

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

# **Influência da Dispersão na Estabilidade de Modelos Populacionais com Estrutura Etária**

por

Rubilar Simões Junior

Dissertação submetida como requisito parcial  
para a obtenção do grau de

Mestre em Matemática Aplicada

Prof. Jacques Aveline Loureiro da Silva  
Orientador

Porto Alegre, Dezembro de 2000.

## RESUMO

Neste trabalho, estudou-se a influência de parâmetros migratórios na estabilidade de modelos populacionais com estrutura etária e dependência da densidade. Primeiramente apresentou-se um modelo sem estrutura etária e dependência da densidade, onde se apresentaram os conceitos básicos acerca da determinação da estabilidade de pontos fixos dos modelos. Num segundo momento, estudou-se analítica e numericamente a estabilidade de um modelo com estrutura etária. Finalmente, considerou-se um modelo com estrutura etária, dependência da densidade e dispersão acoplada, onde foi analisada a influência da variação destes parâmetros na estabilidade dos pontos de equilíbrio do modelo.

## ABSTRACT

In this study we observe the influence of rates of dispersal in the stability of populational age-structured and density-dependent models. First, we present a density-dependent model, when was presented the basic concepts on determining stability of equilibrium points. After that, we study, using analytical and numerical tools, the stability of an age-structured and density-dependent model. Finally, we consider a age-structured, density-dependent and spatial-structured model where was analyzed the influence of rates of dispersion on stability of fixed points.

## SUMÁRIO

<b>RESUMO</b> .....	i
<b>ABSTRACT</b> .....	ii
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	v
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	1
<b>2. MODELO SEM ESTRUTURA ETÁRIA</b> .....	4
<b>2.1. Modelos Matemáticos</b> .....	4
<b>2.2. Dependência da Densidade</b> .....	5
<b>2.3. Modelos Com Dependência da Densidade</b> .....	6
<b>2.4. Modelo Sem Estrutura Etária</b> .....	8
2.4.1. Pontos de Equilíbrio.....	9
2.4.2. Estabilidade dos Pontos de Equilíbrio.....	10
2.4.3. Ciclos e Estabilidade.....	12
2.4.4. Bifurcações de Duplicação de Período.....	13
2.4.5. Expoentes Característicos de Lyapunov.....	18
<b>3. MODELO COM ESTRUTURA ETÁRIA</b> .....	23
<b>3.1. Modelo Matemático</b> .....	23
<b>3.2. Pontos de Equilíbrio</b> .....	26
<b>3.3. Análise da Estabilidade dos Pontos de Equilíbrio</b> .....	28

<b>3.4. Perda da Estabilidade – Bifurcações</b> .....	33
<b>3.5. Atratores</b> .....	39
<b>4. MODELO COM ESTRUTURA ETÁRIA E DISPERSÃO</b> .....	49
<b>4.1. Modelo Matemático</b> .....	49
<b>4.2. Análise da Estabilidade dos Pontos de Equilíbrio</b> .....	50
<b>4.3. Efeitos da Dispersão na Estabilidade dos Pontos de Equilíbrio</b> .....	54
<b>5. CONCLUSÕES</b> .....	67
<b>5.1. Introdução</b> .....	67
<b>5.2. Resultados do Modelo com Estrutura Etária</b> .....	68
<b>5.3. Resultados do Modelo com Estrutura Etária e Dispersão</b> .....	69
<b>5.4. Efeitos da Dispersão</b> .....	70
<b>BIBLIOGRAFIA</b> .....	77

## LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1: Relação entre o número de sobreviventes e a densidade da população.....	05
Figura 2.2: Função recrutamento de Ricker, com parâmetros $\alpha=0,4$ e $r = 4$ .....	07
Figura 2.3: Função recrutamento de Beverton-Holt, com parâmetro $\alpha=0,4$ .....	08
Figura 2.4: Pontos fixos do modelo, para $\alpha = 0,4$ e $r=1$ (em vermelho); $\alpha= 0,5$ e $r=4$ (em verde); $\alpha= 0,6$ e $r = 7$ (em azul).....	10
Figura 2.5: Diagrama de bifurcação, $r$ variando no intervalo $[0; 18]$ , $\alpha = 0,4$ .....	14
Figura 2.6: Evolução temporal do modelo.....	14
Figura 2.7: Evolução temporal do modelo, observa-se um ciclo de período 2.....	15
Figura 2.8: Evolução temporal do modelo.....	16
Figura 2.9: Evolução temporal do modelo.....	16
Figura 2.10: Evolução temporal do modelo para condições iniciais com diferença $1 \times 10^{-9}$ .....	17
Figura 2.11: Diagrama de bifurcação para o parâmetro $r$ , variando no intervalo $[5;18]$ .	21
Figura 2.12: Expoente de Lyapunov $\lambda$ obtido para o parâmetro $r$ (variando em $[5; 18]$ )	21
Figura 3.1: Modelo com estrutura etária.....	24
Figura 3.2: $w^*$ versus $g(w^*) = \frac{1}{R_0}$ .....	27
Figura 3.3: Diagrama de fases para $H = \ln(R_0) = 2,7$ e $m_y = 0,4$ .....	35

Figura 3.4: Diagrama de fases para $H = \ln(R_0) = 3,6$ e $m_y = 0,4$ .....	36
Figura 3.5: Fronteiras da estabilidade do modelo $-m_y x H$ .....	36
Figura 3.6: Diagrama de bifurcação para $0 < H = \ln(R_0) < 2$ e $q = 0$ .....	37
Figura 3.7: Diagrama de bifurcação para $2 < H = \ln(R_0) < 5$ e $q = 0,3333$ - Distribuição mais estável.....	38
Figura 3.8: Diagrama de bifurcação para $2 < H = \ln(R_0) < 5$ e $q = 0$ .....	38
Figura 3.9: Diagrama de bifurcação para $2 < H = \ln(R_0) < 5$ e $q = 1$ .....	39
Figura 3.10: Evolução temporal para parâmetros $H = 1,8$ e $q = 0,5$ .....	40
Figura 3.11: Diagrama de fase para $H = 1,8$ e $q = 0,5$ .....	41
Figura 3.12: Evolução temporal para parâmetros $H = 2,1$ e $q = 0$ .....	42
Figura 3.13: Diagrama de fase para $H = 2,1$ e $q = 0$ .....	42
Figura 3.14: Diagrama de fase mostrando atrator para parâmetros $H = 3,6$ e $q = 0$ .....	43
Figura 3.15: Diagrama de fase, mostrando ciclo-limite, para $H = 2,2$ e $q = 0,9$ .....	43
Figura 3.16: Bacias de atração para $H = 2,7$ e $p = 0$ .....	44
Figura 3.17 : Atratores com condição inicial $x_0 = y_0 = 2$ .....	45
Figura 3.18: Atratores com condição inicial $x_0 = 2; y_0 = 4$ .....	45
Figura 3.19: Algoritmo para Bacias de Atração – Criação do grid no espaço de fases...	46
Figura 3.20: Algoritmo para Bacias de Atração – Iterações sucessivas com condição	

inicial no centro da caixa A, convergindo para o retângulo vermelho.....	46
Figura 3.21: Algoritmo para Bacias de Atração – Iterações sucessivas com condição inicial no centro da caixa B, convergindo para o retângulo verde; caixa A recebe cor rosa, indicado uma bacia de atração.....	47
Figura 3.22: Algoritmo para Bacias de Atração – Iterações sucessivas com condição inicial no centro da caixa C, convergindo para o retângulo vermelho; caixa B recebe cor ciano, indicado uma bacia de atração.....	48
Figura 3.23: Algoritmo para Bacias de Atração – Caixa C recebe cor rosa, indicado que condições iniciais desta caixa, convergem para o mesmo atrator da caixa A, as caixas A e C formam uma bacia de atração para o atrator vermelho.....	48
Figura 4.1: Representação do modelo com estrutura etária e dispersão.....	51
Figura 4.2: Em branco tem-se estabilidade e em vermelho bifurcação <i>flip</i> para os parâmetros $H = 2,4$ e $m_y = 0,65$ .....	61
Figura 4.3: Parâmetro $\mu_y$ versus Expoente de Lyapunov, para $H = 2,4; m_y = 0,65$ e $\mu_x = 0,05$ .....	62
Figura 4.4: Expoente de Lyapunov, para $H = 2,4; m_y = 0,65$ e $\mu_x = 0,05$ versus o parâmetro $\mu_y$ .....	63
Figura 4.5: Em branco, tem-se estabilidade e em vermelho, bifurcação <i>flip</i> , para os	63



	parâmetros $H = 3,4$ e $m_y = 0,4$ .....	
Figura 4.6:	Em branco tem-se estabilidade e em vermelho bifurcação <i>flip</i> , para os parâmetros $H = 2,15$ e $m_y = 0,8$ .....	64
Figura 4.7:	Em branco tem-se estabilidade e em vermelho bifurcação <i>flip</i> , para os parâmetros $H = 2,55$ e $m_y = 0,2$ .....	64
Figura 4.8:	Em vermelho tem-se estabilidade e em verde bifurcação <i>flip</i> , para os parâmetros $H = 3,4$ e $m_y = 0,3$ .....	65
Figura 4.9:	Expoente de Lyapunov, para $H = 3,4$ , $m_y = 0,3$ e $\mu_x = 0,1$ versus o parâmetro $\mu_y$ .....	65
Figura 5.1:	Bacias de atraca de atração para o modelo sem dispersão, $H=3,5$ e $m_x=0,2$ .....	72
Figura 5.2:	Bacia de atração para o modelo com dispersão, $H=3,5$ $m_x=0,2$ , $\mu_x=0,05$ e $\mu_y=0,95$ .....	72
Figura 5.3:	Bacia de atração para o modelo sem dispersão, para $H=3,0$ e $m_x=0,8$ .....	73
Figura 5.4:	Bacia de atração para o modelo com dispersão, parâmetros $H=3,0$ e $m_x=0,8$ , $\mu_x=0,05$ e $\mu_y=0,95$ .....	73

## 1. INTRODUÇÃO

Com o objetivo de descrever e explicar a dinâmica de populações naturais, desenvolveram-se vários modelos matemáticos que aproximam a realidade destas populações, considerando alguns dos inúmeros mecanismos internos e externos que influenciam o desenvolvimento de uma determinada população.

Uma estrutura a ser considerada é a etária, onde a população divide-se em classes representando o período pré-reprodutivo, reprodutivo e pós-reprodutivo (um desenvolvimento que segue esta metodologia é [10]), para maior aplicabilidade dos modelos, deve-se considerar, ainda uma estrutura que modele o efeito da mortalidade dependente da densidade populacional [12].

Um outro fator importante a ser considerado e estudado é a dispersão, fenômeno existente em todo conjunto populacional, e caracterizado pelo fato de os indivíduos que o compõem se movimentarem e assim poderem expandir a área inicial de distribuição mediante a ocupação de outra, esta dispersão resulta numa distribuição espacial da espécie.

Durante os últimos anos, cresceu o interesse sobre a importância da distribuição espacial na determinação da dinâmica de uma população. Uma questão que tem recebido atenção é determinar como a variação das taxas de migração nas diferentes classes etárias afeta a estabilidade (por exemplo [7], [21], [15]).

Neste trabalho, estuda-se a influência da variação dos parâmetros migratórios na estabilidade de um modelo populacional com estrutura etária e mortalidade dependente da densidade.

A presente dissertação está organizada como segue. No capítulo 2, estabelecemos um modelo para evolução populacional no tempo. Este modelo considera uma população constituída de uma só espécie que não está sujeita a processos migratórios e ainda utiliza-se das suposições de que o número de machos é igual ao número de fêmeas da população e de que não ocorre superposição de gerações, ou seja, para que uma nova geração nasça, a anterior deve ter desaparecido completamente (seção 2.4). Neste modelo, foi utilizado, ainda, o fato da população utilizar um mecanismo de realimentação negativa, descrita pela função recrutamento de Ricker (seção 2.3). Na seqüência, foram apresentadas as definições de ponto fixo (ponto de equilíbrio) e determinação dos mesmos para o modelo previamente definido (seção 2.4.1). Nas seções 2.4.2, 2.4.3, foram apresentados teoremas e definições concernentes à estabilidade dos pontos de equilíbrio do modelo, a seguir, apresentam-se as rotas para a perda da estabilidade através das duplicações de período (seção 2.4.4), indicando na seqüência, um mecanismo que permite determinar para quais parâmetros envolvidos no modelo tem-se estabilidade (seção 2.4.5).

No terceiro capítulo, propõe-se um modelo que contempla populações divididas em duas classes etárias, onde todos efeitos devidos a mortalidade dependente da densidade ocorrem somente na primeira classe etária (seção 3.1). A seguir, determinam-se os pontos de equilíbrio do modelo (seção 3.2), passando a determinar a

estabilidade dos mesmos, utilizando o método definido no capítulo anterior, ou seja, o de aproximar o sistema em estudo por um sistema linear na vizinhança do ponto de equilíbrio (seção 3.3). Após isto, é feito um estudo analítico e numérico para determinar as condições de perda de estabilidade, via bifurcações, dos referidos pontos fixos (seção 3.4), finalmente (seção 3.5) são estudados atratores do referido modelo.

No capítulo 4, é introduzida a importância do acoplamento do efeito migratório em um modelo com estrutura etária (seção 4.1), após isto, propõe-se um modelo que considere este efeito (seção 4.2). A seguir, na seção 4.3, é feita a análise da estabilidade dos pontos fixos do modelo, seguida por uma análise específica dos efeitos da dispersão na estabilidade dos pontos de equilíbrio, considerando-se isoladamente o efeito devido aos parâmetros de migração (seção 4.4).

No capítulo final, é feito um sumário das conclusões obtidas nos capítulos anteriores.

No presente trabalho, os gráficos que mostram diagramas de bifurcação, expoentes característicos de Lyapunov e bacias de atração foram gerados utilizando-se o “software” *Dynamics* versão 3.0, distribuído juntamente com [13]. As demais figuras foram geradas utilizando-se o “software” MATLAB.

## 2. MODELOS SEM ESTRUTURA ETÁRIA

### 2.1. Modelos Matemáticos

Quando se deseja analisar de forma quantitativa o processo de evolução de uma população, necessita-se de modelos matemáticos que permitam observar as variações da população com o tempo e a influência de diversos fatores que contribuem para estas variações. Dentre os diversos fatores que influenciam o comportamento dinâmico de uma população deve-se destacar a natalidade, a mortalidade e a migração como fundamentais.

Tais modelos devem levar em consideração, também outras estruturas, como a estrutura etária, por exemplo, onde a população é dividida em classes: pré-reprodutiva, reprodutiva e pós-reprodutiva.

Desde os trabalhos de Verhulst (1938) e Pearl & Reed (1920) foi observado que muitas populações exibem mecanismos de realimentação negativa, o que restringe o seu crescimento. Estes mecanismos, chamados de dependentes da densidade, desempenham um papel importante na determinação do comportamento dinâmico de tais populações [12] e conseqüentemente são importantes quando se deseja construir modelos populacionais. É importante encontrar funções simples, e ao mesmo tempo gerais, para descrever os processos dependentes da densidade. Simples, tais que suas propriedades possam ser determinadas analiticamente e gerais, tais que sejam capazes de descrever as variadas formas nas quais a dependência da densidade pode ocorrer [1].

## 2.2. Dependência da Densidade

Um grande número de modelos usando a equações a diferenças para a descrição da dependência da densidade pode ser encontrado na literatura. Tais modelos mostram o mesmo comportamento dinâmico, mas diferem em sua capacidade de descrever os diversos tipos de dependência da densidade.

Uma das formas de identificar a dependência da densidade é, a partir de dados experimentais, construir um gráfico que relaciona o número de sobreviventes (que será aqui denotado por  $X_{t+1}$ ) e a densidade inicial da população ( $X_t$ ). Se a curva obtida não for a reta  $X_t = X_{t+1}$  então está caracterizada a dependência da densidade. Neste caso, se a curva obtida for monotônica temos competição do tipo “contest” e caso a curva seja não-monotônica temos competição do tipo “scramble”.

Observando os gráficos abaixo:

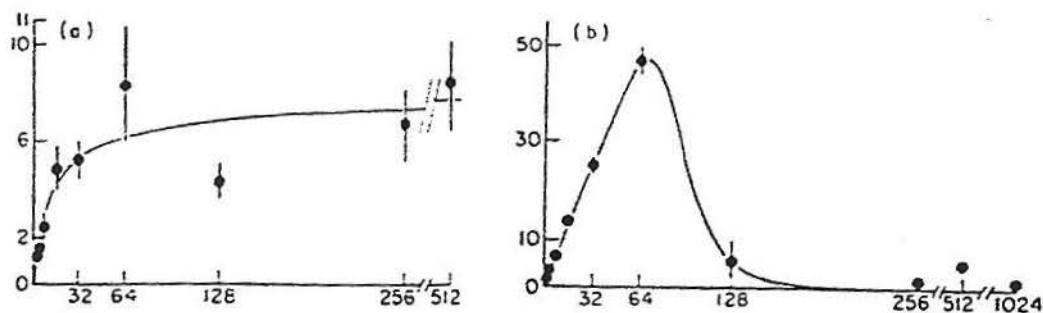


Figura 2.1: Relação entre o número de sobreviventes e a densidade da população

Temos na figura 2.1a e na figura 2.1b a relação entre o número de sobreviventes e a densidade, em 2.1a de besouros da espécie *Stegobium panaceum* a curva monotônica caracteriza competição “contest”, em 2.1b besouros da espécie *Lasioderma serricone* a curva não-monotônica caracteriza competição “scramble” [1].

### 2.3. Modelos com Dependência da Densidade

Modelos que descrevem a mortalidade como dependente da densidade tem a forma discreta:

$$X_{t+1} = r \cdot X_t \cdot f(X_t) \quad (2.3.1)$$

onde:  $X_{t+1}$  é o número de sobreviventes

$X_t$  é o número inicial de indivíduos – densidade inicial da população

$r$  é o número de filhotes fêmeas gerado por cada indivíduo durante toda a vida – taxa de natalidade

$f(X_t)$  é a função que relaciona o número inicial de indivíduos com a densidade de sobreviventes, a função  $f(X_t)$  toma valores no intervalo  $[0; 1]$  para valores  $X_t > 0$ .

Uma forma de definir genericamente a função  $f$  pode ser feita considerando-se a equação diferencial ordinária [1]:

$$\frac{dN}{dt} = -N \cdot \mu(N) \quad (2.3.2)$$

onde:  $N$  é o número de indivíduos total da população

$\mu(N)$  é uma função que relaciona a taxa de mortalidade com a densidade da população.

Uma formulação discreta para 2.3.2 pode ser obtida por integração direta para uma densidade fixa  $N_0$  (número inicial de indivíduos da população) e considerando-se  $N_t$  como o número de sobreviventes no tempo  $t$ :

$$N_t = N_0 \cdot \exp(-\mu(N_0)) \quad (2.3.3)$$

Fazendo  $X_{t+1} = N_t$ ,  $X_t = N_0$  e  $f(X_t) = \exp(-\mu(N_0))$ , e isolando a taxa de mortalidade em 2.3.3, tem-se:

$$\mu(X_t) = \ln\left(\frac{X_t}{X_{t+1}}\right) \quad (2.3.4)$$

que é o k-valor para mortalidade de Haldane(1949) e Varley & Gradwell(1960).

Uma variedade de modelos foi proposta com a função mortalidade dependente da densidade  $\mu(X_t)$  tomando diferentes formas, cada uma delas adequada a um tipo de população. A seguir, mostram-se duas formas para esta função:

**i) Função Recrutamento de Ricker:**

A função recrutamento de Ricker é obtida quando fazemos  $\mu(X_t) = \alpha X_t$  disso,  $f(X_t) = \exp(-\alpha X_t)$ , para  $\alpha > 0$ . Esta função foi proposta por Ricker (1975) ao estudar populações de peixes.

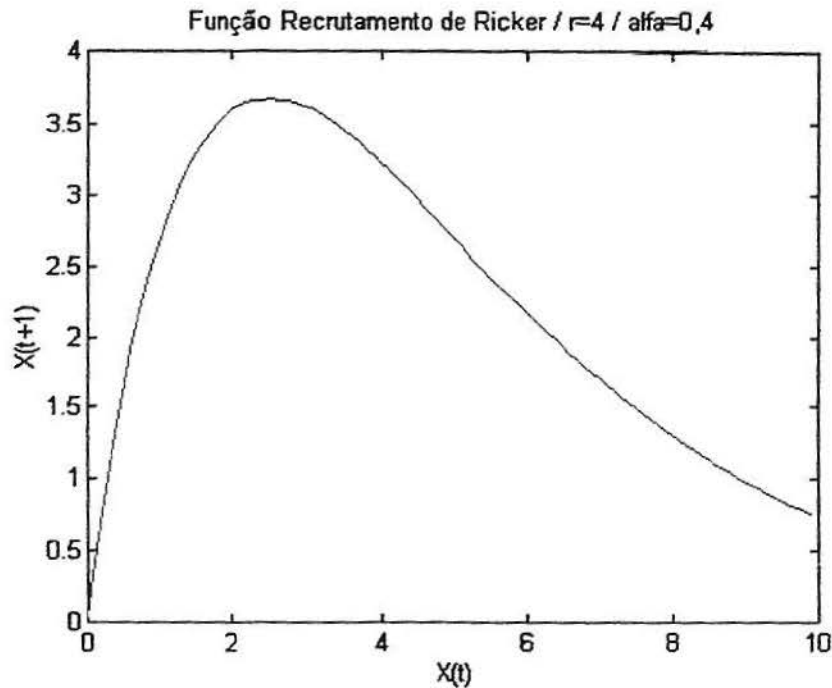


Figura 2.2: Função recrutamento de Ricker, com parâmetros  $\alpha = 0,4$  e  $r = 4$ .



