bull. Math. Biol.* 58 (1996), 643–660.
- [90] SANSONE, G., AND CONTI, R. *Non-Linear Differential Equations*. The Macmillan Company, New York, 1964.
- [91] SILVA, J. A. L., BARRIONUEVO, J. A., AND GIORDANI, F. T. Synchronism in population networks with non linear coupling. *Submetido para publicação* (2007).
- [92] SILVA, J. A. L., CASTRO, M. L. D., AND JUSTO, D. A. R. Synchronism in a metapopulation model. *Bull. Math. Biol.* 62 (2000), 337–349.
- [93] SILVA, J. A. L., CASTRO, M. L. D., AND JUSTO, D. A. R. Stability in a metapopulation model with density-dependent dispersal. *Bull. Math. Biol.* 63 (2001), 485–506.
- [94] SILVA, J. A. L., AND GIORDANI, F. T. Density-dependent migration and synchronism in metapopulations. *Bull. Math. Biol.* 68 (2006), 451–465.
- [95] SILVA, J. A. L., AND HALLAM, T. G. Compensation and stability in nonlinear matrix models. *Math. Biosc.* 110 (1992), 67–101.
- [96] SILVA, J. A. L., AND HALLAM, T. G. Effects of delay, truncations and density dependence in reproduction schedules on stability of nonlinear leslie matrix models. *J. Math. Biol.* 31 (1993), 367–395.

- [97] SIMBERLOFF, D., FARR, J. A., COX, J., AND MEHLMAN, D. W. Movement corridors: conservation bargains or poor investments? *Conserv. Biol.* 6 (1992), 493–504.
- [98] SOLÉ, R. V., AND GAMARRA, J. P. G. Chaos, dispersal and extinction in coupled ecosystems. *J. Theor. Biol.* 193 (1998), 539–541.
- [99] STONE, L., OLINKY, R., BLASIUS, B., HUPPERT, A., AND CAZELLES, B. Complex synchronization phenomena in ecological systems. *Proceedings of Experimental Chaos: 6th Experimental Chaos Conference, American Institute of Physics* (2002).
- [100] THUNBERG, H. Periodicity versus chaos in one-dimensional dynamics. *SIAM Review* 43 (2001), 3–30.
- [101] TILMAN, D., AND KAREIVA, P. *Spatial Ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, 1997.
- [102] TURING, A. M. The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. Royal Soc. London B237* (1952), 37–72.
- [103] UGARCOVICI, I., AND WEISS, H. Chaotic dynamics of a nonlinear density dependent population model. *Nonlinearity* 17 (2004), 1689–1711.
- [104] WALTERS, P. *An Introduction to Ergodic Theory*. Springer, New York, 1982.
- [105] WILKAN, A., AND MJØLHAS, E. Periodicity of 4 in age structure population models with density dependence. *J. Theor. Biol.* 73 (1999), 109–119.
- [106] WU, C. W. Global synchronization in coupled map lattices. *IEEE* 3 (1998), 302–305.
- [107] YLIKARJULA, J., ALAJA, S., LAAKSO, J., AND TESAR, D. Effects of patch number and dispersal patterns on population dynamics and synchrony. *J. Theor. Biol.* 207 (2000), 377–387.