

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

**Sincronização em um Modelo  
Metapopulacional com a  
Migração Dependendo do  
Tempo**

por

Sandra Denise Stroschein

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

Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro Da Silva  
Orientador

Porto Alegre, 02 de outubro de 2009.

## CIP - CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

Stroschein, Sandra Denise

Sincronização em um Modelo Metapopulacional com a Migração Dependendo do Tempo / Sandra Denise Stroschein.—  
Porto Alegre: PPGMAp da UFRGS, 2009.

89 p.: il.

Dissertação (mestrado) —Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Porto Alegre, 2009.

Orientador: Da Silva, Jacques Aveline Loureiro

Dissertação: Matemática Aplicada  
Metapopulação, Migração, Sincronização

# Sincronização em um Modelo Metapopulacional com a Migração Dependendo do Tempo

por

Sandra Denise Stroschein

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

## Mestre em Matemática Aplicada

Linha de Pesquisa: Sistemas Não Lineares e Aplicações

Orientador: Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro Da Silva

Banca examinadora:

Professora Dra. Diomar Cristina Mistro  
PPGMat - UFSM

Professor Dr. Luiz Alberto Díaz Rodrigues  
PPGMat - UFSM

Professora Dra. Maria Cristina Varriale  
PPGMAp - UFRGS

Dissertação apresentada e aprovada em  
02 de outubro de 2009.

Professor Dr. Waldir Leite Roque  
Coordenador

## AGRADECIMENTOS

Inicialmente agradeço a Deus.

À minha família e ao meu noivo, por estarem constantemente me incentivando, apoiando e compreendendo os momentos de ausência.

À Amélia Piovesan e família pela acolhida e pela bondade.

Ao meu orientador Jacques Aveline Loureiro da Silva, por apresentar o assunto dessa dissertação e pelo auxílio no desenvolvimento do mesmo.

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS) pela oportunidade e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro.

Aos professores e colegas do PPGMAp, por contribuírem na minha formação profissional e por sanarem as várias dúvidas.

Aos amigos, em especial Luciana Rossato Piovesan e Juliana Fronza, pelo companheirismo e amizade.

## Sumário

AGRADECIMENTOS . . . . .	iv
RESUMO . . . . .	vii
ABSTRACT . . . . .	viii
<b>1 INTRODUÇÃO . . . . .</b>	<b>1</b>
<b>2 O EFEITO CAUSADO PELA MIGRAÇÃO COM DEPENDÊNCIA DA DENSIDADE EM METAPOPULAÇÕES . . . . .</b>	<b>12</b>
2.1 O Modelo . . . . .	13
2.2 A Instabilidade Causada Pela Migração . . . . .	20
2.3 Critério de Estabilidade do Estado Síncrono . . . . .	28
<b>3 O EFEITO CAUSADO PELA MIGRAÇÃO COM DEPENDÊNCIA TEMPORAL EM METAPOPULAÇÕES . . . . .</b>	<b>36</b>
3.1 O Modelo . . . . .	36
3.2 Critério de Estabilidade do Estado Síncrono . . . . .	38
3.3 Simulações Numéricas . . . . .	43
3.4 Conclusões . . . . .	57
<b>4 CORREDORES DE CONSERVAÇÃO E A ESTABILIDADE DO ESTADO SÍNCRONO . . . . .</b>	<b>59</b>
4.1 O Modelo . . . . .	60
4.2 Critério de Estabilidade do Estado Síncrono . . . . .	61
4.3 Simulações Numéricas . . . . .	68
4.4 Conclusões . . . . .	77
<b>5 CONCLUSÕES E SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS</b>	<b>79</b>
<b>APÊNDICE A MATRIZES CIRCULANTES . . . . .</b>	<b>82</b>

APÊNDICE B	TEORIA ERGÓDICA . . . . .	84
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS . . . . .		86