**ii) Função Recrutamento de Beverton-Holt:**

É obtida quando tomamos  $\mu(X_t) = \ln(1 + \alpha \cdot X_t)$  disso,

$$f(X_t) = \exp(-\ln(1 + \alpha \cdot X_t)) \text{ e, portanto } f(X_t) = \frac{1}{1 + \alpha X_t}.$$

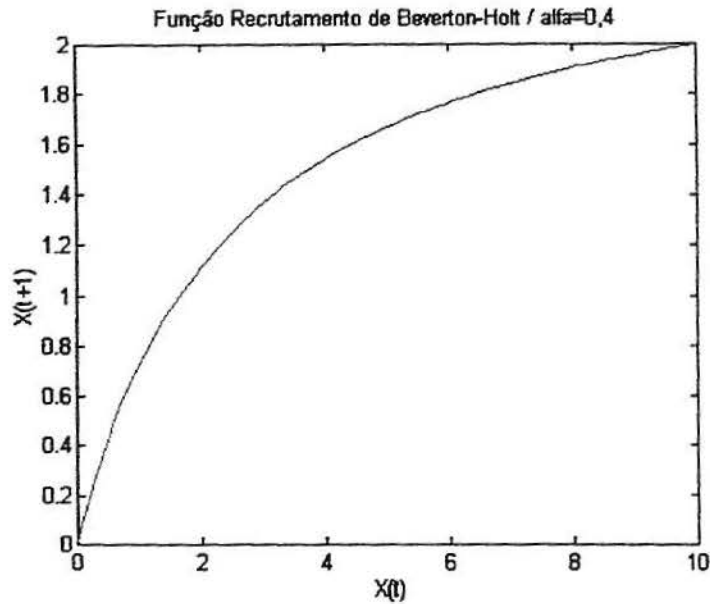


Figura 2.3: Função recrutamento de Beverton-Holt, com parâmetro  $\alpha = 0,4$ .

No presente capítulo, a função recrutamento de Ricker, será utilizada para estudar a dinâmica de uma população sem estrutura etária.

**2.4. Modelo Sem Estrutura Etária:**

É assumido que está se modelando uma população de uma só espécie, que não está sujeita a processos de migração (população isolada). Serão consideradas, ainda, somente as fêmeas da população, o que é equivalente a supor o número de machos igual ao número de fêmeas.

A partir desta secção será considerado o modelo:

$$X_{t+1} = r \cdot X_t \cdot \exp(-\alpha \cdot X_t) \tag{2.4.1}$$

Esta equação é válida, por exemplo, na seguinte situação: imagine que a cada primavera, eclodem insetos de ovos previamente postos - eles se alimentam, crescem, amadurecem, reproduzem-se, colocam ovos e morrem. Assumindo condições constantes a cada ano (disponibilidade de alimentos, número de predadores, etc) a população do ano  $t$  determina unicamente a população do ano  $t + 1$ . Portanto não há superposição de gerações e um modelo unidimensional se aplica.

Na equação acima, tem-se que  $r$  é o número de filhotes fêmeas gerado por cada indivíduo durante toda a vida e  $\exp(-\alpha X_t)$  é a componente devida à mortalidade dependente da densidade. Nas secções seguintes, serão estudadas as propriedades da estabilidade do modelo descrito pela equação 2.4.1, o procedimento aplicado para o modelo unidimensional é o mesmo ao aplicado a modelos de dimensões superiores, com os devidos ajustes.

### 2.4.1. Pontos de Equilíbrio

Considere a equação a diferenças em forma vetorial:

$$X_{t+1} = f(X_t), \text{ com } X_0, X_1, \dots \in R^n; \quad f: R^n \rightarrow R^n; \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad (2.4.1.1)$$

Definição:  $X^*$  é um ponto de equilíbrio (ponto fixo) se  $f(X^*) = X^*$ ,

considerando o modelo descrito em 2.4.1, tem-se:

$$X^* = r \cdot X^* \cdot \exp(-\alpha \cdot X^*) \Rightarrow X^* \cdot (1 - r \cdot \exp(-\alpha X^*)) = 0$$

e disso, os pontos de equilíbrio são:

$$X^* = 0 \text{ e } X^* = \frac{1}{\alpha} \ln(r) \quad (2.4.1.2)$$

Tais pontos são chamados pontos de fixos, pois correspondem à ausência de variações nos valores  $X_t$  quanto  $t$  varia.

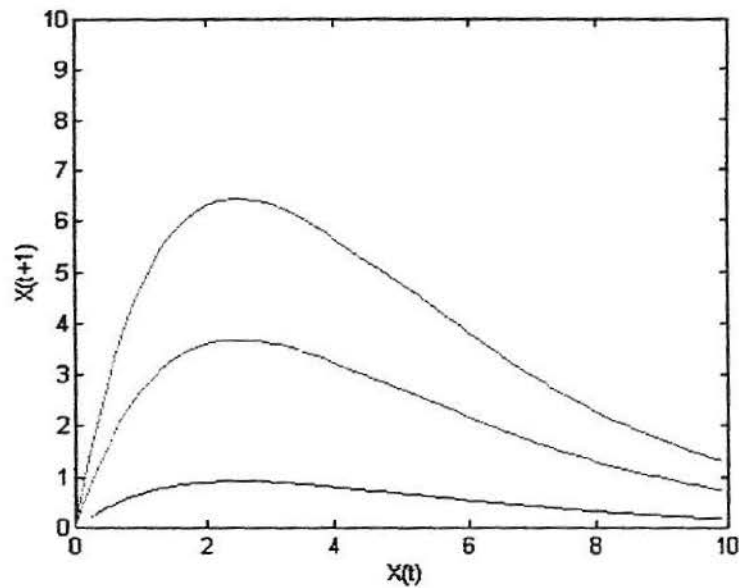


Figura 2.4: Pontos fixos do modelo, para  $\alpha = 0,4$  e  $r=1$ (em vermelho);  $\alpha= 0,5$  e  $r=4$  (em verde);  $\alpha= 0,6$  e  $r = 7$ (em azul).

### 2.4.2. Estabilidade

O objetivo, agora, é determinar se os pontos de equilíbrio obtidos na secção anterior são estáveis ou instáveis, ou seja, se dada uma condição inicial na vizinhança de uma solução de equilíbrio, a seqüência de soluções se aproxima ou se afasta da solução de equilíbrio. Uma forma de examinar esta questão é aproximar a equação em estudo por uma equação linear na vizinhança de um ponto de equilíbrio. Com base nesta idéia enunciamos o teorema:

Teorema: Sejam  $\lambda_i (i = 1, 2, \dots, n)$  os autovalores obtidos da linearização de uma função  $f$ , da forma 2.4.1.1 próximo do seu pontos fixo  $X^*$ , ou seja, os  $\lambda_i$  são

autovalores da matriz  $M = \left[ \frac{\partial f(X)}{\partial X} \right]_{X=X^*}$ ,  $i = 1, 2, \dots, n-1$ . A estabilidade do ponto fixo

é dada por:

- Se  $|\lambda_i| < 1, \forall i$  então  $X^*$  é assintoticamente estável;
- Se  $|\lambda_k| > 1$ , para algum  $k$  então  $X^*$  é assintoticamente instável.

Observação: Se  $|\lambda_k| = 1$ , para algum  $k$  e  $|\lambda_i| < 1, \forall i \neq k$  o ponto fixo  $X^*$  é dito não-hiperbólico e o teorema anterior não se aplica, isto é, a linearização não é suficiente para determinar a estabilidade de  $X^*$  [19].

Agora, será aplicado o teorema enunciado acima para determinar-se a estabilidade dos pontos de equilíbrio obtidos em 2.4.1.2:

Observa-se que a matriz  $M = \left[ \frac{\partial f(X)}{\partial X} \right]_{X=X^*}$  se reduz a  $f'(X^*)$ , com

$f'(X) = r \cdot \exp(-\alpha X) \cdot (1 - \alpha \cdot X)$  e para os pontos fixos obtidos em 2.4.1, tem-se:

Caso ponto fixo  $X^* = 0$ :

$f'(X^* = 0) = r \Rightarrow |\lambda| = |r|$ , mas  $r > 0$  por definição, então o ponto fixo:

- é estável se  $r < 1$ ;
- é instável se  $r > 1$ .

Ou seja, uma órbita próxima de  $X^* = 0$  converge para este ponto fixo se  $r < 1$  e se afasta dele se  $r > 1$  após um número suficientemente grande de iterações.

Caso ponto fixo  $X^* = \frac{1}{\alpha} \ln(r)$ :

$f'\left(X^* = \frac{1}{\alpha} \ln(r)\right) = 1 - \ln(r) \Rightarrow |\lambda| = |1 - \ln(r)|$  e portanto o ponto fixo:

- é estável se  $0 < \ln(r) < 2$ ;

- é instável se  $\ln(r) > 2$ .

Ou seja, uma órbita próxima de  $X^* = \frac{1}{\alpha} \ln(r)$  se converge para este ponto fixo se  $0 < \ln(r) < 2$  e se afasta dele se  $\ln(r) > 2$  após um número suficientemente grande de iterações.

Note que em ambos os casos a condição de estabilidade não é influenciada pelo valor do parâmetro  $\alpha$ , portanto, quando se tratar do estudo da estabilidade ele pode ser ignorado.

### 2.4.3. Ciclos e Estabilidade

O conjunto  $S = \{X^1, X^2, X^3, \dots, X^p\}$  forma um p-ciclo (ciclo de período fundamental  $p$ ) de  $f$  se:

$$\begin{cases} X^{r+1} = f(X^r), & r = 1, 2, \dots, p-1 \\ X^1 = f(X^p) \end{cases}$$

Algumas informações importantes a respeito de ciclos:

- Se  $X^*$  é ponto fixo de  $f$  então  $\{X^*\}$  é um 1-ciclo.
- $\{X^1, X^2, \dots, X^p\}$  é um p-ciclo se, e somente se,  $X^1, X^2, \dots, X^p$  são pontos fixos de  $f^p(X) = \underbrace{f(f(\dots(f(X)\dots))}_{p\text{-iterada}}$ .

A partir desta definição, pode-se enunciar um resultado importante a respeito da estabilidade dos ciclos:

**Teorema:** Se  $\{X^1, X^2, \dots, X^p\}$  é um p-ciclo de  $f$ ,  $f: R^n \rightarrow R^n$ . Sejam  $M = Df(X^1) \cdot Df(X^2) \cdot \dots \cdot Df(X^p)$  e  $\lambda_i, i = 1, \dots, n$  os autovalores de  $M$ :

- Se  $|\lambda_i| < 1, \forall i$  então o p-ciclo é estável;

- b) Se  $|\lambda_k| > 1$ , para algum  $k$  então o p-ciclo é instável;
- c) Se  $|\lambda_k| = 1$ , para algum  $k$  e  $|\lambda_i| < 1, \forall i \neq k$  então nada se pode afirmar

a respeito da estabilidade do p-ciclo.

#### 2.4.4. Bifurcações de Duplicação de Período

Retomando-se a análise de estabilidade feita em 2.4.2, percebe-se que o sistema é estável se  $0 < \ln(r) < 2$ , mas que tipo de comportamento estável ele apresenta? E fora deste intervalo, qual o tipo de comportamento (se a priori só sabemos que o sistema torna-se instável)?

Para responder-se a esta pergunta, constrói-se diagramas, como o abaixo, seguindo o algoritmo:

- a) Escolhe-se o parâmetro a ser variado na construção do diagrama;
- b) Escolhe-se a condição inicial;
- c) Itera-se a função até um  $t$  suficientemente grande;
- d) Descartam-se as iterações do período transiente;
- e) Imprimem-se os resultados que restaram;
- f) Incrementa-se o valor do parâmetro e volta-se a etapa b).

Os diagrama de abaixo foi construído tomando-se como parâmetro  $r$  (variando no intervalo  $[0; 18]$ ), como condição inicial  $X_0 = 0,1$ , fixando  $\alpha = 0,4$ ; descartando as primeiras 500 iterações e imprimindo as seguintes 500 iterações:

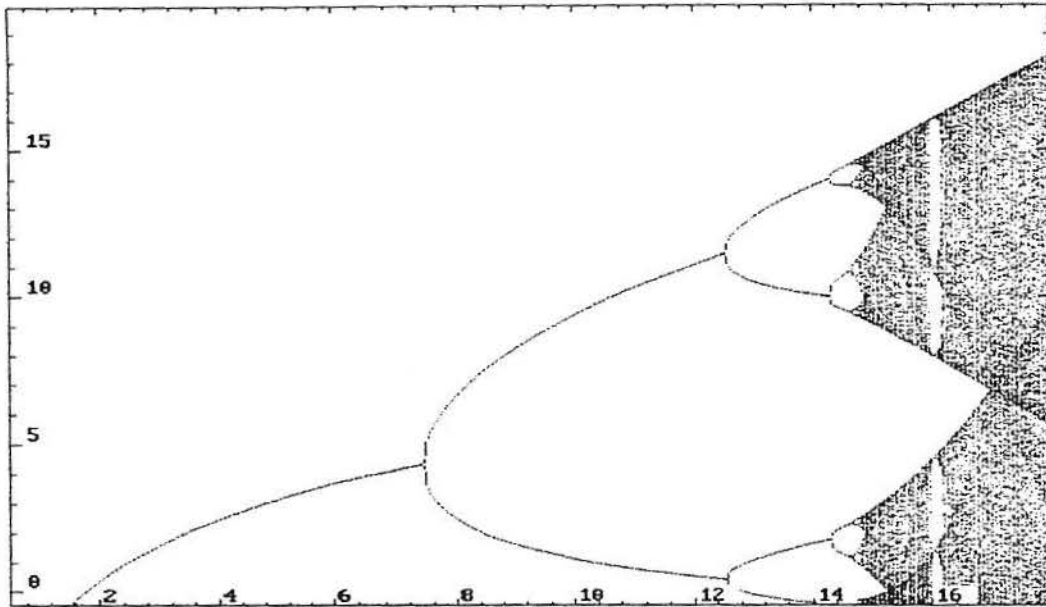


Figura 2.5: Diagrama de bifurcação,  $r$  variando no intervalo  $[0;18]$ ,  $\alpha = 4$

Este diagrama é chamado de Diagrama de Bifurcação e permite fazer as seguintes observações [10]:

- a) para valores de parâmetro  $0 < r < \exp(2)$  temos estabilidade,  $X_t$  converge para o ponto fixo  $X^* = \frac{1}{\alpha} \ln(r)$ , nas figuras abaixo, exemplifica-se este caso:

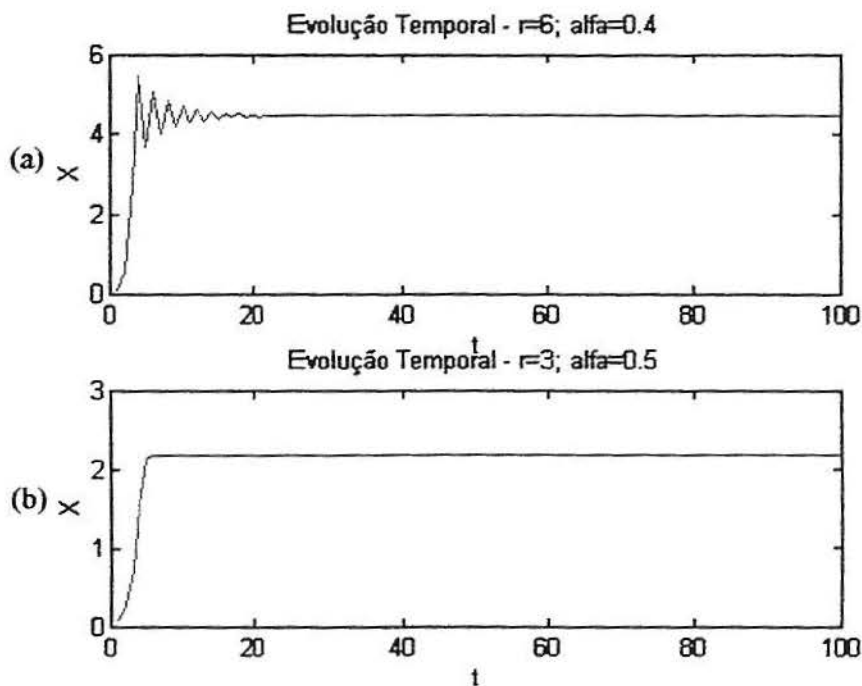


Figura 2.6: Evolução temporal do modelo

Na figura 2.6, observa-se comportamento estável e ocorre a convergência para o ponto fixo  $X^* = \frac{1}{\alpha} \ln(r)$ , quando  $r = 6$  e  $\alpha = 0,4$  o sistema converge para  $X^* = 4,47940$  e quando  $r = 3$  e  $\alpha = 0,5$  converge para  $X^* = 2,19722$ .

b) para  $\exp(2) < r < \exp(2,562)$  o sistema continua estável, mas agora converge para dois pontos, temos o aparecimento de um ciclo de período 2, e no valor  $r = \exp(2)$  ocorre a primeira bifurcação, podemos ver logo a seguir sucessivas bifurcações e aparecimento de ciclos de período 4, 8, 16....(ver figuras 2.7);

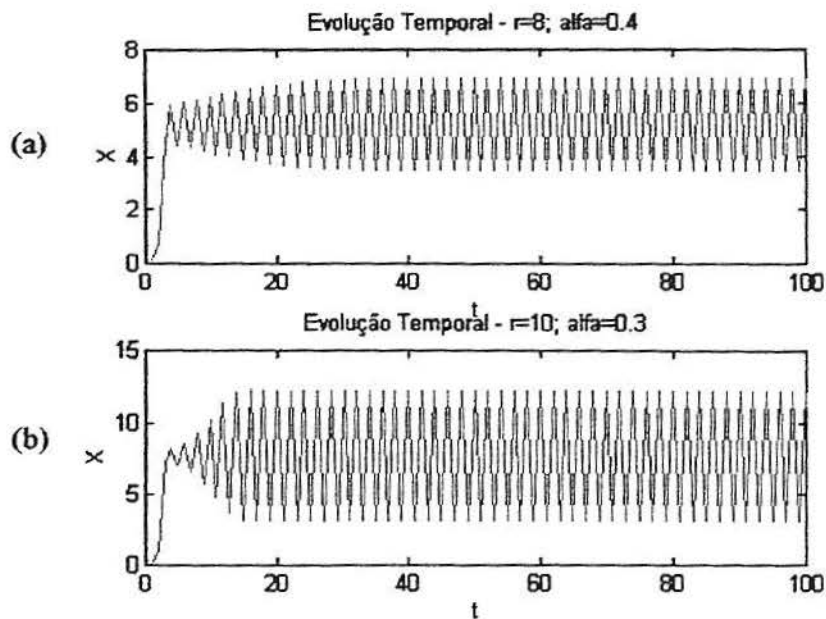


Figura 2.7: Evolução temporal do modelo, observa-se um ciclo de período 2.

c) após estas sucessivas duplicações de período (figura 2.8), quando  $r > \exp(2,692)$ , aparecem ciclos de período arbitrário, bem como as soluções mostram-se não-periódicas e, além disso mostram grande sensibilidade as condições iniciais, esta região, obtida para  $r > \exp(2,692)$ , é denominada caótica (ver figuras 2.10a, 2.10b e 2.10c).



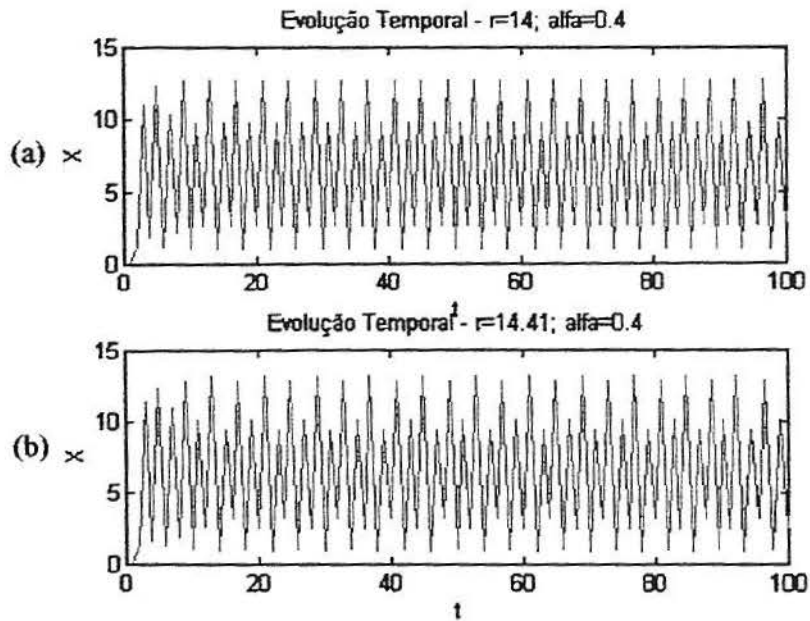


Figura 2.8: Evolução temporal do modelo.