## RESUMO

Como os assuntos relacionados à extinção de espécies e conservação da biodiversidade são de grande importância, devemos concentrar-nos em ações que visem a sua manutenção e perpetuação. Para isso, o trabalho propõe-se a estudar quais são as condições para que ocorra o fenômeno da sincronização causado pela migração, já que o risco de extinção de uma espécie pode aumentar quando temos sincronização no sistema. Neste sentido, obteremos um critério para a estabilidade do estado sincronizado sob determinadas condições. Como podemos modelar a migração dependente ou independente da densidade, primeiramente faremos um breve estudo sobre a migração dependente da densidade e veremos resultados recentes sobre a dinâmica de metapopulações. Em uma segunda etapa, iremos focar a migração independente da densidade. Para tal, supomos o processo migratório obedecendo à dinâmica sazonal. Admitimos inicialmente a partida de indivíduos através da fração migratória com dependência temporal e, após, consideramos uma fração constante, migrando conforme a distribuição dependente do tempo, representando a chegada. Para o desenvolvimento deste estudo, iremos modelar um sistema de  $n$  sítios discretos no tempo e no espaço, considerando a configuração da rede na forma unidimensional (anéis cíclicos) e a matriz de interação simétrica.

## ABSTRACT

As the issues related to the species extinction and biodiversity are very important, we have to concentrate on actions that lead to their maintenance and perpetuation. My aim is to study the conditions which create the synchronization phenomenon caused by migration, having in mind that a species extinction risk may increase if there is synchronization in the system. In this sense, we are going to establish a criterion for the synchronized state's stability grounded on determined conditions. As we can pattern migration dependent or not on density, first, we will briefly study the migration that depends on density. Then recent results about met populations dynamic will be obtained. On a second moment, the focus will be on migration independent on density. With this purpose, we suppose that the migration process is lead by a seasonal dynamic. At first, we report us to the individuals departure throughout the migration fraction with temporal dependence. After, a constant fraction will be considered, migrating according to the distribution depended on time. It represents the arrival. In the development of this study, a system of  $n$  patches which are time and space bounded will be patterned. Thus, the net configuration on a one-dimensional shape (cyclical rings) and the symmetric interaction matrix will be considered.

# 1 INTRODUÇÃO

O termo metapopulação é utilizado para caracterizar uma estrutura populacional no espaço. Essa estrutura, referente à população total, é composta por subpopulações ou populações locais, que ocupam fragmentos de habitat (sítios ou "patches") espacialmente separados e conectados por movimentos migratórios.

Cada sítio, além de possuir as condições necessárias para a reprodução e persistência da espécie, está cercado por um ambiente impróprio para a sobrevivência, e, nesse caso, a interação entre as subpopulações - a forma como os indivíduos se movimentam - é o que mantém a metapopulação. No contexto deste trabalho, as palavras migração e dispersão serão usadas para descrever o movimento dos indivíduos de um sítio a outro e, portanto, não há diferença entre elas.

A teoria metapopulacional é extremamente útil para biólogos e ecologistas, pois a maioria dos animais selvagens ocupam ambientes fragmentados. E, de acordo com a realidade, a busca pela preservação de espécies, mesmo quando populações locais são extintas, torna-se apelativa.

A taxa de dispersão entre os sítios pode ser afetada por diversos fatores. Podemos citar as características do indivíduo (estágio de vida, genética, etc), a dinâmica populacional e os fatores internos (conflitos por recursos) e externos aos sítios (fuga para evitar procriação consanguínea) (Hansson, 1991). Porém, existe um limite para essa taxa, que é compatível com a permanência da população local e da metapopulação.

Os efeitos da dispersão são os mais variados, desde desestabilizar um sistema, que no isolamento é estável (Rohani e Ruxton, 1999); estabilizar a dinâmica de uma população, (Doebeli, 1995); aumentar e até mesmo diminuir o tamanho da população, o que, nesse caso, coloca em risco a persistência de uma metapopulação. Assim, a migração pode ter efeitos positivos ou negativos para a metapopulação.

Podemos modelar a migração através de duas formas: dependente ou independente da densidade populacional do fragmento. De acordo com Hansson (1991), podemos encontrar alguns exemplos nos quais a migração dependente da densidade tem sido observada em diferentes invertebrados, como gafanhotos e lesmas. Entretanto, a dispersão de insetos é afetada fundamentalmente por condições climáticas que nesse caso, independe da densidade.

Vários são os trabalhos que trazem a migração dependente da densidade, dentre muitos citamos Silva, Castro e Justo (2001), Giordani e Silva (2005), Giordani (2006), Barrionuevo e Silva (2006) e Rempel (2007). Quando nos referimos à dispersão com dependência da densidade, estamos nos baseando no fato de que os indivíduos não deixam o sítio local a menos que a população ultrapasse um nível crítico pré-estabelecido. De acordo com esse contexto, estudos de Giordani (2006) e Rempel (2007), trazem uma análise da possibilidade da instabilidade induzida pela migração ser gerada no sistema dinâmico, sendo essa instabilidade verificada se para populações de uma única espécie isolada existe estabilidade e, quando há migração, o sistema torna-se instável.