Na figura 2.8a observamos comportamento periódico (ciclo de período 4), e em 2.8b observamos um ciclo de período 8, estas sucessivas bifurcações de período levam a comportamentos não-periódicos para valores de parâmetro  $r$ , como vemos na figura 2.9:

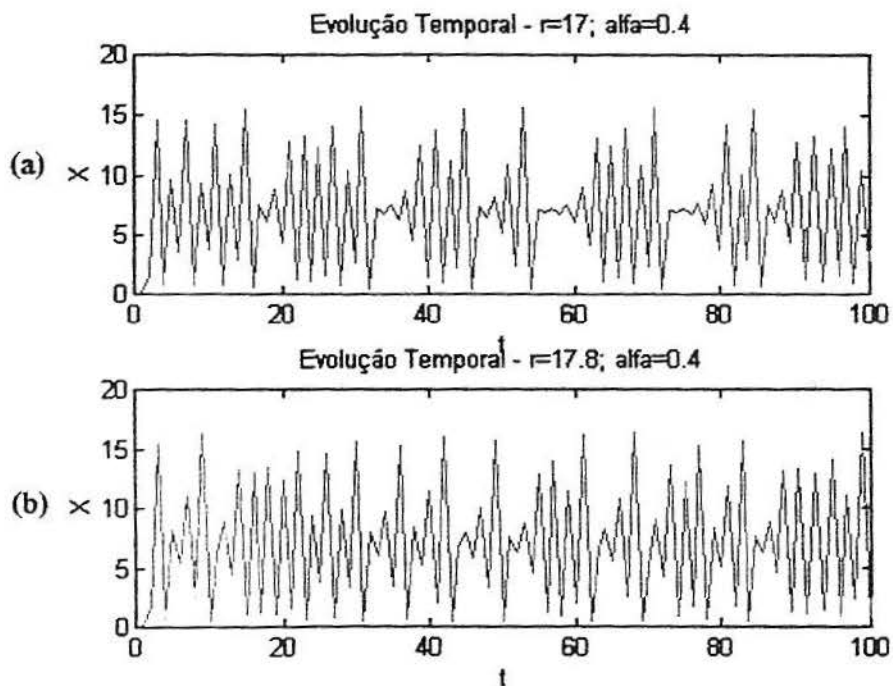


Figura 2.9: Evolução temporal do modelo

Aqui, observam-se oscilações irregulares, caracterizando comportamento não-periódico.

É importante notar-se que na região de comportamento não-periódico, tem-se dependência sensitiva às condições iniciais observe:

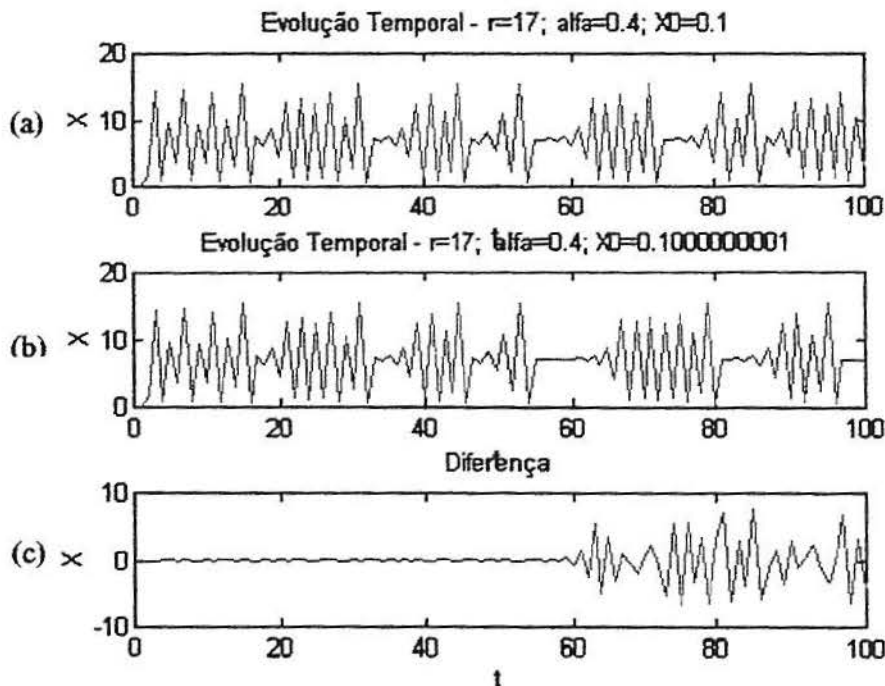


Figura 2.10: Evolução temporal do modelo para condições iniciais com diferença  $10^{-9}$ .

Note na figura 2.10a a evolução temporal do modelo para a condição inicial  $X_0 = 0,1$ , em 2.10b a evolução temporal para a condição inicial  $X_0 = 0,1000000001$ , ambas para parâmetros  $r = 17$  e  $\alpha = 0,4$  e em 2.10c, a diferença entre as evoluções para cada  $t$ , nota-se que uma pequena variação na condição inicial leva a um comportamento futuro imprevisível, o que caracteriza a dependência sensitiva às condições iniciais.

Observe ainda que mesmo na região onde predomina o comportamento não-periódico, aparecem janelas de periodicidade, ou seja, aparecem regiões estáveis. Um mecanismo que nos permite identificar os valores de parâmetro para os quais o sistema é estável são os Expoentes Característicos de Lyapunov.

### 2.4.5. Expoentes Característicos de Lyapunov

Os Expoentes de Lyapunov fornecem uma medida da dependência sensitiva às condições iniciais, ou seja, mede o afastamento de duas órbitas com condições iniciais muito próximas.

Definição: O Expoente de Lyapunov de  $x_0$ , denotado por  $\lambda$  é dado por:

$$\lambda = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \sum_{k=0}^{t-1} \ln |f'(x_k)|$$

Note que  $\sum_{k=0}^{t-1} \ln |f'(x_k)| = \ln \prod_{k=0}^{t-1} |f'(x_k)| = \ln \left| \prod_{k=0}^{t-1} f'(x_k) \right| = \ln |f^t(x_0)| \Rightarrow$

$$\lambda = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln |f^t(x_0)|$$

E quando  $t \rightarrow \infty \Rightarrow \lambda \approx \frac{1}{t} \ln |f^t(x_0)| \Rightarrow \lambda t \approx \ln |f^t(x_0)| \Rightarrow$

$$\exp(\lambda t) \approx |f^t(x_0)| = |f'(x_0) \cdot f'(x_1) \cdots f'(x_{t-1})| \quad (*)$$

Um argumento que justifica tal definição e possibilita melhor compreensão da mesma é:

Seja  $X_{t+1} = f(X_t)$ ,  $f: R \rightarrow R$  e sejam  $x_0, y_0 \in R$ ,  $\{x_t\}$  a órbita de  $x_0$  e  $\{y_t\}$  a órbita de  $y_0$ .

Considere  $\delta_t = y_t - x_t$ , a medida do afastamento das órbitas. Disso:

$$\begin{aligned} y_t &= \delta_t + x_t \\ y_{t+1} &= f(y_t) \Rightarrow x_{t+1} + \delta_{t+1} = f(x_t + \delta_t) \end{aligned}$$

expandindo em Série de Taylor, em torno de  $x_t$ :

$$f(x_t + \delta_t) = f(x_t) + f'(x_t) \cdot \delta_t + \theta(\delta_t)$$

desconsiderando os termos da ordem  $\theta(\delta_t)$ :

$$x_{t+1} + \delta_{t+1} = f(x_t) + f'(x_t) \cdot \delta_t \Rightarrow \delta_{t+1} = f'(x_t) \cdot \delta_t$$

e portanto:

$$\begin{aligned} \delta_1 &= f'(x_0) \cdot \delta_0 \\ \delta_2 &= f'(x_1) \cdot \delta_1 = f'(x_1) \cdot f'(x_0) \cdot \delta_0 \\ &\vdots \\ \delta_t &= f'(x_0) \cdot f'(x_1) \cdots f'(x_{t-1}) \cdot \delta_0 \end{aligned} \quad (**)$$

Comparando (\*) e (\*\*) temos:

$$\frac{|\delta_t|}{|\delta_0|} \approx \exp(\lambda t) \Rightarrow |\delta_t| \approx |\delta_0| \cdot \exp(\lambda t)$$

Portanto o afastamento cresce exponencialmente se  $\lambda > 0$ , ou seja, ocorre dependência sensitiva às condições iniciais.

Algumas observações importantes sobre os expoentes característicos de Lyapunov:

Observação 1: O expoente característico de Lyapunov não está definido para todos os pontos  $x_0$ . Por exemplo, se  $f'(x_k) = 0$ , para algum  $k$ :  $\ln|f'(x_k)|$  não está definido e portanto,  $\lambda$  não está definido.

Observação 2: Teorema Ergódico:  $\lambda$  "não depende de  $x_0$ " a menos de um conjunto de medida zero, isto é, existe um conjunto de medida zero  $A \subset R$  tal que  $\forall x_0 \notin A, \lambda(x_0)$  existe e é o mesmo [4].

Observação 3: Se  $\bar{x}$  é um ponto fixo de  $f$  então:  $x_k = \bar{x}, \forall k$ , neste caso, o expoente de Lyapunov é:

$$\lambda = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \sum_{k=0}^{t-1} \ln|f'(x_k)| = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \cdot t \cdot \ln|f'(x_k)| = \ln|f'(\bar{x})|$$

Observação 4: Se  $\{p_1, p_2, \dots, p_n\}$  é um  $n$ -ciclo então o expoente de Lyapunov de  $p_1$  ou  $p_2, \dots$ , ou  $p_n$  é:

$$\lambda = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \sum_{k=0}^{t-1} \ln |f'(x_k)|$$

considere que  $t = n\tau$ , então:

$$\sum_{k=0}^{t-1} \ln |f'(x_k)| = \underbrace{\ln |f'(p_1)| + \dots + \ln |f'(p_n)|}_1 + \underbrace{\ln |f'(p_1)| + \dots + \ln |f'(p_n)|}_2 + \dots + \underbrace{\ln |f'(p_1)| + \dots + \ln |f'(p_n)|}_\tau$$

Portanto:

$$\lambda = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{n\tau} \cdot \tau \cdot (\ln |f'(p_1)| + \dots + \ln |f'(p_n)|) \Rightarrow \lambda = \frac{\ln |f'(p_1)| + \dots + \ln |f'(p_n)|}{n} \Rightarrow \lambda = \frac{\ln |f'(p_1) \cdot f'(p_2) \cdots f'(p_n)|}{n}$$

Observação 5: Se  $\bar{x}$  é ponto fixo estável, então

$$|f'(\bar{x})| < 1 \Rightarrow \ln |f'(\bar{x})| < 0 \therefore \lambda < 0.$$

Se  $\{p_1, p_2, \dots, p_n\}$  é um  $n$ -ciclo estável então:

$$|f'(p_1) \cdot f'(p_2) \cdots f'(p_n)| < 1 \Rightarrow \ln |f'(p_1) \cdot f'(p_2) \cdots f'(p_n)| < 0 \therefore \lambda < 0$$

Disso:

A estabilidade (de pontos fixos ou ciclos) pode ser caracterizada por expoentes de Lyapunov  $\lambda < 0$  e, conseqüentemente a sensibilidade às condições iniciais é caracterizada por  $\lambda > 0$ .

Definição: Seja  $f: R \rightarrow R$  de classe  $C^1$  e seja  $\{x_0, x_1, \dots\}$  uma órbita limitada de  $f$ . A órbita é dita caótica se:

- 1)  $\{x_0, x_1, \dots\}$  não é assintoticamente periódica, ou seja, se a órbita não converge para uma órbita periódica quando  $t \rightarrow \infty$ ;
- 2) O expoente de Lyapunov de  $x_0$  é maior do que zero ( $\lambda > 0$ ).

As figuras a seguir, ilustram a importância do cálculo dos Expoentes Característicos de Lyapunov na caracterização da estabilidade:

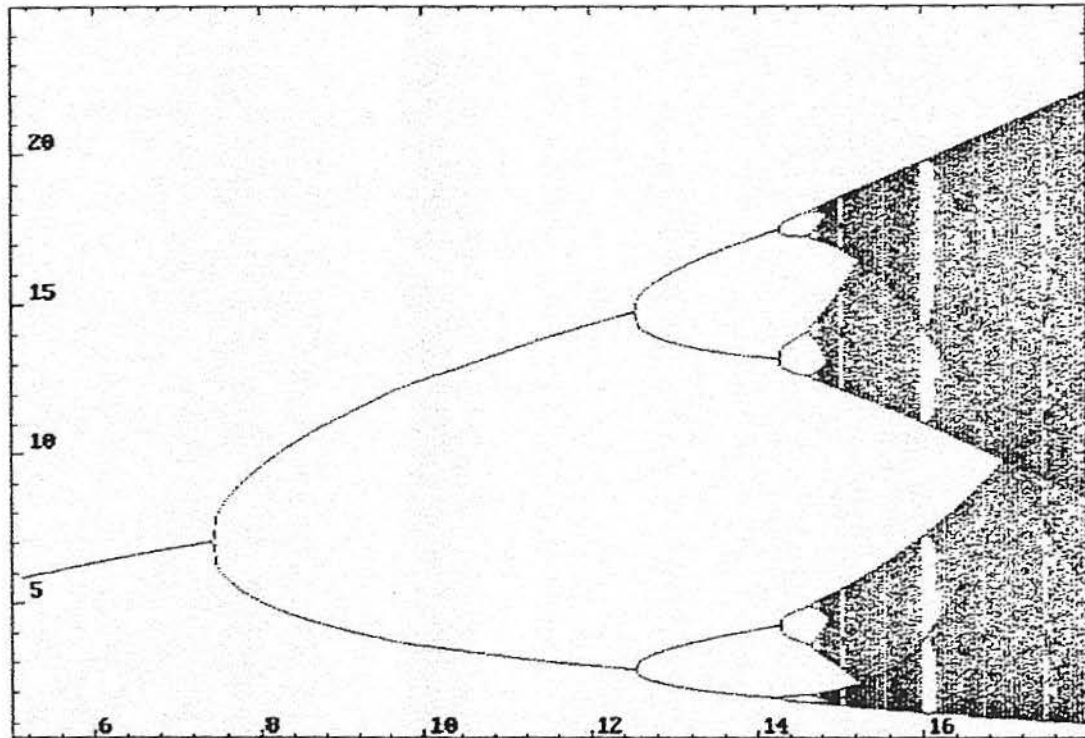


Figura 2.11: Diagrama de bifurcação para o parâmetro  $r$ , variando no intervalo  $[5; 18]$  com  $\alpha = 0,3$

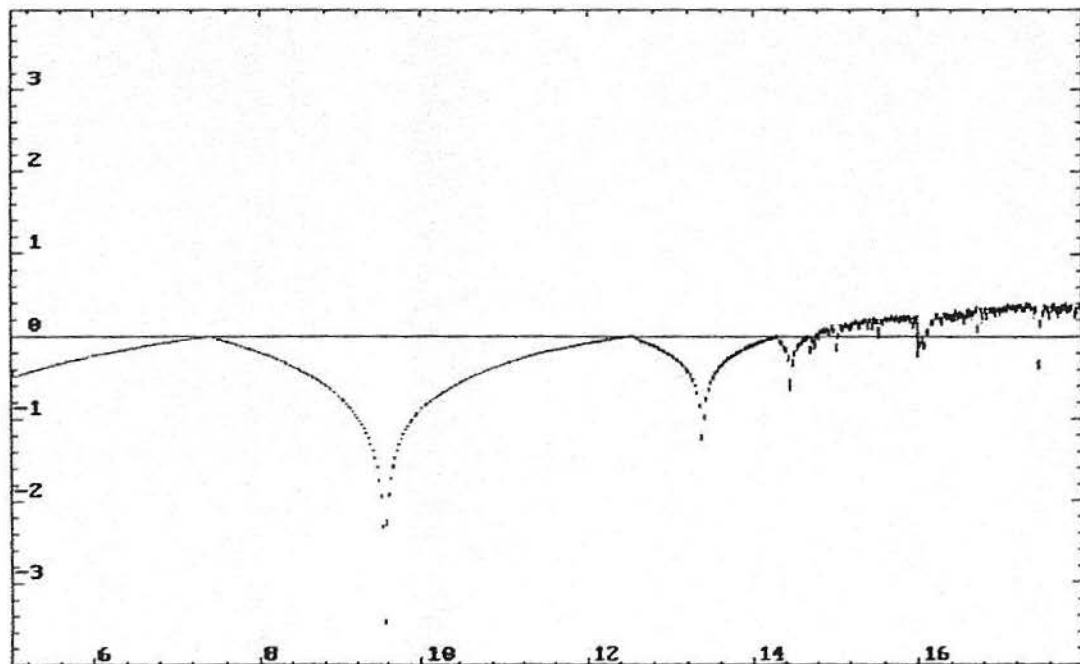


Figura 2.12: Expoente de Lyapunov  $\lambda$  obtido para o parâmetro  $r$  (variando em  $[5; 18]$ ) versus  $r$

Comparando-se as figuras 2.11 e 2.12, pode-se notar que a estabilidade, caracterizada em 2.11 pelos ciclos, corresponde a valores de  $\lambda$  negativos, em 2.12, e os pontos de bifurcação (de 2.11) correspondem a valores  $\lambda$  iguais a zero e zonas de caos a valores  $\lambda$  positivos.

### 3. MODELO COM ESTRUTURA ETÁRIA

#### 3.1. Modelo Matemático

No capítulo anterior, apresentou-se um modelo que descreve uma dinâmica populacional considerando os efeitos da dependência da densidade. Este modelo caracterizava-se por se aplicar a uma população de uma só espécie e que se encontra isolada, ou seja, não ocorre migração, considerou-se ainda, somente o número de fêmeas da população e, finalmente, utilizou-se a hipótese de que não há superposição de gerações, uma velha geração é totalmente substituída por uma nova somente após a extinção da primeira.

Neste capítulo, será introduzida uma possível extensão do modelo apresentada na secção 2.4 para populações com duas classes etárias. A integração de uma estrutura etária ao referido modelo o torna mais próximo da realidade, ou ainda, permite que este modelo se aplique a um número maior de espécies.

A hipótese fundamental utilizada agora será a de que todos os efeitos dependentes da densidade ocorrem somente na primeira classe etária. Novamente, será considerada uma população de uma só espécie, isolada e será considerado somente o número de fêmeas da população.

Será utilizada a suposição de que a população está dividida em duas classes etárias (em uma unidade de tempo compatível com a população em estudo), onde  $x_t$



representa os indivíduos da primeira e  $y_t$  os indivíduos da segunda classe etária no tempo  $t$ .

Seja  $p$  a probabilidade de transição da primeira para a segunda classe, na prática esta probabilidade também pode ser encarada como dependente da densidade, mas como assumimos que os efeitos dependentes da densidade ocorrem somente na primeira classe,  $p$  será tomado como independente da densidade [10].

Sejam  $f_x$  e  $f_y$  a fecundidade média (número médio de ovos produzidos por cada indivíduo) das fêmeas das classes  $x$  e  $y$ , respectivamente.

Seja  $w_t$  indicando a produção de ovos pelas fêmeas no tempo  $t$ . Note que a produção de ovos deriva-se potencialmente de ambas as classes etárias, então  $w_t$  tem a forma:

$$w_t = f_x x_t + f_y y_t \quad (3.1.1)$$

Considerando  $P_0$  como o componente relativo à dependência da densidade e da forma:

$$P_0 = g(w_t)$$

A partir das definições acima, o modelo pode ser esquematizado como na figura abaixo:

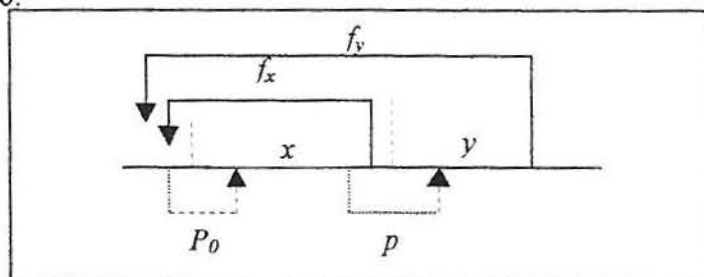


Figura 3.1: Modelo com estrutura etária

E descrito da forma:

$$\begin{cases} x_{t+1} = p_0 w_t = g(w_t) w_t \\ y_{t+1} = p x_t \end{cases} \quad (3.1.2)$$

Observa-se que os indivíduos da primeira classe no tempo  $t+1$  dependem do número de ovos produzido no tempo  $t$ , considerando-se a componente devida à dependência da densidade, e que os indivíduos da segunda classe no tempo  $t+1$  derivam diretamente das sobreviventes da primeira classe.

Usando-se a equação (3.1.1) e o sistema (3.1.2), pode-se reescrever o modelo, como:

$$w_{t+1} = f_x g(w_t) w_t + f_y p x_t = f_x g(w_t) w_t + f_y p g(w_{t-1}) w_{t-1} \quad (3.1.3)$$

Definindo-se  $R_0 = f_x + p f_y$ , significando o número reprodutivo básico, ou seja, o número médio de filhas por mãe durante toda a vida, a maternidade em cada

classe pode ser escrita como  $m_x = \frac{f_x}{R_0}$  e  $m_y = \frac{p f_y}{R_0}$ , respectivamente, note que:

$$m_x + m_y = 1.$$

Fazendo uso as definições acima na expressão 3.1.3, obtem-se:

$$w_{t+1} = R_0 [m_x w_t g(w_t) + m_y w_{t-1} g(w_{t-1})] \quad (3.1.4)$$

O interesse, a partir de agora, estará focalizado no estudo da estabilidade dos pontos de equilíbrio do modelo, e particularmente como a estabilidade é afetada pelos parâmetros do modelo.

Considerando-se como modelo para a componente dependente da densidade  $g(w_t)$  a função recrutamento de Ricker definida no capítulo anterior (secção 2.3), dada por:

$$g(w_t) = \exp(-\alpha w_t)$$

e tomando  $\alpha = 1$  (como será visto a seguir, o estudo da estabilidade independe de  $\alpha$  o que justifica tal escolha) tem-se:

$$w_{t+1} = \exp(H) [m_x w_t \exp(-w_t) + m_y w_{t-1} \exp(-w_{t-1})] \quad (3.1.5)$$

onde:  $H = \ln(R_0)$ , como nova forma para a equação 3.1.4.

### 3.2. Pontos de Equilíbrio

Serão determinados os pontos de equilíbrio do modelo, para tanto, seja  $w^*$  um ponto fixo do modelo, então de 3.1.2:

$$\begin{cases} x^* = g(w^*)w^* \\ y^* = px^* \end{cases} \quad (3.2.1)$$

Nota-se que  $w_t = f_x x_t + f_y y_t$  e, no equilíbrio,  $w^* = f_x x^* + f_y y^*$  e disso:

$$\begin{aligned} w^* &= f_x g(w^*)w^* + f_y p g(w^*)w^* \\ &= (f_x + p f_y) g(w^*)w^* \\ &= R_0 g(w^*)w^* \end{aligned}$$

Resolvendo a equação acima, têm-se duas soluções:

1)  $w^* = 0$  o que implica, do sistema (3.2.1), em  $\begin{cases} x^* = 0 \\ y^* = 0 \end{cases}$

2) Se  $w^* \neq 0$ , então  $R_0 g(w^*) = 1$  e portanto  $g(w^*) = \frac{1}{R_0}$  e disso,  $\exists w^* > 0 \Leftrightarrow R_0 > 1$  pela definição de  $g(w)$ , uma forma simples de observar esta condição é traçando o gráfico de  $g(w^*)$ , note que  $w^* \geq 0$  por definição:

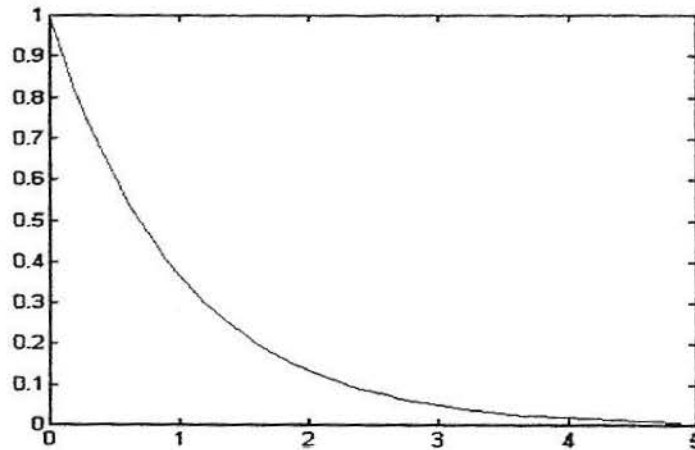


Figura 3.2:  $w^*$  versus  $g(w^*) = \frac{1}{R_0}$

De 1) e 2) conclui-se que:

- Caso  $0 < R_0 \leq 1$ ,  $\begin{cases} x^* = 0 \\ y^* = 0 \end{cases}$  é o único ponto fixo (ponto fixo trivial).
- Caso  $R_0 > 1$ , tem-se dois pontos fixos:  $\begin{cases} x^* = g(w^*)w^* \\ y^* = pg(w^*)w^* \end{cases}$  com  $g(w^*) = \frac{1}{R_0}$  e

$$\begin{cases} x^* = 0 \\ y^* = 0 \end{cases}$$

### 3.3. Análise da Estabilidade

Nesta secção, busca-se determinar os critérios de estabilidade para os pontos de equilíbrio encontrados anteriormente, ou seja, determinar para que valores de parâmetros presentes no modelo, os pontos de equilíbrio são estáveis, instáveis ou perdem a estabilidade. O método utilizado será o definido no capítulo anterior, ou seja, aproximar o sistema em estudo por um sistema linear na vizinhança dos pontos de equilíbrio.

Calculando a Jacobiana do sistema, tem-se:

$$Df(w) = \begin{pmatrix} f_x w g'(w) + f_x g(w) & f_y w g'(w) + f_y g(w) \\ p & 0 \end{pmatrix}$$

Agora, busca-se determinar a forma do Jacobiano para os pontos de equilíbrio em estudo:

- Caso  $w^* = 0$ :

Pela definição de  $g$ :

$$Df(0) = \begin{pmatrix} f_x & f_y \\ p & 0 \end{pmatrix} = L$$

Matrizes de mesma forma de  $L$  são chamadas matrizes de Leslie [9], [2], [10], que se apresentam genericamente da forma:

$$L = \begin{bmatrix} f_x & f_y & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ p_1 & 0 & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & p_2 & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & p_3 & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \end{bmatrix}$$

cuja equação característica é:

$$\frac{l_1 f_1}{\lambda} + \frac{l_2 f_2}{\lambda^2} + \dots + \frac{l_n f_n}{\lambda^n} = 1, \text{ com } l_1 = 1 \text{ e } l_k = p_1 \cdot p_2 \cdot \dots \cdot p_{k-1}$$

Então, aplicando-se a definição acima, obtém-se para o modelo em estudo:

$$\frac{l_x f_x}{\lambda} + \frac{l_y f_y}{\lambda^2} = 1, \text{ como } l_x = 1 \text{ e } l_y = p, \text{ então } \lambda^2 - f_x \lambda - p f_y = 0, \text{ multiplicando e}$$

dividindo por  $R_0$  tem-se:

$$\lambda^2 - \frac{f_x}{R_0} R_0 \lambda - \frac{p f_y}{R_0} R_0 = 0$$

e o polinômio característico é dado por:

$$P(\lambda) = \lambda^2 - m_x R_0 \lambda - m_y R_0 \quad (3.3.1)$$

A partir da obtenção do polinômio característico, têm-se duas opções para determinar-se as condições necessárias à estabilidade do equilíbrio. A primeira é o cálculo direto das raízes do polinômio característico, procedimento simples para o caso bi-dimensional. Uma segunda, e mais geral opção, é aplicar-se o teste de Jury [11], que se mostra mais adequado a casos de dimensão maior do que dois. A seguir, enuncia-se o teste para no caso bi-dimensional e o mesmo é aplicado ao polinômio 3.1.1:

Teste de Jury (Caso Bidimensional): Seja  $A$  uma matriz  $2 \times 2$  com polinômio característico  $P(\lambda) = \lambda^2 - q_1\lambda - pq_2$ , onde  $q_1 = f_x$ ,  $q_2 = f_y$  e  $p$  é a probabilidade de transição da primeira para a segunda classe etária. As condições para o teste de Jury são [18]:

- i)  $P(1) > 0$
- ii)  $P(-1) > 0$
- iii)  $-p \cdot q_2 < 1$ .

Se as condições *i*, *ii* e *iii* acima forem satisfeitas, então o ponto de equilíbrio é assintoticamente estável.

Aplicando-se o teste de Jury ao polinômio 3.3.1, obtem-se:

$$\begin{aligned} i) P(1) > 0: P(1) &= 1^2 - m_x R_0 - m_y R_0 \\ &= 1 - (m_x + m_y) R_0 \\ &= 1 - R_0 \end{aligned}$$

$$\text{Portanto } P(1) > 0 \Leftrightarrow 1 - R_0 > 0 \Leftrightarrow R_0 < 1.$$

$$\begin{aligned} ii) P(-1) > 0: 1 + m_x R_0 - m_y R_0 &= 1 + m_x R_0 + m_x R_0 - R_0 \\ &= 1 + (2m_x - 1)R_0 > 0 \end{aligned}$$

$$\text{Portanto: } P(-1) > 0 \Leftrightarrow R_0 < \frac{1}{1 - 2m_x}$$

$$iii) -m_y R_0 < 1 \Leftrightarrow R_0 < \frac{1}{m_x - 1}$$

A condição *i* acima,  $R_0 < 1$ , satisfaz as condições  $R_0 < \frac{1}{1-2m_x}$  e

$$R_0 < \frac{1}{m_x - 1}, \text{ e portanto o ponto de equilíbrio } w^* = 0 \Rightarrow \begin{cases} x^* = 0 \\ y^* = 0 \end{cases} \text{ é assintoticamente}$$

estável.

- Caso  $x^* = g(w^*)w^*$ ;  $y^* = pg(w^*)w^*$ ;  $g(w^*) = \frac{1}{R_0}$ :

$$\text{Seja } Df(x^*, y^*, w^*) = \begin{pmatrix} f_x w^* g'(w^*) + f_x g(w^*) & f_y w^* g'(w^*) + f_y g(w^*) \\ p & 0 \end{pmatrix} = A \quad \text{a}$$

matriz Jacobiana do sistema, os autovalores de  $A$ , por definição, são dados por

$Av = \lambda v$ , com  $v = (v_1, v_2)^T$  e, portanto  $Av = \lambda v$  toma a forma:

$$\begin{cases} [f_x w^* g'(w^*) + f_x g(w^*)]v_1 + [f_y w^* g'(w^*) + f_y g(w^*)]v_2 = \lambda v_1 \\ pv_1 = \lambda v_2 \Rightarrow v_2 = \frac{pv_1}{\lambda} = \frac{l_y v_1}{\lambda} \end{cases}$$

da primeira equação, resulta que  $[w^* g'(w^*) + g(w^*)] \cdot \left( f_x l_x v_1 + \frac{f_y l_y v_1}{\lambda} \right) = \lambda v_1$ ,  $v_1 \neq 0$ ,

pois  $v_1$  é autovetor, então dividindo a equação acima por  $\lambda v_1$  tem-se:

$$[w^* g'(w^*) + g(w^*)] \cdot \left( \frac{f_x l_x}{\lambda} + \frac{f_y l_y}{\lambda^2} \right) = 1, \text{ multiplicando e dividindo por } R_0:$$

$$R_0 \cdot [w^* g'(w^*) + g(w^*)] \cdot \left( \frac{f_x l_x}{R_0} \cdot \frac{1}{\lambda} + \frac{f_y l_y}{R_0} \cdot \frac{1}{\lambda^2} \right) = 1, \text{ mas } R_0 = \frac{1}{g(w^*)} \Rightarrow$$



$$\frac{1}{g(w^*)} \cdot [w^* g'(w^*) + g(w^*)] \cdot \left( \frac{m_x}{\lambda} + \frac{m_y}{\lambda^2} \right) = 1 \Rightarrow \left[ \frac{w^* g'(w^*)}{g(w^*)} + 1 \right] \cdot \left( \frac{m_x}{\lambda} + \frac{m_y}{\lambda^2} \right) = 1 \quad (3.3.2)$$

definindo-se  $H = \frac{-w^* g'(w^*)}{g(w^*)}$ , a equação 3.3.2 toma a forma:

$$\frac{m_x}{\lambda} + \frac{m_y}{\lambda^2} = \frac{1}{1-H} \Rightarrow P(\lambda) = \frac{m_x}{\lambda} + \frac{m_y}{\lambda^2} - \frac{1}{1-H} \quad (3.3.3)$$

Aplicando-se a função recrutamento de Ricker em  $H$ , obtém-se:

$$H = \frac{-w^* \cdot (-1) \cdot \exp(-w^*)}{\exp(-w^*)} = w^*$$

E no ponto fixo em estudo,

$$g(w^*) = \frac{1}{R_0} \Rightarrow \exp(-w^*) = \frac{1}{R_0} \Rightarrow w^* = \ln(R_0) \therefore H = \ln(R_0).$$

Usando o resultado acima e substituindo na equação (3.2.3), a equação característica, para o caso em estudo é dada por:

$$\lambda^2 + (\ln(R_0) - 1)m_x \lambda + m_y (\ln(R_0) - 1) = 0 \quad (3.3.4)$$

Para determinar as condições de estabilidade será aplicado, novamente, o teste de Jury:

$$\begin{aligned} i) P(1) > 0: P(1) &= 1^2 + (\ln(R_0) - 1) \cdot m_x \cdot 1 + m_y \cdot (\ln(R_0) - 1) = \\ &= 1 + m_x \cdot \ln(R_0) - m_x + m_y \cdot \ln(R_0) - m_y = \\ &= (m_x + m_y) \cdot \ln(R_0) = \ln(R_0) \end{aligned}$$

Portanto  $P(1) > 0 \Leftrightarrow \ln(R_0) > 0 \Rightarrow R_0 > 1$

$$\begin{aligned}
ii) P(-1) : P(-1) &= 1 - m_x \cdot \ln(R_0) + m_x + m_y \cdot \ln(R_0) - m_y \\
&= 1 + \ln(R_0)(-m_x + m_y) + (1 - m_y) - m_y \\
&= 1 + \ln(R_0)(-1 + m_y + m_y) + 1 - 2m_y \\
&= 1 + \ln(R_0)(-1 + 2m_y) + 1 - 2m_y
\end{aligned}$$

$$\text{Portanto } P(-1) > 0 \Leftrightarrow \ln(R_0) < 1 + \frac{1}{1 - 2m_y}.$$

$$iii) q \cdot (\ln(R_0) - 1) < 1 \Leftrightarrow \ln(R_0) < 1 + \frac{1}{m_y}.$$

A estabilidade do modelo, novamente, não depende do parâmetro  $\alpha$  o que justifica a escolha  $\alpha = 1$ . Observa-se, também, que a estabilidade do ponto fixo em estudo depende das três condições acima.

### 3.4. Perda da Estabilidade – Bifurcações

Viu-se que quando todas as condições do teste de Jury, definido acima, são satisfeitas o ponto de equilíbrio em estudo é assintoticamente estável. É importante observar que os parâmetros do modelo envolvidos na estabilidade são  $H = \ln(R_0)$ ,  $m_x$  e  $m_y$ , e que  $m_x = 1 - m_y$ , portanto tem-se somente dois parâmetros envolvidos na estabilidade e conseqüente perda da mesma.

Quando cada uma das condições do teste de Jury é quebrada, acontece a perda da estabilidade do ponto de equilíbrio, esta perda se dá através de bifurcações:

a) Quando a condição *i* do teste de Jury é quebrada, tem-se uma bifurcação transcritical, que significa que o autovalor dominante obtido da linearização do sistema é igual a 1.

b) Quando a condição *ii* é quebrada, tem-se uma bifurcação flip, ao analisar-se o caso do ponto de equilíbrio  $x^* = g(w^*)w^*$ ;  $y^* = pg(w^*)w^*$ , obteve-se que se  $\ln(R_0) > 1 + \frac{1}{1-2m_y}$  a condição seria quebrada, ou seja, neste caso a perda da estabilidade se dá através uma bifurcação do tipo *flip*, tal bifurcação acontece quando o autovalor dominante obtido da linearização do sistema é igual à  $-1$ .

c) Já quando a condição *iii* é quebrada, ocorre uma bifurcação de Hopf, temos este caso quando  $\ln(R_0) > 1 + \frac{1}{m_y}$ , novamente analisando o ponto fixo não-trivial. A bifurcação de Hopf ocorre da seguinte forma:

c-1) quando  $\ln(R_0) < 1 + \frac{1}{m_y}$  têm-se o surgimento de um foco estável, como

pode-se observar no diagrama de fases abaixo:

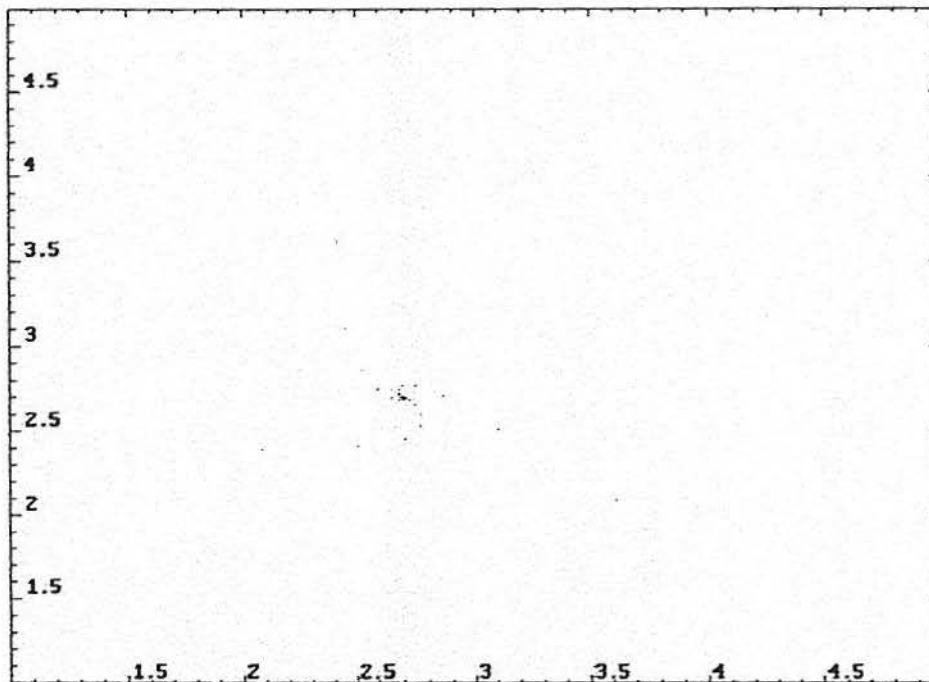


Figura 3.3: Diagrama de fases para  $H = \ln(R_0) = 2,7$  e  $m_y = 0,4$

c-2) quando  $\ln(R_0) = 1 + \frac{1}{m_y}$  têm-se o aparecimento de uma curva fechada e

invariante – ciclo-limite, neste momento os autovalores são imaginários da forma

$$\lambda = \exp(i\theta);$$

c-3) quando  $\ln(R_0) > 1 + \frac{1}{m_y}$  ocorre a perda da estabilidade, observa-se no

diagrama de fases abaixo, o aparecimento de um atrator estranho, o que caracteriza a

perda da estabilidade do ponto fixo em estudo:

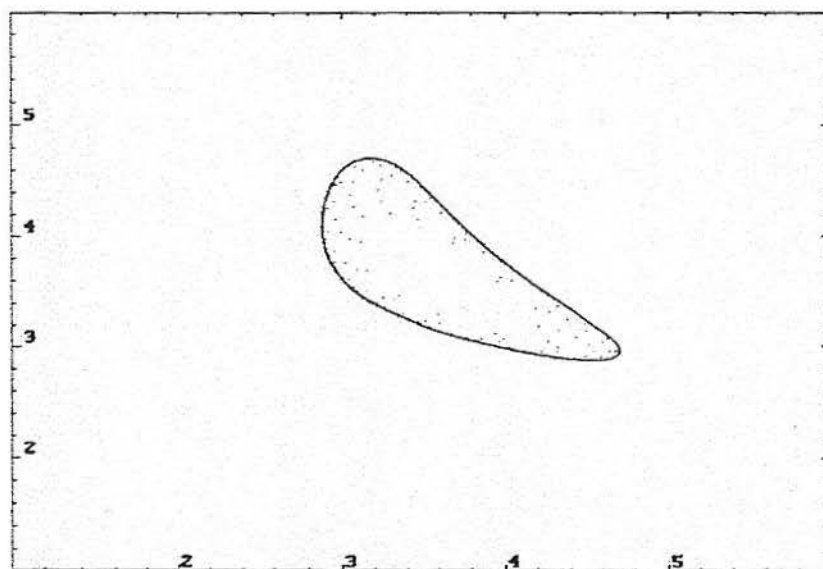


Figura 3.4: Diagrama de fases para  $H = \ln(R_0) = 3,6$  e  $m_y = 0,4$

Com auxílio destas definições, pode-se traçar o gráfico abaixo, onde se vêem as fronteiras da estabilidade para o ponto fixo não-trivial do modelo em estudo.

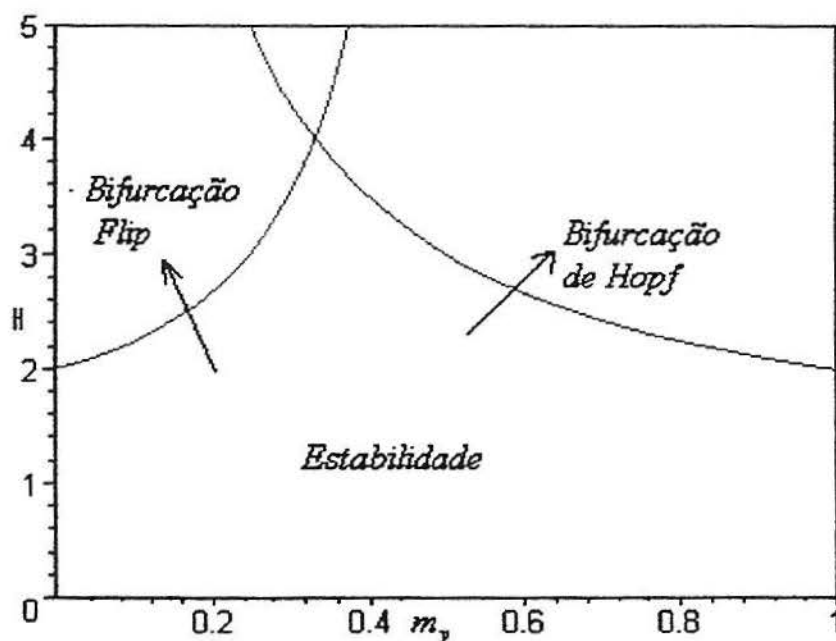


Figura 3.5: Fronteiras da estabilidade do modelo –  $m_y \times H$

A área compreendida entre as curvas e o eixo horizontal determina a zona de estabilidade, ao passo que, a região acima das curvas é determinada por valores de parâmetros para os quais pode ocorrer instabilidade, as setas indicam os valores de  $m_y$  (maternidade da segunda classe etária) e  $H$  (mortalidade dependente da densidade) para os quais ocorre perda da estabilidade via bifurcações do tipo *flip* e de *Hopf*.

Analisando-se a figura 3.5, é possível observar que toda a região  $0 < H < 2$  é estável, independente dos valores da maternidade da segunda classe etária, observa-se, também, que para valores de parâmetro  $H > 2$  a distribuição mais estável é obtida quando  $m_y = \frac{1}{3}$ , ou seja, na intersecção das curvas  $H = 1 + \frac{1}{1 - 2m_y}$  e  $H = 1 + \frac{1}{m_y}$ , já as distribuições menos estáveis são obtidas quando  $m_y = 0$  e quando  $m_y = 1$ , tais conclusões são mais bem observadas com auxílio dos diagramas de bifurcação abaixo:

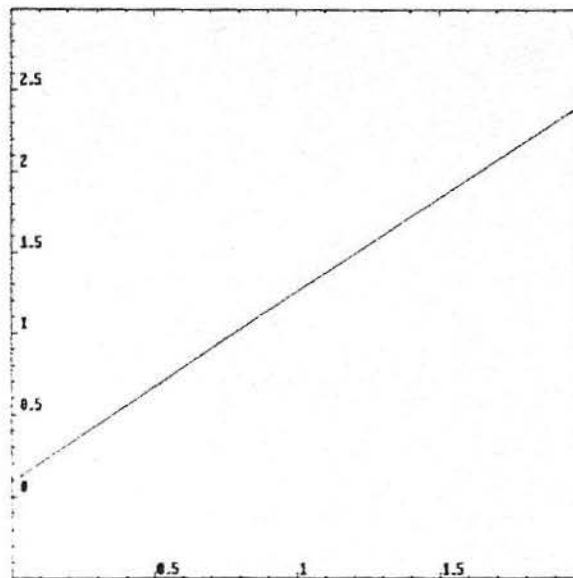


Figura 3.6: Diagrama de bifurcação para  $0 < H = \ln(R_0) < 2$  e  $q = 0$

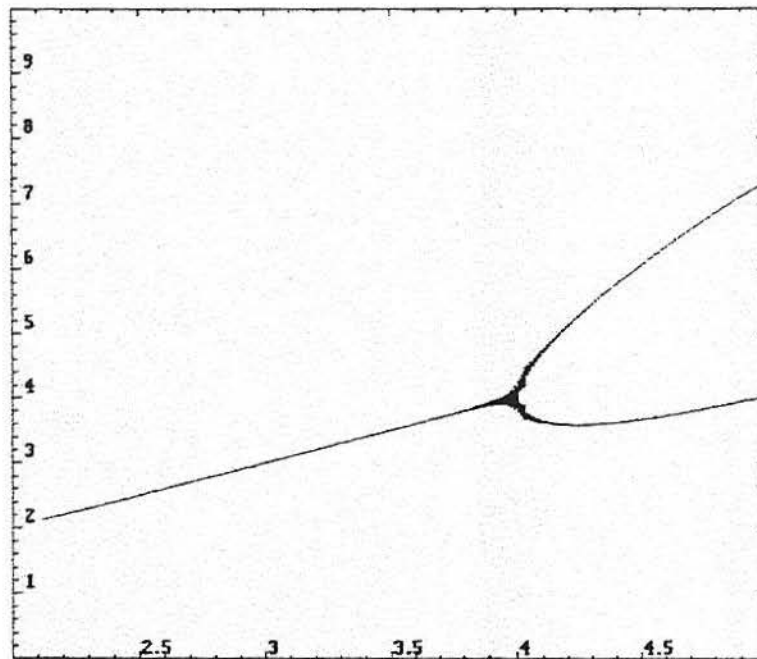


Figura 3.7: Diagrama de bifurcação para  $2 < H = \ln(R_0) < 5$  e  $q = 0,3333$  - Distribuição mais estável

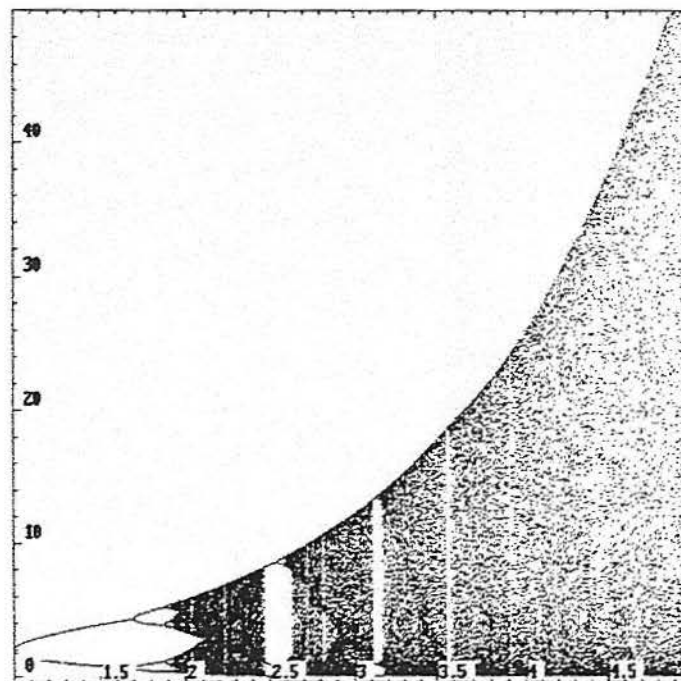


Figura 3.8: Diagrama de bifurcação para  $2 < H = \ln(R_0) < 5$  e  $q = 0$

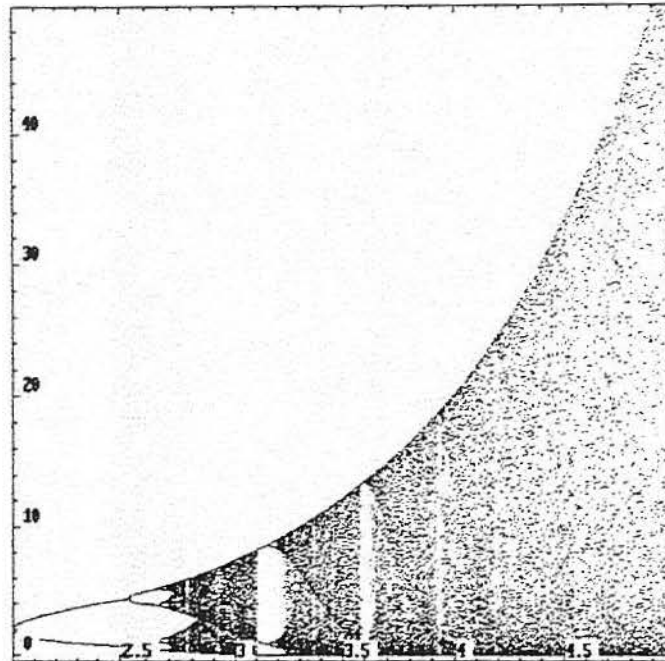


Figura 3.9: Diagrama de bifurcação para  $2 < H = \ln(R_0) < 5$  e  $q = 1$

### 3.5. Atratores

Um atrator, falando-se informalmente, é o ponto ou conjunto de pontos para o qual a órbita de uma condição inicial converge, no espaço de fases, depois de um tempo suficientemente longo. Formalmente:

Definição: Um conjunto  $A \subseteq R^n$  é chamado atrator para a função  $X_{t+1} = f(X_t)$  se  $\exists B \subseteq R^n$  aberto tal que:  $\forall x \in B \Rightarrow d(f^t(x), A) \rightarrow 0$  quando  $t \rightarrow \infty$  e nenhum outro subconjunto de  $A$  tem esta propriedade.



Observa-se que, em particular, os pontos de equilíbrio e ciclos, assintoticamente estáveis, de um sistema são atratores.

Nas figuras 3.10 e 3.11, abaixo, mostram-se, respectivamente, a órbita de uma condição inicial na vizinhança do ponto-fixo não-trivial e o diagrama de fase (com pontos conectados) para o modelo, com parâmetros  $H = 1,8$  e  $q = 0,5$ , nelas nota-se a convergência a este ponto-fixo.

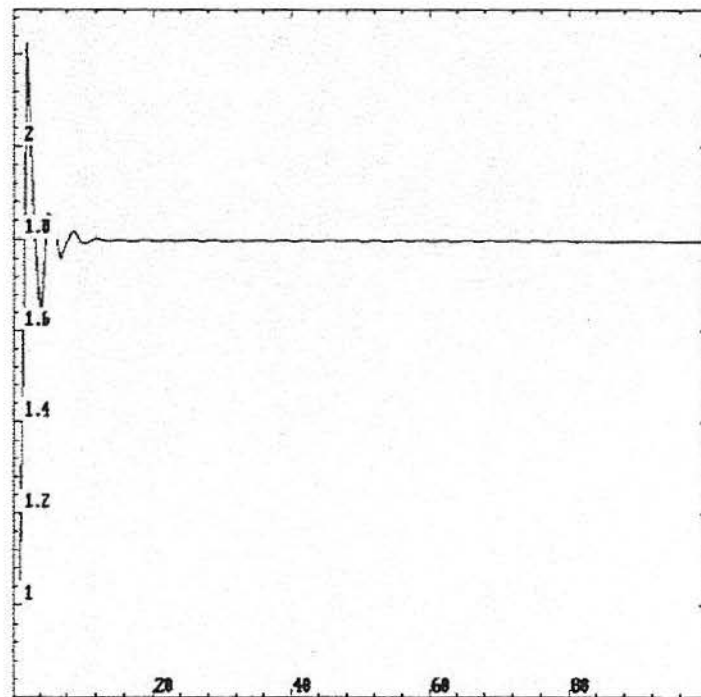


Figura 3.10: Evolução temporal para parâmetros  $H = 1,8$  e  $q = 0,5$

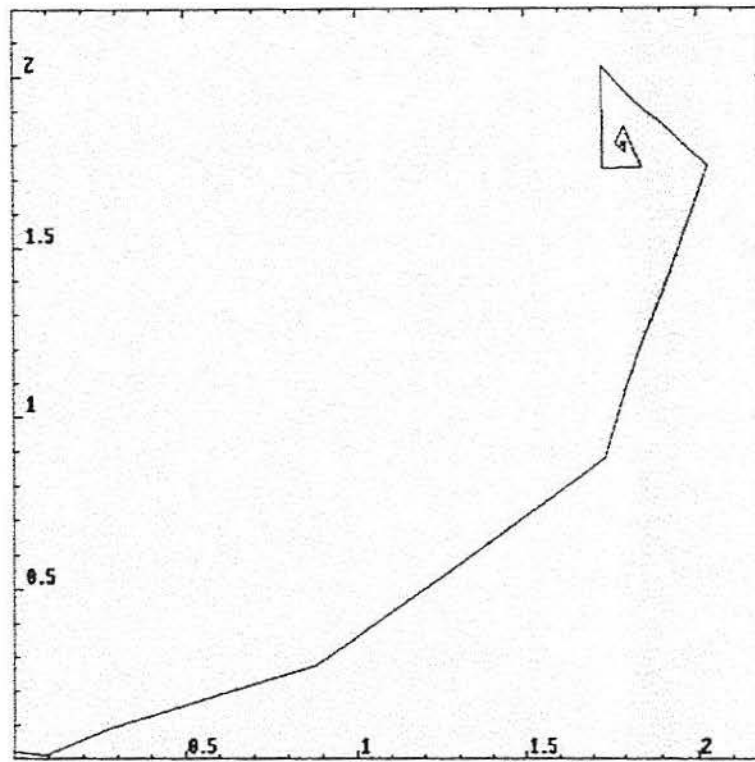


Figura 3.11: Diagrama de fase para  $H = 1,8$  e  $q = 0,5$

Nas figuras, 3.12 e 3.13 tem-se, respectivamente, a órbita para uma condição inicial próxima ao ponto fixo não-trivial e o diagrama de fase para parâmetros  $H = 2,1$  e  $q = 0$ , observa-se comportamento periódico, convergindo a dois pontos, caracterizando um 2-ciclo.

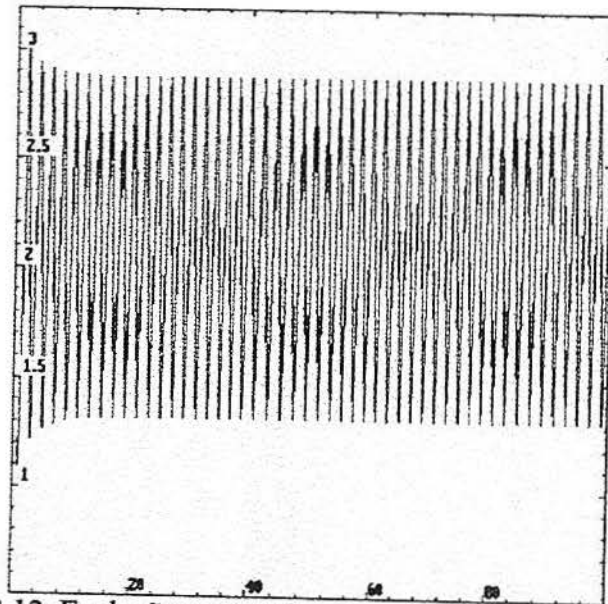


Figura 3.12: Evolução temporal para parâmetros  $H = 2,1$  e  $q = 0$

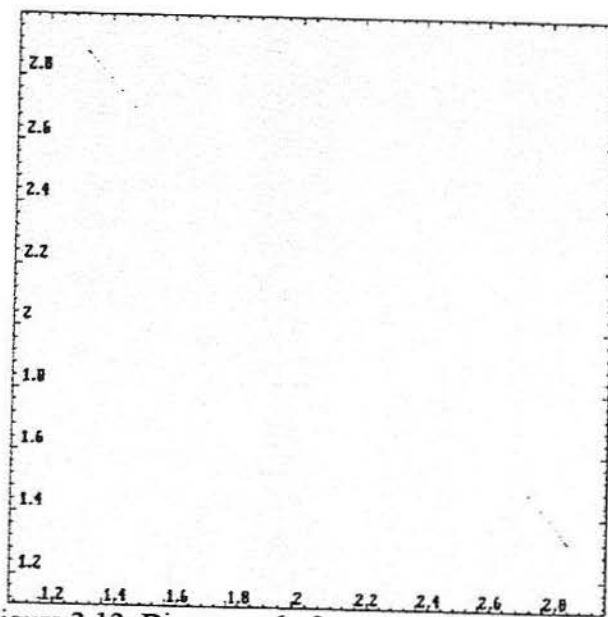


Figura 3.13: Diagrama de fase para  $H = 2,1$  e  $q = 0$

Nas figuras, 3.14 e 3.15 têm-se diagramas de fase que mostram outros atratores.

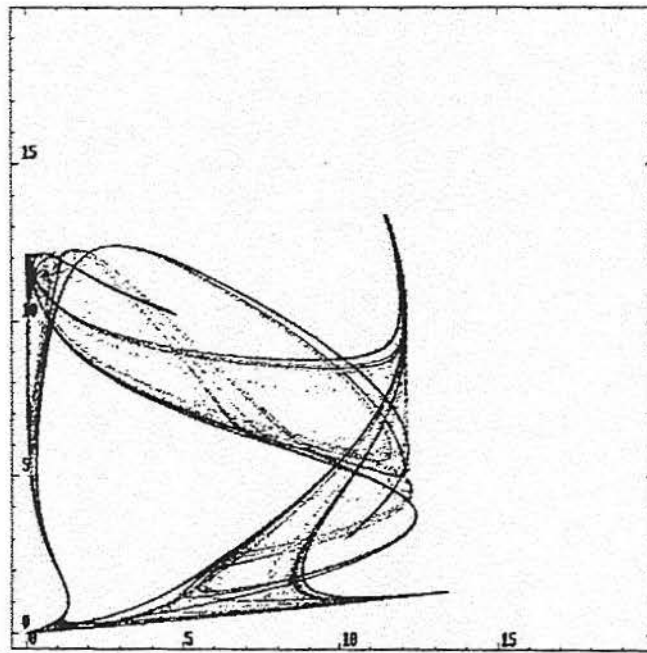


Figura 3.14: Diagrama de fase mostrando atrator para parâmetros  $H = 3,6$  e  $q = 0$

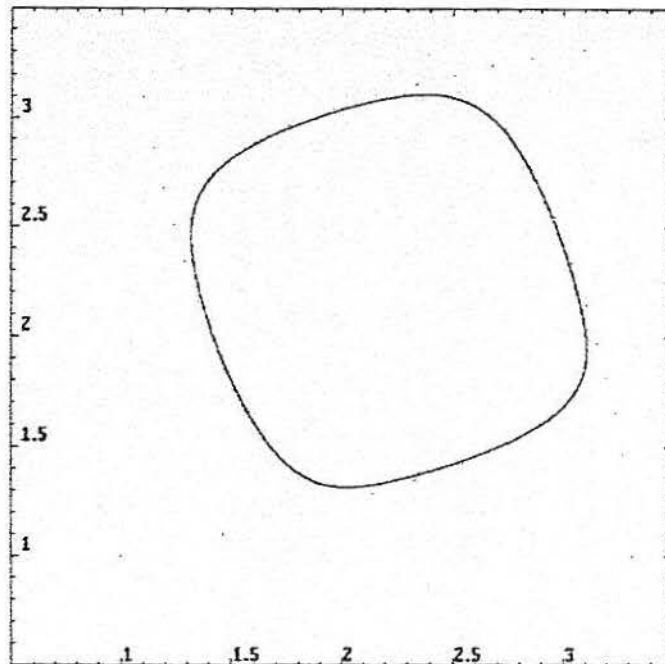


Figura 3.15: Diagrama de fase, mostrando ciclo-limite, para  $H = 2,2$  e  $q = 0,9$

O conjunto  $B$  da definição acima, é definido como a bacia de atração do atrator  $A$ , ou seja, é o conjunto de pontos do domínio da função  $X_{t+1} = f(X_t)$  que converge para o atrator  $A$ , ou ainda, o conjunto de condições iniciais que permite convergência para tal ou tal atrator. Abaixo, mostram-se as bacias de atração para parâmetros  $H = 2,7$  e  $p = 0$ :

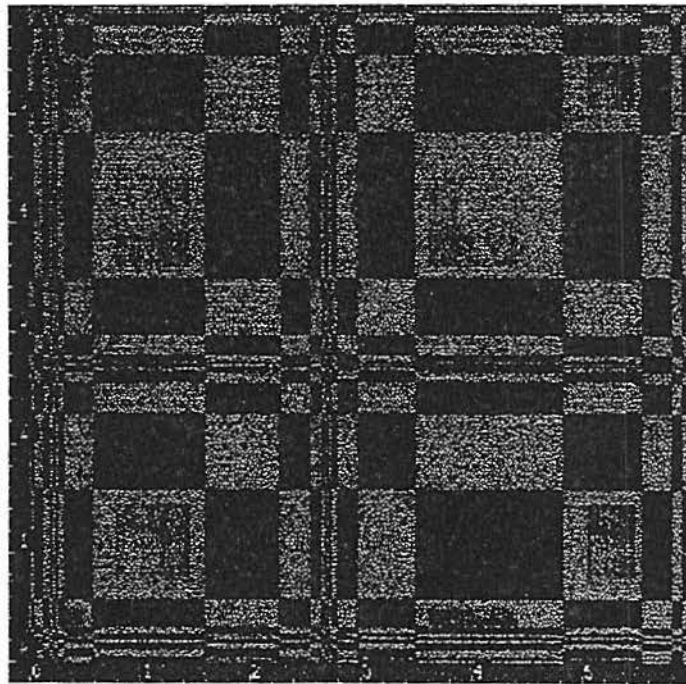


Figura 3.16: Bacias de atração para  $H = 2,7$  e  $p = 0$

O diagrama acima mostra todos os atratores (representados nas cores verde e vermelha) e respectivas bacias de atração (representadas nas cores rosa e azul) para os valores de parâmetros definidos.

Os atratores e suas bacias de atração, que podem ser mais bem observados nos respectivos diagramas de fase:

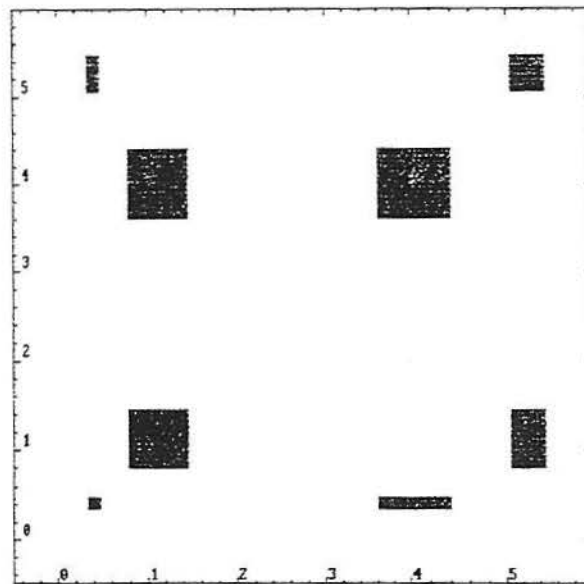


Figura 3.17: Atratores com condição inicial  $x_0 = y_0 = 2$

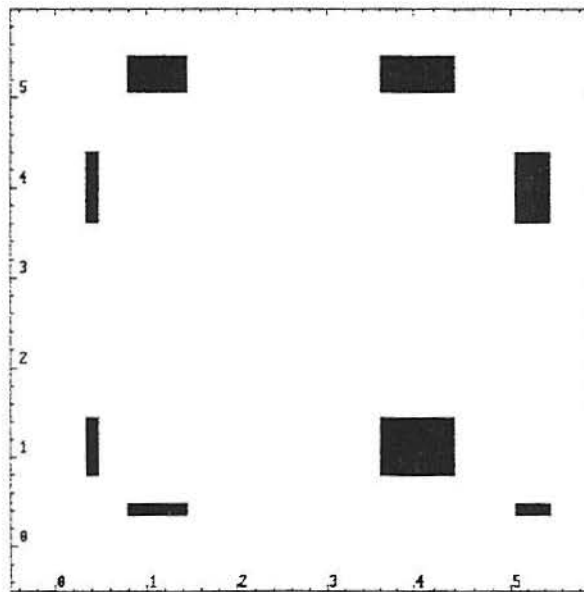


Figura 3.18: Atratores com condição inicial  $x_0 = 2; y_0 = 4$

O diagrama apresentado na figura 3.16 foi obtido utilizando-se o seguinte algoritmo [13]:

Primeiramente cria-se um “grid” que cobre toda a área definida no espaço de fases do modelo. Inicialmente todas as “caixas” obtidas na criação do “grid” encontram-se não-coloridas:

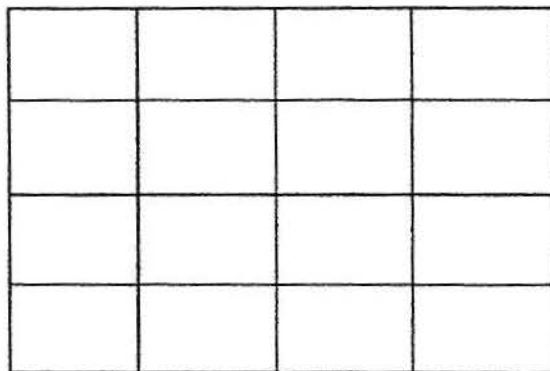


Figura 3.19: Algoritmo para Bacias de Atração – Criação do grid no espaço de fases

A seguir, partindo do centro da caixa A, calculam-se iteradas sucessivas até que ocorra convergência:

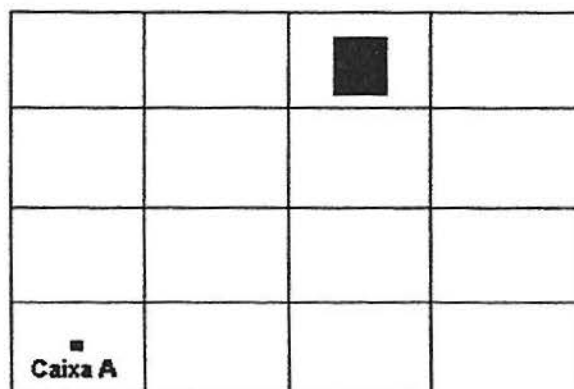


Figura 3.20: Algoritmo para Bacias de Atração – Iterações sucessivas com condição inicial no centro da caixa A, convergindo para o retângulo vermelho

A órbita obtida a partir da condição inicial dada pelo centro da caixa A, converge para o atrator dado pelo retângulo vermelho, então esta caixa será preenchida por uma cor diferente de azul-marinho (caso não ocorra convergência, a caixa é preenchida pela cor azul-marinho), a rotina toma uma condição outra inicial em uma caixa que ainda não foi preenchida, por exemplo, a caixa B:

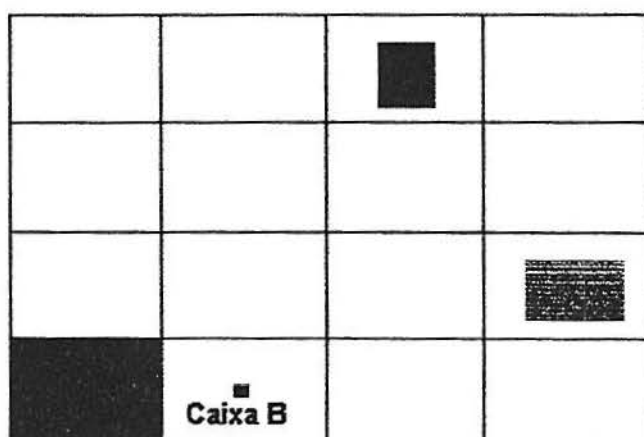


Figura 3.21: Algoritmo para Bacias de Atração – Iterações sucessivas com condição inicial no centro da caixa B, convergindo para o retângulo verde; caixa A recebe cor rosa, indicado uma bacia de atração

Ocorreu convergência para o retângulo verde, então, a caixa B será preenchida por outra cor, diferente da utilizada para preencher a caixa A e toma outra condição inicial no centro de outra caixa não-preenchida:



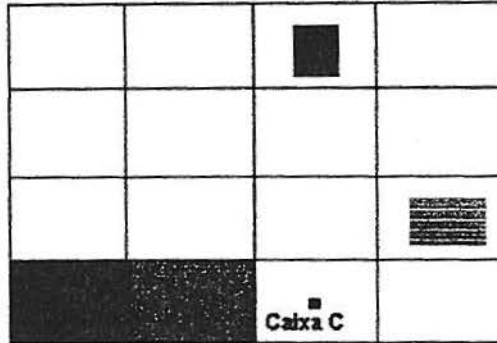


Figura 3.22: Algoritmo para Bacias de Atração – Iterações sucessivas com condição inicial no centro da caixa C, convergindo para o retângulo vermelho; caixa B recebe cor ciano, indicado uma bacia de atração.

Novamente, caso a órbita obtida com condição inicial com centro na caixa C convirja para o mesmo atrator das caixas A ou B, a caixa C será preenchida da mesma cor de uma das anteriores, por exemplo, suponhamos que a condição C convirja para o mesmo atrator da condição inicial A, então:

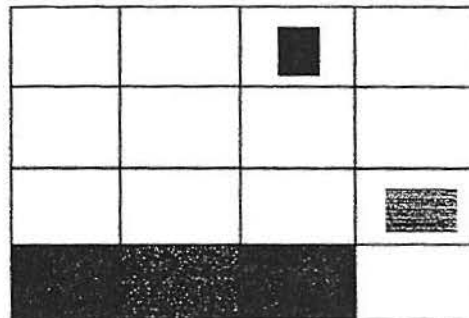


Figura 3.23: Algoritmo para Bacias de Atração – Caixa C recebe cor rosa, indicado que condições iniciais desta caixa, convergem para o mesmo atrator da caixa A, as caixas A e C formam uma bacia de atração para o atrator vermelho.

E, assim a rotina procede até que todas as caixas obtidas no grid inicial tenham sido testadas.

## 4. MODELO COM ESTRUTURA ETÁRIA E DISPERSÃO

### 4.1. Introdução

Dá-se o nome de dispersão ao fenômeno existente em todo conjunto populacional, e caracterizado pelo fato de os indivíduos que o compõem se movimentarem e assim poderem expandir a área inicial de distribuição mediante a ocupação de outra; a dispersão se traduz fundamentalmente pela movimentação de organismos para fora ou para dentro do âmbito da população e, em sendo assim, além de resultar na distribuição (“*dispersion*”) espacial da espécie, exerce influência no crescimento ou declínio populacional, complementando, pois, a ação da natalidade e da mortalidade [3].

Durante os últimos anos, cresceu o interesse sobre a importância da distribuição espacial na determinação da dinâmica de uma população. Uma questão fundamental, que tem recebido grande atenção, é o efeito na dinâmica da população devido à migração entre metapopulações que se encontram separadas no espaço [21] [16]. Em tais estudos, as mudanças no tamanho da população no espaço e tempo são representadas usando modelos que assumem nascimentos e mortes de cada metapopulação como descritos por modelos a equações a diferenças. Em adição a isto, entretanto, eles permitem aos indivíduos moverem-se entre as metapopulações [17].

Além disso, no ciclo vital de muitos organismos a estrutura etária, a dependência da densidade e a dispersão desempenham um importante papel. Tipicamente, como no ciclo vital de muitos artrópodes, a dependência da densidade e a migração estão extremamente correlacionadas com a idade. Por exemplo, a sobrevivência de larvas é extremamente dependente da densidade, e os adultos formam uma classe etária onde ocorre migração [7]. O objetivo do presente capítulo é o de determinar o papel da interação entre estas forças (dependência da densidade, estrutura etária e migração) na determinação da estabilidade da população.

A forma mais comum adotada para descrever este “movimento”, ou seja, a migração é que uma fração fixa de indivíduos em cada “patch” migra a cada geração, distribuindo-se entre os “patches” vizinhos (um desenvolvimento é apresentado em [6]). Em contraste a esta forma de descrever a migração, podemos considerá-la como dependente da densidade, como em [16].

#### **4.2. Modelo Matemático**

Será considerada neste capítulo, uma população dividida em duas metapopulações (ou “patches”) comportando-se, cada uma delas, como descrito pelo modelo com estrutura etária definido no capítulo anterior, acresce-se a isto o efeito da dispersão, ou seja, toma-se por hipótese que ocorre migração de um “patch” para outro,

segundo uma taxa constante para cada uma das classes etárias, a saber:  $\mu_x$  taxa de migração da primeira classe etária e  $\mu_y$  taxa de migração da segunda classe.

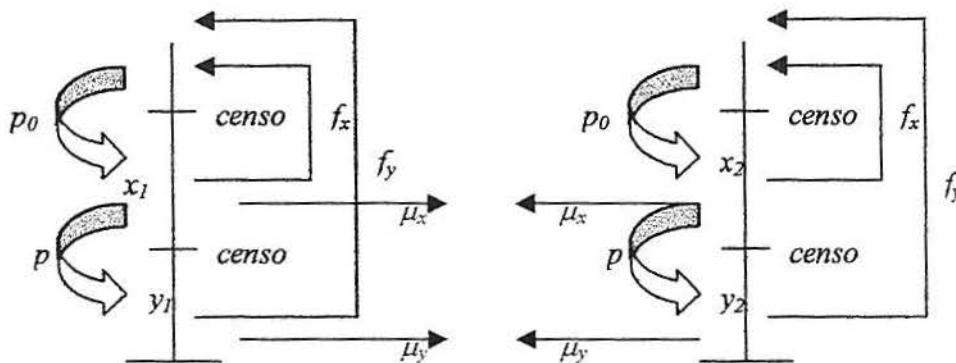


Figura 4.1: Representação do modelo com estrutura etária e dispersão

Dado o modelo com estrutura etária e considerando-se uma taxa fixa de dispersão, tem-se a população no primeiro "patch" dada por:

$$\begin{cases} x_{t+1}^1 = \exp(-w_{t+1}^1) \cdot w_{t+1}^1 \\ y_{t+1}^1 = x_t^1 \cdot (1 - \mu_x) \cdot p + \mu_x \cdot p \cdot x_t^2 \end{cases}$$

e a população total do primeiro patch é:

$$w_{t+1}^1 = f_x \cdot (1 - \mu_x) \cdot x_t^1 + f_x \cdot \mu_x \cdot x_t^2 + f_y \cdot (1 - \mu_y) \cdot y_t^1 + f_y \cdot \mu_y \cdot y_t^2 \quad (4.2.1)$$

A porção da população do segundo "patch" tem a forma:

$$\begin{cases} x_{t+1}^2 = \exp(-w_{t+1}^2) \cdot w_{t+1}^2 \\ y_{t+1}^2 = x_t^2 \cdot (1 - \mu_x) \cdot p + \mu_x \cdot p \cdot x_t^1 \end{cases}$$

e a população total deste:

$$w_{t+1}^2 = f_x \cdot (1 - \mu_x) \cdot x_t^2 + f_x \cdot \mu_x \cdot x_t^1 + f_y \cdot (1 - \mu_y) \cdot y_t^2 + f_y \cdot \mu_y \cdot y_t^1 \quad (4.2.2)$$

Para simplificar a notação, tomando  $\varphi(w) = w \cdot g(w)$  onde  $g(w) = \exp(-w)$ ,

como definido anteriormente, disso tem-se  $\varphi(w) = w \cdot \exp(-w)$  e  $w_{i+1}^1$  toma a forma:

$$\begin{aligned} w_{i+1}^1 &= f_x \cdot (1 - \mu_x) \cdot \varphi(w_i^1) + f_x \cdot \mu_x \cdot \varphi(w_i^2) + f_y \cdot (1 - \mu_y) \cdot [x_{i-1}^1 \cdot (1 - \mu_x) \cdot p + \mu_x \cdot p \cdot x_{i-1}^2] + \\ &\quad + f_y \cdot \mu_y \cdot [x_{i-1}^2 \cdot (1 - \mu_x) \cdot p + \mu_x \cdot p \cdot x_{i-1}^1] \\ w_{i+1}^1 &= f_x \cdot (1 - \mu_x) \cdot \varphi(w_i^1) + f_x \cdot \mu_x \cdot \varphi(w_i^2) + f_y \cdot (1 - \mu_y) \cdot p \cdot [(1 - \mu_x) \cdot \varphi(w_{i-1}^1) + \mu_x \cdot \varphi(w_{i-1}^2)] + \\ &\quad + f_y \cdot \mu_y \cdot [(1 - \mu_x) \cdot \varphi(w_{i-1}^2) + \mu_x \cdot \varphi(w_{i-1}^1)] \\ w_{i+1}^1 &= f_x \cdot [(1 - \mu_x) \cdot \varphi(w_i^1) + \mu_x \cdot \varphi(w_i^2)] + \\ &\quad + f_y \cdot p \cdot \{ \varphi(w_{i-1}^1) \cdot [(1 - \mu_x) \cdot (1 - \mu_y) + \mu_x \cdot \mu_y] + \varphi(w_{i-1}^2) \cdot [(1 - \mu_x) \cdot \mu_y + (1 - \mu_y) \cdot \mu_x] \} \end{aligned}$$

multiplicando e dividindo a equação acima por  $R_0$  ou  $\exp(H)$ , tem-se:

$$\begin{aligned} w_{i+1}^1 &= \exp(H) \cdot \{ m_x \cdot [(1 - \mu_x) \cdot \varphi(w_i^1) + \mu_x \cdot \varphi(w_i^2)] + \\ &\quad m_y \cdot [\varphi(w_{i-1}^1) \cdot [(1 - \mu_x) \cdot (1 - \mu_y) + \mu_x \cdot \mu_y] + \varphi(w_{i-1}^2) \cdot [(1 - \mu_x) \cdot \mu_y + (1 - \mu_y) \cdot \mu_x]] \} \end{aligned} \quad (4.2.3)$$

e fazendo-se substituições e simplificações semelhantes as realizadas para 4.2.3, obtêm-se para o segundo “patch”:

$$\begin{aligned} w_{i+1}^2 &= \exp(H) \cdot \{ m_x \cdot [(1 - \mu_x) \cdot \varphi(w_i^2) + \mu_x \cdot \varphi(w_i^1)] + \\ &\quad m_y \cdot [\varphi(w_{i-1}^2) \cdot [(1 - \mu_x) \cdot (1 - \mu_y) + \mu_x \cdot \mu_y] + \varphi(w_{i-1}^1) \cdot [(1 - \mu_x) \cdot \mu_y + (1 - \mu_y) \cdot \mu_x]] \} \end{aligned} \quad (4.2.4)$$

O objetivo, agora, passa a ser analisar o equilíbrio homogêneo que ocorre quando a população total de cada um dos “patches” torna-se igual, ou seja,  $w^1 = w^2 = w^*$ :

$$\begin{aligned} w^* &= \exp(H) \cdot \{ m_x \cdot [(1 - \mu_x) \cdot \varphi(w^*) + \mu_x \cdot \varphi(w^*)] + \\ &\quad m_y \cdot [\varphi(w^*) \cdot [(1 - \mu_x) \cdot (1 - \mu_y) + \mu_x \cdot \mu_y] + \varphi(w^*) \cdot [(1 - \mu_x) \cdot \mu_y + (1 - \mu_y) \cdot \mu_x]] \} \end{aligned}$$

Efetuada-se as simplificações possíveis temos que o equilíbrio homogêneo é obtido quando:

$$w^* = \exp(H) \cdot \{m_x \cdot \varphi(w^*) + m_y \cdot \varphi(w^*)\} \Rightarrow w^* = \exp(H) \cdot \varphi(w^*)$$

ou ainda:

$$w^* = R_0 w^* g(w^*) \quad (4.2.5)$$

e, portanto, como no modelo local (modelo com estrutura etária estudado no capítulo 3)

o equilíbrio não-trivial se dá quando:

$$g(w^*) = \frac{1}{R_0} \quad (4.2.6)$$

Utilizando-se a mudança de variável  $z_i^1 = w_{i-1}^1$  e  $z_i^2 = w_{i-1}^2$ , as equações

4.2.3 e 4.2.4 tomam a forma:

$$\begin{cases} w_{t+1}^1 = \exp(H) \cdot \left\{ m_x \cdot \left[ (1 - \mu_x) \cdot \varphi(w_t^1) + \mu_x \cdot \varphi(w_t^2) \right] + \right. \\ \quad \left. m_y \cdot \left[ \varphi(z_t^1) \cdot \left[ (1 - \mu_x) \cdot (1 - \mu_y) + \mu_x \cdot \mu_y \right] + \varphi(z_t^2) \cdot \left[ (1 - \mu_x) \cdot \mu_y + (1 - \mu_y) \cdot \mu_x \right] \right\} \\ w_{t+1}^2 = \exp(H) \cdot \left\{ m_x \cdot \left[ (1 - \mu_x) \cdot \varphi(w_t^2) + \mu_x \cdot \varphi(w_t^1) \right] + \right. \\ \quad \left. m_y \cdot \left[ \varphi(z_t^2) \cdot \left[ (1 - \mu_x) \cdot (1 - \mu_y) + \mu_x \cdot \mu_y \right] + \varphi(z_t^1) \cdot \left[ (1 - \mu_x) \cdot \mu_y + (1 - \mu_y) \cdot \mu_x \right] \right\} \\ z_{t+1}^1 = w_t^1 \\ z_{t+1}^2 = w_t^2 \end{cases} \quad (4.2.7)$$

Lembre-se que  $m_x + m_y = 1 \Rightarrow m_y = 1 - m_x$  e, portanto, os parâmetros do modelo em estudo são:  $m_y, H, \mu_x, \mu_y$ , além disso:  $0 \leq m_x, \mu_x, \mu_y \leq 1$ .

O conjunto de equações a diferenças 4.2.7 define a dinâmica de uma população dividida em duas classes etárias e separada espacialmente em duas metapopulações, onde se considera o efeito da dispersão por uma taxa fixa.

### 4.3. Análise da Estabilidade

O objetivo desta secção é analisar as condições para as quais ocorre estabilidade do ponto de equilíbrio não-trivial do modelo, dado por  $w^* = \ln(R_0) = H$ , como obtido no item anterior.

Para proceder tal análise, calcula-se o Jacobiano do sistema 4.2.7 no ponto de equilíbrio  $w^*$ , e utilizando-se a notação:

$$\begin{aligned} a &= (1-H)m_x(1-\mu_x) \\ b &= (1-H)m_x\mu_x \\ \alpha &= (1-H)m_y[(1-\mu_x)(1-\mu_y) + \mu_x\mu_y] \\ \beta &= (1-H)m_y[(1-\mu_x)\mu_y + (1-\mu_y)\mu_x] \end{aligned} \quad (4.2.8)$$

Tem-se o Jacobiano do sistema no ponto de equilíbrio como:

$$\begin{aligned} J(w^*) &= \begin{bmatrix} a & b \\ b & a \\ 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \alpha & \beta \\ \beta & \alpha \\ 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \otimes \begin{bmatrix} a & b \\ b & a \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \otimes \begin{bmatrix} \alpha & \beta \\ \beta & \alpha \end{bmatrix} \\ &\quad + \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 1 & 0 \end{bmatrix} \otimes \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \otimes \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \end{aligned} \quad (4.2.9)$$

onde  $A \otimes B$  representa o produto tensorial de  $A$  por  $B$ .

Observa-se que a família de matrizes  $F = \{A_1, A_2, A_3, A_4\}$ , onde

$$A_1 = \begin{bmatrix} a & b \\ b & a \end{bmatrix}, \quad A_2 = \begin{bmatrix} \alpha & \beta \\ \beta & \alpha \end{bmatrix}, \quad A_3 = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \quad \text{e} \quad A_4 = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \quad \text{é comutativa, pois}$$

$$A_i \cdot A_j = A_j \cdot A_i, \quad \forall i = 1, 2, 3, 4.$$

Observa-se, também, que todas elas são diagonalizáveis, pois:

- i) Os autovalores de  $A_1$  são  $a+b$  e  $a-b$ , reais e distintos;
- ii) Os autovalores de  $A_2$  são  $\alpha+\beta$  e  $\alpha-\beta$ , reais e distintos;
- iii)  $A_3$  é matriz diagonal;
- iv)  $A_4$  é matriz diagonal.

Do fato das matrizes serem comutativas e todas diagonalizáveis então demonstra-se que são simultaneamente diagonalizáveis [8]. E, pelo teorema de Friedmann (1961) [8], os autovalores da matriz Jacobiana são os mesmos autovalores das matrizes:

$$\eta_j = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \otimes \lambda_j + \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ 0 & 0 \end{bmatrix} \otimes \mu_j + \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 1 & 0 \end{bmatrix} \otimes 1 + \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \otimes 0, j = 1, 2$$

onde:  $\lambda_j$  são os autovalores de  $\begin{bmatrix} a & b \\ b & a \end{bmatrix}$ , ou seja,  $\lambda_1 = a+b$  e  $\lambda_2 = a-b$  e

$\mu_j$  são os autovalores de  $\begin{bmatrix} \alpha & \beta \\ \beta & \alpha \end{bmatrix}$ , ou seja,  $\mu_1 = \alpha+\beta$  e  $\mu_2 = \alpha-\beta$ .

Portanto  $\eta_j = \begin{bmatrix} \lambda_j & \mu_j \\ 1 & 0 \end{bmatrix}, j = 1, 2$ .

A equação característica das matrizes  $\eta_j$  é dada por:

$$P_j(\sigma) = \sigma^2 - \lambda_j \sigma - \mu_j \tag{4.2.10}$$

onde:



$$\begin{aligned}\lambda_1 &= a + b = (1-H)m_x & \lambda_2 &= a - b = (1-H)m_x(1-2\mu_x) \\ \mu_1 &= \alpha + \beta = (1-H)m_y & \mu_2 &= \alpha - \beta = (1-H)m_y[1-2\mu_y-2\mu_x+4\mu_x\mu_y]\end{aligned}\quad (4.2.11)$$

Aplicando-se o Teste de Jury para identificar as condições para a estabilidade do equilíbrio homogêneo tem-se:

$i) P_j(1) > 0: 1 - \lambda_j - \mu_j > 0$ , considerando 4.2.11 a condição  $i$  do Teste de Jury divide-se em dois casos:

Caso  $j=1$ :

$$\begin{aligned}1 - \lambda_1 - \mu_1 > 0 &\Leftrightarrow \lambda_1 + \mu_1 < 1 \Leftrightarrow (1-H)m_x + (1-H)m_y < 1 \\ &\Leftrightarrow (1-H)(m_x + m_y) < 1 \Leftrightarrow 1 - H < 1 \Leftrightarrow H > 0\end{aligned}$$

note que a condição  $H > 0$  é satisfeita pela definição de  $H$ .

Caso  $j=2$ :

$$\begin{aligned}1 - \lambda_2 - \mu_2 > 0 &\Leftrightarrow \lambda_2 + \mu_2 < 1 \Leftrightarrow (1-H)[m_x(1-2\mu_x) + m_y(1-2\mu_x-2\mu_y+4\mu_x\mu_y)] < 1 \\ &\Leftrightarrow (1-H)[m_x(1-2\mu_x) + m_y(1-2\mu_x) - 2m_y\mu_y(1-2\mu_x)] < 1 \\ &\Leftrightarrow (1-H)[(1-2\mu_x)(m_x + m_y - 2m_y\mu_y)] < 1 \\ &\Leftrightarrow (1-H)[(1-2\mu_x)(1-2m_y\mu_y)] < 1\end{aligned}$$

note que  $(1-2\mu_x)(1-2m_y\mu_y) < 1$ , logo:

$$(1-H)[(1-2\mu_x)(1-2m_y\mu_y)] < (1-H) < 1 \Leftrightarrow H > 0$$

que é novamente satisfeito pela definição de  $H$ .

Conclusão: jamais ocorre perda da estabilidade do ponto fixo não-trivial via bifurcação transcítica

$ii) P_j(-1) > 0: 1 + \lambda_j - \mu_j > 0 \Leftrightarrow \mu_j - \lambda_j < 1$ , novamente considerando 4.2.11 a condição  $ii$  do Teste de Jury divide-se em:

Caso  $j=1$ :

$$\begin{aligned}\mu_1 - \lambda_1 < 1 &\Leftrightarrow (1-H)m_y - (1-H)m_x < 1 \Leftrightarrow (1-H)(m_y - m_x) < 1 \\ &\Leftrightarrow (H-1)(1-2m_y) < 1,\end{aligned}$$

pois  $m_x = 1 - m_y \Rightarrow m_y - m_x = 2m_y - 1$

$$\text{e portanto: } \begin{cases} H < 1 + \frac{1}{1-2m_y}, \text{ se } m_y < \frac{1}{2}, \text{ mesma condi\c{c}ao do modelo sem dispers\c{a}o} \\ H > 1 + \frac{1}{1-2m_y}, \text{ se } m_y > \frac{1}{2} \end{cases}$$

note que se  $m_y > \frac{1}{2}$  tem-se  $1 + \frac{1}{1-2m_y} < 0$  e disso conclui-se que a condi\c{c}ao

$H > 1 + \frac{1}{1-2m_y}$  \c{e} satisfeita quando  $H > 0$ .

Caso  $j=2$ :

$$\begin{aligned}\mu_2 - \lambda_2 < 1 &\Leftrightarrow (1-H)[m_y(1-2\mu_x - 2\mu_y + 4\mu_x\mu_y) - m_x(1-2\mu_x)] < 1 \\ &\Leftrightarrow (H-1)(1-2\mu_x)[m_y - m_x - 2m_y\mu_y] < 1 \\ &\Leftrightarrow (H-1)(1-2\mu_x)[1-2m_y + 2m_y\mu_y] < 1 \\ &\Leftrightarrow (H-1)(1-2\mu_x)[1-2m_y(1-\mu_y)] < 1\end{aligned}\tag{4.2.12}$$

iii)  $|\det \eta_j| < 1 \Leftrightarrow |\mu_j| < 1$ , usando 4.2.11, tem-se:

Caso  $j=1$ :

$$|\mu_1| < 1 \Leftrightarrow -1 < \mu_1 < 1 \Leftrightarrow -1 < (1-H)m_y < 1 \Leftrightarrow$$

$$\begin{cases} (1-H)m_y < 1, \text{ satisfeita se } H > 0 \\ (1-H)m_y > -1 \Leftrightarrow (H-1)m_y < 1 \Leftrightarrow H < 1 + \frac{1}{m_y} \end{cases}$$

Caso  $j=2$ :

$$|\mu_2| < 1 \Leftrightarrow -1 < \mu_2 < 1 \Leftrightarrow -1 < (1-H)m_y[1-2\mu_y-2\mu_x+4\mu_x\mu_y] < 1$$

A condição  $(1-H)m_y[1-2\mu_y-2\mu_x+4\mu_x\mu_y] < 1$  é trivialmente satisfeita.

Tem-se estabilidade deste ponto de equilíbrio somente quando  $(1-H)m_y[1-2\mu_y-2\mu_x+4\mu_x\mu_y] > -1$  que é equivalente a  $(H-1)m_y[(1-2\mu_x)(1-2\mu_y)] < 1$ .

#### 4.4. Efeitos da Dispersão na Estabilidade dos Pontos de Equilíbrio

O objetivo principal desta seção é estudar os efeitos da dispersão na dinâmica do sistema, isto é, determinar a influência dos parâmetros  $\mu_x$  e  $\mu_y$  (migração de jovens e adultos) na estabilidade do equilíbrio homogêneo do modelo definido em 4.2.7 e sua influência no equilíbrio de cada uma das metapopulações, estudo feito no capítulo anterior.

O que será feito agora, é analisar a possibilidade da difusão, por si só, causar instabilidade, isto é, se temos valores de  $H$  e  $m_y$  que garantem a estabilidade no modelo 1-patch será que a simples manutenção destes valores no modelo 2-patches é possível encontrar valores de  $\mu_x$  e  $\mu_y$  que levem o equilíbrio homogêneo a perder a estabilidade? O objetivo, a seguir, será tentar responder a esta indagação.

A análise será feita para cada uma das condições do Teste de Jury:

**Condição i)** Observa-se que, comparando com o modelo sem dispersão estudado no capítulo anterior, a dispersão não propicia o aparecimento de bifurcações do tipo *transcrítica*.

**Condição ii)** Observa-se que o caso  $j = 1$  recai, novamente, na condição do modelo sem dispersão. Já no caso  $j = 2$  pode-se fazer uma análise para casos particulares como o caso onde ocorre migração somente de adultos ( $\mu_x = 0$ ):

Observando-se a condição 4.2.12:

$$\begin{aligned}\mu_2 - \lambda_2 < 1 &\Leftrightarrow (1-H)[m_y(1-2\mu_x-2\mu_y+4\mu_x\mu_y) - m_x(1-2\mu_x)] < 1 \\ &\Leftrightarrow (H-1)(1-2\mu_x)[m_y - m_x - 2m_y\mu_y] < 1 \\ &\Leftrightarrow (H-1)(1-2\mu_x)[1-2m_y+2m_y\mu_y] < 1 \\ &\Leftrightarrow (H-1)(1-2\mu_x)[1-2m_y(1-\mu_y)] < 1\end{aligned}$$

e tomando  $\mu_x = 0$ , tem-se:

$$(H-1)[1-2m_y+2m_y\mu_y] < 1$$

se  $(H-1)(1-2m_y) = \theta < 1$ , a condição acima torna-se:

$$\theta + (H-1)2m_y\mu_y < 1 \Leftrightarrow \mu_y < \frac{1-\theta}{(H-1)2m_y}, \text{ condição esta satisfeita pelas condições de}$$

estabilidade do modelo 1 patch, ou seja, temos uma restrição sobre  $\mu_y$  para que a condição 4.2.12 se mantenha satisfeita.

Se  $\mu_y > \frac{1-\theta}{(H-1)2m_y}$ , tem-se uma instabilidade causada somente pela

dispersão, ou seja, no valor crítico  $\mu_y = \frac{1-\theta}{(H-1)2m_y}$  ocorre uma bifurcação do tipo *flip*.

É interessante observar, ainda, que no caso geral ( $\mu_x$  e  $\mu_y$  quaisquer) supondo-se  $\theta = (H - 1)(1 - 2m_y) < 1$  a condição 4.2.12 toma a forma:

$$(1 - 2\mu_x) \left[ \theta + (H - 1)2m_y\mu_y \right] < 1$$

pode-se determinar numericamente, desde que  $H$  e  $m_y$  sejam dados, os valores de  $\mu_x$  e  $\mu_y$  que tornam a condição acima falsa, ou seja:

$$(1 - 2\mu_x) \left[ \theta + (H - 1)2m_y\mu_y \right] \geq 1$$

note que a condição  $\theta < 1$  deve ser satisfeita, ou seja, é preciso garantir que o novo parâmetro  $\theta$  não causa bifurcações; para isto, deve-se recorrer ao modelo 1 patch para tomar  $\theta$  desta forma. Note que a escolha deste parâmetro garante que a instabilidade só é causada pela dispersão.

Os diagrama abaixo mostram, os valores dos parâmetros de migração de jovens e adultos para os quais ocorrem bifurcações do tipo *flip* e os valores para os mesmos parâmetros onde ocorre estabilidade:

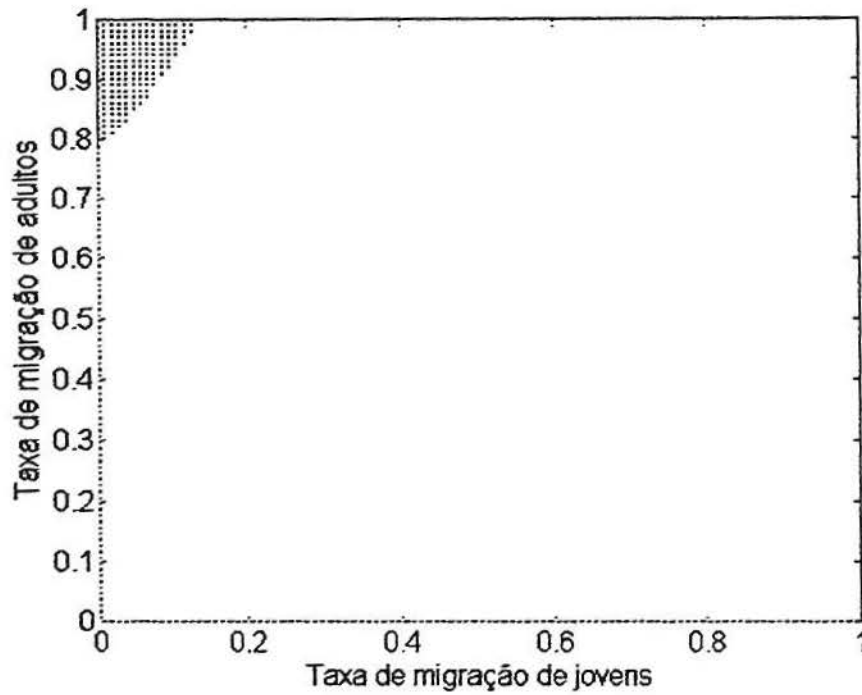


Figura 4.2: Em branco tem-se estabilidade e em vermelho bifurcação *flip* para os parâmetros  $H = 2,4$  e  $m_y = 0,65$

Nota-se que, para valores da taxa de migração de jovens é pequeno (variando no intervalo de 0 a um valor inferior a 0,2) e o de adultos próximos de um (valores próximos a 0,8), tem-se perda da estabilidade.

Em particular, se tomarmos a taxa de migração de jovens  $\mu_x = 0,05$  e utilizando como parâmetro para o Expoente de Lyapunov a taxa de migração de adultos, obtem-se:

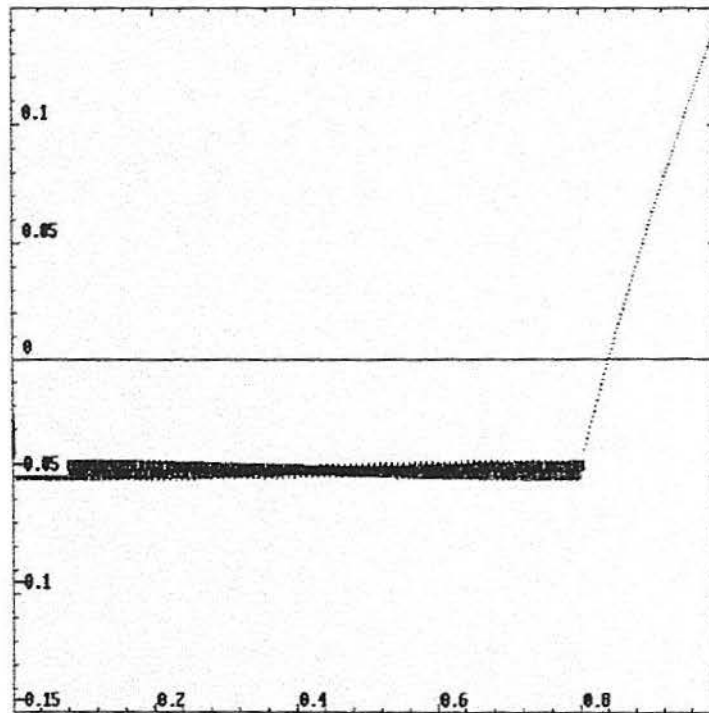


Figura 4.3: Expoente de Lyapunov, para  $H = 2,4; m_y = 0,65$  e  $\mu_x = 0,05$  versus o parâmetro  $\mu_y$

Onde se vê claramente a perda da estabilidade para um valor da taxa de migração de adultos próxima a 0,8.

Agora, tomando-se os mesmos valores para  $H$  e  $m_y$ , mas atribuindo à taxa de migração de jovens o valor 0,5, tem-se:

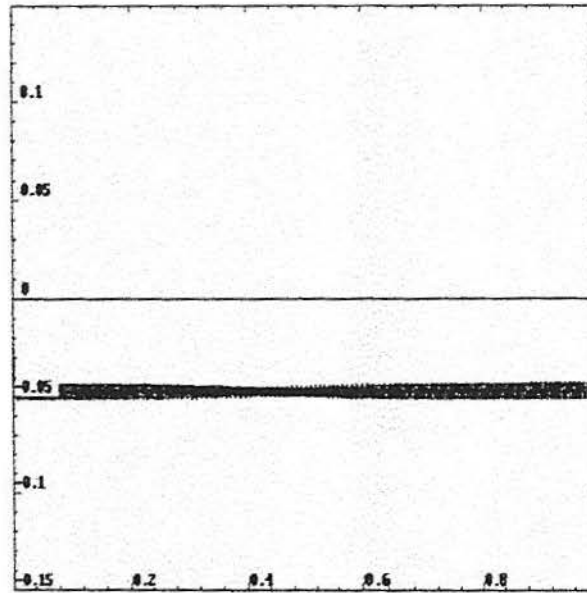


Figura 4.4: Parâmetro  $\mu_y$  versus Expoente de Lyapunov, para  $H = 2,4; m_y = 0,65$  e  $\mu_x = 0,5$

Desta feita, nota-se a estabilidade do ponto fixo para os valores de parâmetro descritos.

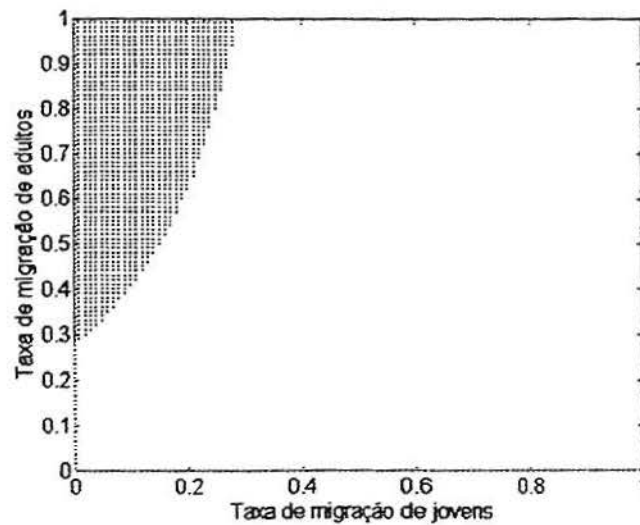


Figura 4.5: Em branco, tem-se estabilidade e em vermelho, bifurcação *flip*, para os parâmetros  $H = 3,4$  e  $m_y = 0,4$



Verifica-se, agora, um aumento na área de instabilidade do modelo causado pelo incremento no parâmetro  $H$ .

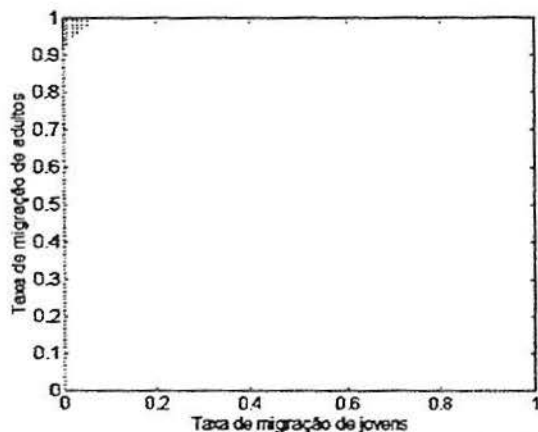


Figura 4.6: Em branco tem-se estabilidade e em vermelho bifurcação *flip*, para os parâmetros  $H = 2,15$  e  $m_y = 0,8$

Tem-se, agora, um aumento na área de estabilidade do modelo e conseqüente diminuição da área onde ocorre bifurcação do tipo *flip*.

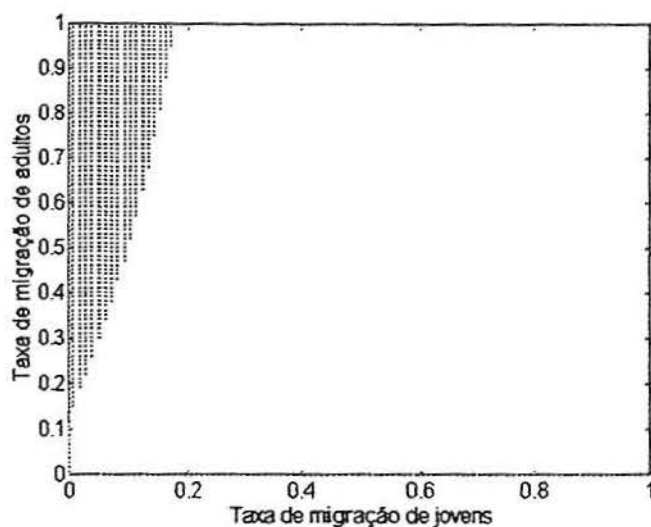


Figura 4.7: Em branco tem-se estabilidade e em vermelho bifurcação *flip*, para os parâmetros  $H = 2,55$  e  $m_y = 0,2$

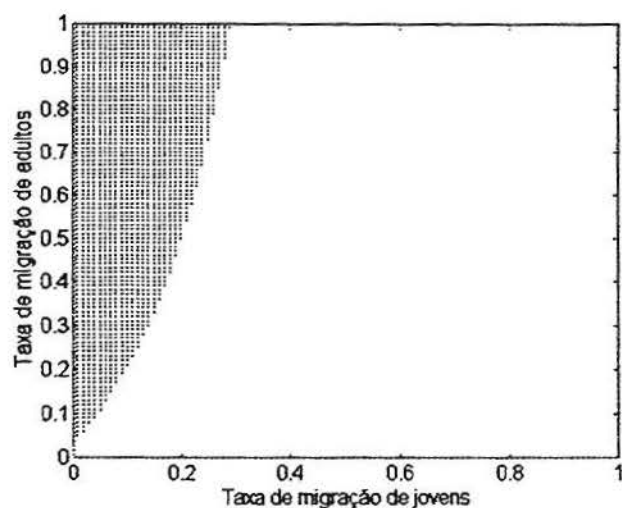


Figura 4.8: Em vermelho tem-se estabilidade e em verde bifurcação *flip*, para os parâmetros  $H = 3,4$  e  $m_y = 0,3$

Abaixo, o diagrama mostra o Expoente dominante de Lyapunov versus o parâmetro migração de adultos, nota-se que a perda de estabilidade para estes parâmetros se dá em torno do valor  $\mu_y = 0,2$ , quando  $\mu_x = 0,1$ .

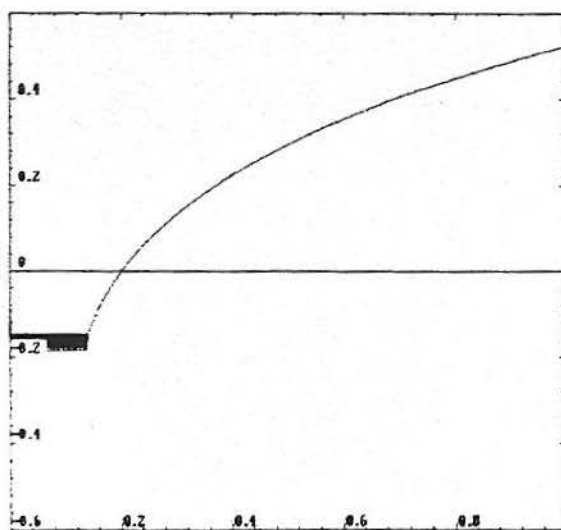


Figura 4.9: Expoente de Lyapunov, para  $H = 3,4$ ,  $m_y = 0,3$  e  $\mu_x = 0,1$  versus o parâmetro  $\mu_y$

**Condição iii)** Observa-se que no caso  $j = 1$ , a condição obtida é a mesma do Teste de Jury quando aplicado ao modelo sem dispersão. Já no caso  $j = 2$ , tem-se como condição de estabilidade:

$$(H - 1)m_y[(1 - 2\mu_y)(1 - 2\mu_x)] < 1$$

Tomando-se  $\rho = (H - 1)m_y$  e supondo  $\rho < 1$  (o que é equivalente a supor  $H < 1 + \frac{1}{m_y}$ , ou seja, atribuir a possível perda da estabilidade somente aos parâmetros migratórios) a condição acima toma a forma:

$$(1 - 2\mu_x)(1 - 2\mu_y) < \frac{1}{\rho}$$

mas  $\frac{1}{\rho} > 1$ , por hipótese, e  $(1 - 2\mu_x)(1 - 2\mu_y) \leq 1, \forall \mu_x, \mu_y$ , o que implica em que a difusão não causa instabilidade deste tipo.

Pode-se observar, ainda, que todas as condições do Teste de Jury do modelo com estrutura etária e dispersão são facilmente verificadas se  $0 < H < 2$ , como no modelo um patch.

## 5. CONCLUSÕES

### 5.1. Introdução

No capítulo 3, estudou-se o comportamento dinâmico de uma população dividida em duas classes etárias. Neste estudo, considerou-se a estabilidade dos pontos de equilíbrio do modelo, obtiveram-se os valores dos parâmetros de mortalidade dependente da densidade ( $H$ ), probabilidade de transição da primeira para a segunda classe etária ( $p$ ) e as fecundidades média (número médio de ovos produzidos por cada indivíduo) das fêmeas das classes etárias do modelo ( $f_x$  e  $f_y$ ), para os quais as condições do Teste de Jury eram quebradas, ou seja, os valores destes parâmetros para os quais ocorriam bifurcações *flip*, *transcritica* e de *Hopf*, ou ainda, os valores destes parâmetros para os quais o ponto de equilíbrio não-trivial perdia sua estabilidade.

Já no capítulo 4, estudou-se um modelo, que descreve o comportamento dinâmico de uma população dividida em duas metapopulações (ou “patches”) comportando-se, cada uma delas, como descrito pelo modelo com estrutura etária definido no capítulo 3, acresceu-se a isto o efeito da dispersão, ou seja, tomou-se por hipótese que ocorre migração de um “patch” para outro, segundo uma taxa constante para cada uma das classes etárias, a saber:  $\mu_x$  taxa de migração da primeira classe etária (taxa de migração de jovens) e  $\mu_y$  taxa de migração da segunda classe (taxa de migração dos adultos). Novamente, foi feita a análise da estabilidade dos pontos fixos deste modelo, obtendo-se novamente os valores de parâmetros mortalidade dependente da

densidade ( $H$ ), probabilidade de transição da primeira para a segunda classe etária ( $p$ ), a fecundidade média ( $f_x$  e  $f_y$ ) para cada uma das classes etárias do modelo e dos parâmetros que descrevem o efeito migratório, para os quais as condições do Teste de Jury eram quebradas.

O objetivo do presente capítulo é apresentar as condições para as quais o efeito dispersão causa perda da estabilidade no modelo que não o considera, será também apresentada uma comparação entre os modelos apresentados nos capítulos 3 e 4 para valores de parâmetro mortalidade dependente da densidade ( $H$ ) variando no intervalo  $[2,5; 3,5]$ , probabilidade de transição da primeira para a segunda classe etária variando em  $[0;1]$  e parâmetros de migração de jovens e adultos em condições extremas, ou seja, primeiramente para  $\mu_x = 0,05$  e  $\mu_y = 0,95$  (valores de parâmetro para os quais ocorre bifurcação do tipo *flip*) e a seguir, para  $\mu_x = 0,95$  e  $\mu_y = 0,05$  (valores de parâmetro para os quais têm-se estabilidade).

## 5.2. Resultados Modelo com Estrutura Etária

No capítulo que considerou o modelo com estrutura etária, definido pela equação 3.1.5, obteve-se os pontos fixos:

$$\begin{cases} x^* = g(w^*)w^* \\ y^* = pg(w^*)w^* \end{cases} \text{ com } g(w^*) = \frac{1}{R_0} \text{ e } \begin{cases} x^* = 0 \\ y^* = 0 \end{cases}.$$

Foi analisado o ponto fixo não-trivial e ao fazer-se isto, obtiveram-se as seguintes condições:

- a) Nunca ocorre bifurcação do tipo *transcritica*;
- b) Quando  $\ln(R_0) > 1 + \frac{1}{1 - 2m_y}$  ocorre a perda da estabilidade do ponto fixo não-trivial através de uma bifurcação do tipo *flip*;
- c) Quando  $\ln(R_0) > 1 + \frac{1}{m_y}$ , novamente analisando o ponto fixo não-trivial, tem-se perda da estabilidade via *bifurcação de Hopf*.

### 5.3. Resultados Modelo com Estrutura Etária

No capítulo 4, acresceu-se ao modelo definido no capítulo 3 o efeito dispersão, obtendo-se, então, o modelo descrito pelo sistema 4.2.7. A seguir, fez-se a análise da estabilidade do ponto fixo não trivial do modelo, obtendo-se os resultados:

- a) Jamais ocorre perda da estabilidade do ponto fixo não-trivial via bifurcação transcritica;
- b) Ocorrerá perda da estabilidade do ponto fixo não-trivial via bifurcação tipo *flip* (somente) quando  $\theta = (H - 1)(1 - 2m_y) < 1$  e  $(1 - 2\mu_x)[\theta + (H - 1)2m_y\mu_y] \geq 1$ .
- c) A dispersão jamais causa perda da estabilidade do ponto fixo via bifurcação de *Hopf*.

#### 5.4. Efeitos da Dispersão

O objetivo da presente seção é destacar os efeitos na estabilidade do ponto fixo não-trivial do modelo dado no capítulo 4 causado somente pelos parâmetro de migração de jovens ( $\mu_x$ ) e adultos ( $\mu_y$ ).

Observou-se, que os parâmetros de migração não causam bifurcações do tipo *transcritica* ou *Hopf*, quando se estabelecem as mesmas condições impostas no modelo que descreve a população como dividida em duas classes etárias (capítulo 3).

Por outro lado, observou-se que quando impõem-se os mesmos limites citados no parágrafo acima, obtém-se que ocorrem bifurcações do tipo *flip*, quando a condição  $(1 - 2\mu_x)[\theta + (H - 1)2m_y\mu_y] < 1$  é quebrada, onde  $\theta = (H - 1)(1 - 2m_y) < 1$ , evidenciando perda da estabilidade causada somente pela dispersão.

Abaixo, mostra-se uma tabela que compara as bacias de atração obtidas para o modelo com estrutura etária e sem efeito migratório e as bacias de atração obtidas para o modelo com estrutura etária e dispersão acoplada, fixando para este segundo modelo valores de parâmetros migratórios obtidos no capítulo 4 para os quais ocorre bifurcação do tipo *flip*. São mostrados, também os resultados obtidos quando os parâmetros migratórios escolhidos não causavam bifurcações deste tipo.

$m_x$	$H$	1 patch	2 patches ( $\mu_x=0,05$ ; $\mu_y=0,95$ ) Parâmetros migratórios causando instabilidade	2 patches ( $\mu_x=0,95$ ; $\mu_y=0,05$ ) Parâmetros migratórios sem efeito na estabilidade
0.1	3.5	Atrator	Atrator	2 atratores: Atrator, 1-ciclo
0.2	3.5	Atrator estranho	2 atratores: Atrator, 2-ciclo	2 atratores: Atrator, 1-ciclo
0.3	3.5	Atrator estranho	2 atratores: Atrator, 2-ciclo	2 atratores: Atrator, 1-ciclo
0.4	3.5	3-ciclo	2 atratores: 3-ciclo; 2-ciclo	Atrator
0.5	3.5	Atrator	3 atratores: Atrator, 3-ciclo; 2-ciclo	2 atratores: Atrator, 6-ciclo
0.6	3.5	2 atratores: 3-ciclo; ciclo-limite	2 atratores: 3-ciclo; ciclo-limite	2 atratores: 3-ciclo; ciclo-limite
0.7	3.5	2-ciclo	2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
0.8	2.7	2-ciclo	2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	2.8	2-ciclo	2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	2.9	2-ciclo	2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	3.0	1-ciclo	2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	3.1	2-ciclo	2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	3.2	2-ciclo	2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	3.3	2-ciclo	2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	3.4	2-ciclo	2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
0.9	2.5	2-ciclo	2 atratores: 2-ciclo; 2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	2.6	2-ciclo	2 atratores: 2-ciclo; 2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	2.7	2-ciclo	2 atratores: 2-ciclo; 2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	2.8	2-ciclo	2 atratores: 2-ciclo; 2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	2.9	2-ciclo	2 atratores: 2-ciclo; 2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	3.0	2-ciclo	2 atratores: 2-ciclo; 2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	3.1	2-ciclo	2 atratores: 2-ciclo; 2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	3.2	2-ciclo	2 atratores: 2-ciclo; 2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	3.3	2-ciclo	2 atratores: 2-ciclo; 2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
	3.4	2-ciclo	2 atratores: 2-ciclo; 2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo
3.5	2-ciclo	2 atratores: 2-ciclo; 2-ciclo	3 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo; 1-ciclo	
1.0	2.5	2-ciclo	2 atratores: 2-ciclo; 2-ciclo	2 atratores: 1-ciclo; 2-ciclo
	2.6	4-ciclo	2 atratores: 4-ciclo; 2-ciclo	2 atratores: 1-ciclo; 4-ciclo
	2.7	Atrator	2 atratores: Atrator, 2-ciclo	2 atratores: Atrator, 1-ciclo
	2.8	Atrator	2 atratores: Atrator, 2-ciclo	2 atratores: Atrator, 1-ciclo
	2.9	Atrator	2 atratores: Atrator, 2-ciclo	2 atratores: Atrator, 1-ciclo
	3.0	Atrator	2 atratores: Atrator, 2-ciclo	Atrator
	3.1	Atrator	Atrator	Atrator
	3.2	21-ciclo	2 atratores: 21-ciclo; 2-ciclo	3 atratores: 21-ciclo; 1-ciclo; 1-ciclo
	3.3	Atrator	2 atratores: Atrator, 2-ciclo	Atrator
	3.4	Atrator	2 atratores: Atrator, 2-ciclo	Atrator
	3.5	Atrator	2 atratores: Atrator, 2-ciclo	Atrator



Observa-se, que valores assimétricos das taxas de migração promovem o aparecimento de novos atratores, quando comparados ao modelo sem dispersão. Abaixo, tem-se exemplos que comparam bacias de atração para o modelo com estrutura etária e o modelo com estrutura etária e dispersão.

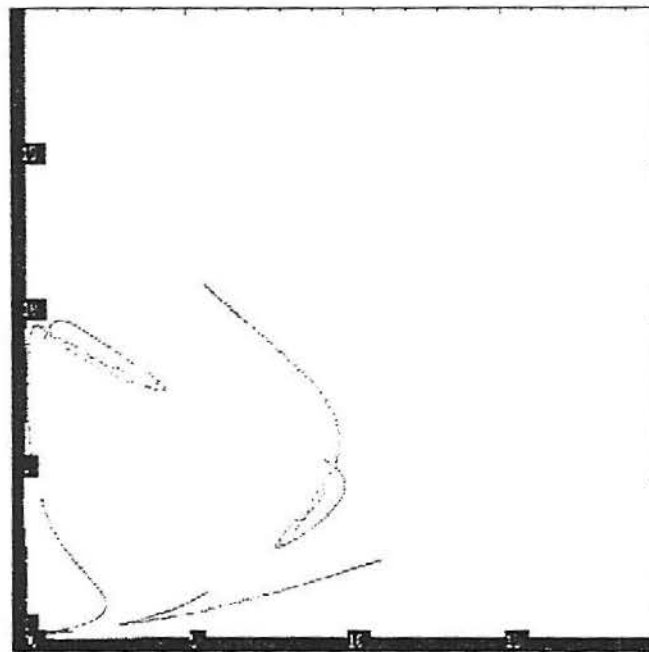


Figura 5.1: Bacia de atração para o modelo sem dispersão,  $H=3,5$   $m_x=0,2$  – aparecimento de um único atrator (em verde) com bacia em branco.

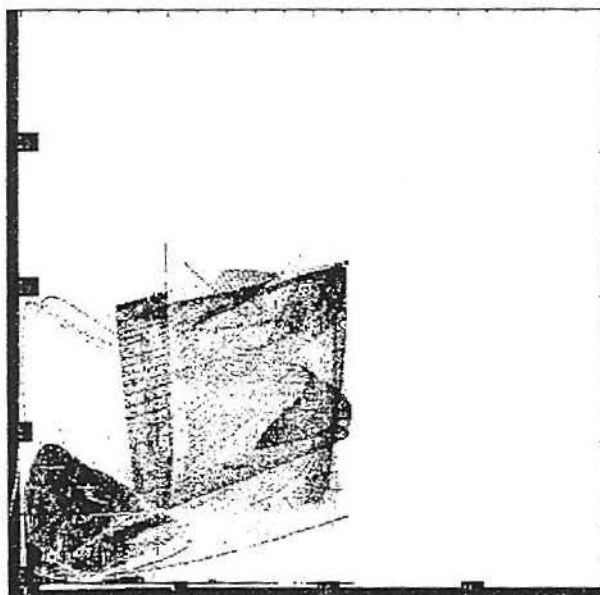


Figura 5.2: Bacia de atração para o modelo com dispersão,  $H=3,5$ ,  $m_x=0,2$ ,  $\mu_x=0,05$  e  $\mu_y=0,95$  – o atrator do modelo sem dispersão se mantém e tem-se o aparecimento de um novo.

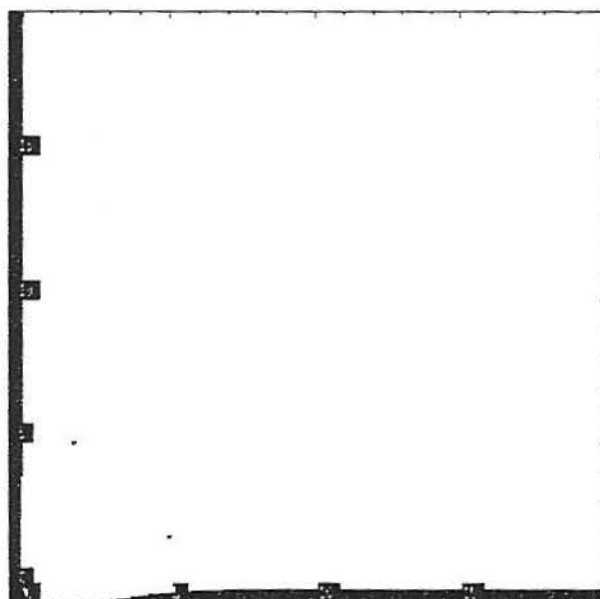


Figura 5.3: Bacia de atração para o modelo sem dispersão, para  $H=3,0$  e  $m_x=0,8$  – órbitas de condições iniciais na área branca convergem para os pontos em verde.

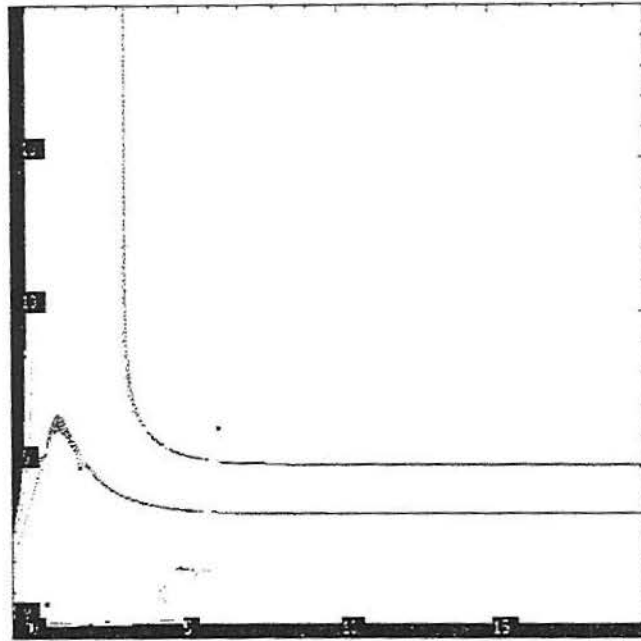


Figura 5.4: Bacias de atração para o modelo com dispersão, parâmetros  $H=3,0$  e  $m_x=0,8$ ,  $\mu_x=0,05$  e  $\mu_y=0,95$  – Dois atratores (2-ciclos)

Quando os parâmetros migratórios estão próximos a zero, o que é equivalente a pensar-se em duas populações praticamente isoladas obtém-se o mesmo efeito descrito acima, ou seja, ocorre o aparecimento de novos atratores, quando comparado ao modelo sem dispersão, o que comprova o efeito desestabilizante dos parâmetros migratórios.

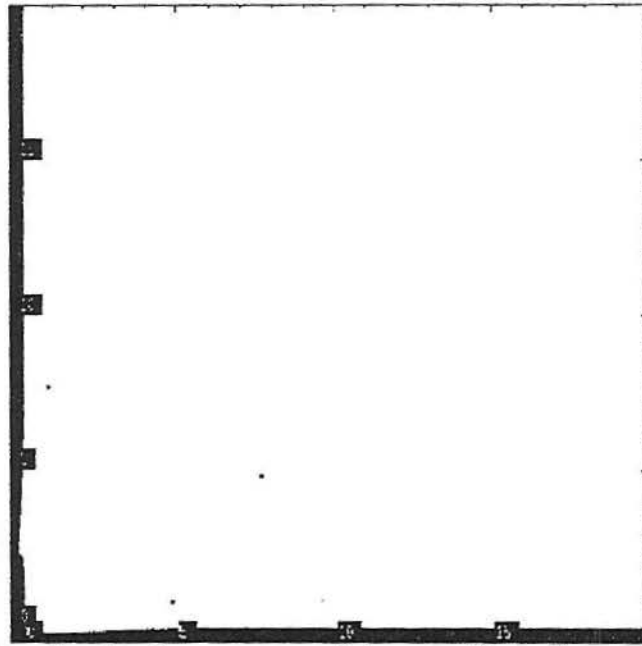


Figura 5.5: Bacias de atração para o modelo sem dispersão, parâmetros  $H=2,5$  e  $m_x=0,4$ .

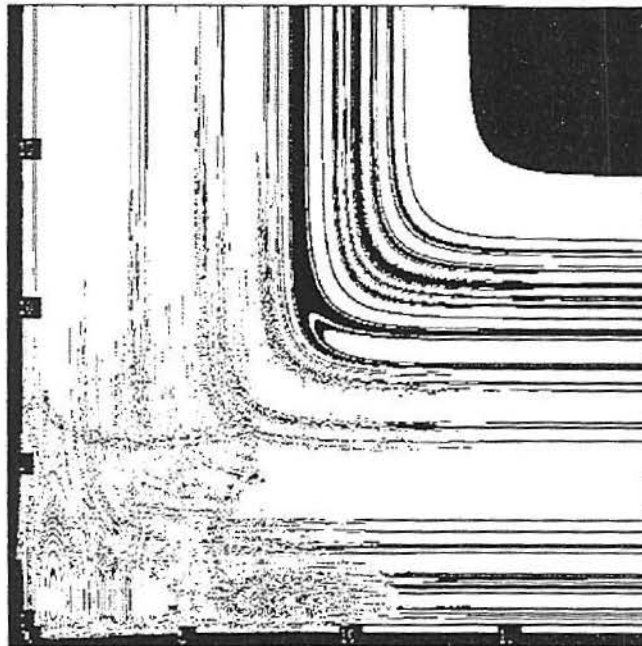


Figura 5.6: Bacias de atração para o modelo com dispersão, parâmetros  $H=2,5$  e  $m_x=0,4$ ,  $\mu_x=0,01$  e  $\mu_y=0,01$ .

Como novas possibilidades de estudo, pode-se destacar, por exemplo, a inserção de parâmetros migratórios dependentes da densidade populacional, bem como, outras formas de representar a mortalidade dependente da densidade, além da utilização da função recrutamento de Ricker.

## BIBLIOGRAFIA

- [1] BELLOWS JR, T. S. The descriptive properties of some models for density dependence. *J. Anim. Ecol.*, **50**, 139-156 (1971).
- [2] CASWELL, H. *Matrix Population Models*. Sinauer, Massachussetts (1989).
- [3] FARATTINI, O. P. *Ecologia, epidemiologia e sociedade*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo (1992).
- [4] FIEDLER-FERRARA, N., PRADO, C. P. C. *Caos uma introdução*. Editora Edgar Blücher, São Paulo (1994).
- [5] HASSEL, M. D. Density-dependence in single-species populations. *J. Anim. Ecol.*, **44**, 283-295 (1975).
- [6] HASSEL, M. P., MIRAMONTES, O., ROHANI, P., MAY, R. M.. Appropriate formulations for dispersal in spatially structured dynamics: comments on Bascompte & Solé. *J. Anim. Ecol.*, **64**, 662-664 (1995).
- [7] HASTINGS, A. Age dependent dispersal is not a simple process: density dependence, stability, and chaos. *Theor. Pop. Biol.*, **41**, 388-400 (1992).

- [8] HOFFMAN, K., KUNZE, R. *Álgebra linear*. Livros técnicos e científicos, Rio de Janeiro (1979).
- [9] LESLIE, P. H. On the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, **35**, 213-245 (1945).
- [10] LEVIN, S. A., GOODYEAR, C. P. Analysis of an age-structured fishery model. *J. Math. Biol.*, **9**, 245-274 (1980).
- [11] LEWIS, E. P. Network models in population biology. Springer, Berlin, Heidelberg, New York (1977).
- [12] MAY, R. M., CONWAY, G. R., HASSEL, M. P., SOUTHWOOD, T. R. E., Time delays, density dependence and single-species oscillations. *J. Anim. Ecol.*, **43**, 747-770 (1974).
- [13] NUSSE, H. E., YORKE, J. A. *Dynamics: Numerical Explorations*. Springer-Verlag, New York (1994).
- [14] OTT, E. *Chaos in dynamical systems*. Cambridge University Press, Cambridge (1993).
- [15] ROHANI, P., MAY, R.M., HASSEL, M. P. Metapopulations and equilibrium stability: the effects of spatial structure. *J. Theor. Biol.* **181**, 97-109 (1996).

- [16] RUXTON, G. D. Density-dependence migration and stability in a system of linked populations. *Bull. Math. Biol.*, **58**, 643-660 (1996).
- [17] RUXTON, G. D. Synchronisation between individuals and dynamics of linked populations. *J. Theor. Ecol.*, **183**, 47-54 (1996).
- [18] SILVA, J. A. L., HALLAM, T. G. Compensation and stability in nonlinear matrix models. *Math. Biosci.*, **144**, 1-22 (1997).
- [19] SMALE, E. *Dynamical systems*. Cambridge University Press, Cambridge (1993).
- [20] SOLÉ, R. V., VALLS, J. On structural stability and chaos in biological systems. *J. Theor. Biol.*, **155**, 87-102 (1992).
- [21] TAYLOR, A. D. Metapopulations, dispersal and predator-prey dynamics: an overview. *Ecology*, **71**, 429-433 (1990).