Nesse estudo, estaremos considerando a dispersão com dependência temporal, ligada a fatores externos, tais como temperatura, precipitação e sazonalidade, já que, de acordo com Zhou et al. (1997), a independência na densidade e o uso de variáveis ambientais como temperatura são frequentemente negligenciados ou representados em modelos ecológicos meramente como uma interferência externa. Assim, em Zhou et al. (1997) é apresentada uma análise sobre os importantes efeitos da temperatura de inverno na população de pulgões, concluindo que o aumento da temperatura pode induzir dinâmicas complexas na população de insetos, embora o principal efeito encontrado tenha sido o aumento da densidade do equilíbrio. Portanto, ressaltamos a importância dos fatores externos para uma determinada dinâmica populacional.

Modelos ecológicos simples podem exibir dinâmicas complexas. E, segundo Doebeli (1995), modelos populacionais com gerações discretas exibem uma

variedade de comportamentos, que vão desde o equilíbrio estável até ciclos de ordem superior e caos. O caos, além de causar oscilações desenfreadas, pode reduzir o grau de sincronia devido à separação exponencial de órbitas próximas, e, com isso, diminuir o risco de extinção (ver Silva, Castro e Justo (2000)). Logo, de acordo com Earn, Levin e Rohani (2000), há uma correlação positiva entre a probabilidade de extinção e o grau de sincronização das oscilações.

Nos trabalhos de Giordani (2003) e Giordani e Silva (2004), podemos observar diversos padrões espaciais. Em seus estudos, podemos ver a configuração da população exibindo alguns padrões espaciais causados pela migração dependente da densidade. De acordo com as observações de Giordani e Silva (2004), padrões mais irregulares e complexos aparecem de forma mais intensa quando a dinâmica local é dada pela exponencial logística ( $f(x) = xe^{r(1-x)}$ ). Assim, em Giordani (2003), que utiliza também essa dinâmica local e com a configuração da rede dada por redes unidimensionais em forma de anel cíclico, foram observados padrões espaciais periódicos (com simetria) e padrões espaciais mais complexos. Já quando a configuração da rede é da forma bidimensional com vizinhança de Moore e a dinâmica local conforme descrita acima, foram obtidos padrões da forma "crystal lattice" (padrão cristalino). Alguns dos padrões encontrados apresentam periodicidade e outros não possuem nenhuma forma de regularidade, sendo alguns desses caóticos.

Dentre os vários padrões espaciais complexos existentes gerados pela migração, podemos destacar a sincronia espacial. Vários são os estudos (Silva, Castro e Justo (2000), Giordani (2006) e Giordani e Silva (2005), Giordani e Silva (2007)) que enfatizam a importância desses padrões para a metapopulação. Tais padrões são atribuídos a vários fatores e podem aparecer em vários níveis, desde o nível local até emergir em padrões que envolvam todos os sítios concomitantemente. Portanto, dentre tais comportamentos, a sincronização é um dos fenômenos que se destaca pela sua importância e abrangência.

Desse modo, por mais de um século, ecologistas vêm estudando a questão de porque muitos sistemas populacionais exibem oscilações sincronizadas. De acordo

com Hall, Jones e Turchin (2003) e Liebhold, Koenig e Bjornstad (2004), no artigo que inaugurou os estudos sobre ciclos populacionais, Charles Elton investigou questões que envolviam sincronização. Em seu trabalho posterior, dados da Hudson Bay Company sobre peles de lince, auxiliaram na identificação de sincronização no ciclo do lince em uma ampla região do Canadá (1924). Já em 1953, o australiano Patrick Moran, inspirado em seu colega Charles Elton, da Oxford University, desenvolveu métodos estatísticos para a análise de padrões cíclicos e, além disso, propôs um mecanismo formal para explicar a sincronia em grandes escalas espaciais. Tal trabalho pioneiro de Moran desencadeou novos estudos e, com isso, o rápido amadurecimento da teoria de dinâmica populacional espacial na década de 1990, (Hall, Jones e Turchin, 2003).

Uma definição tradicional de sincronia espacial refere-se às coincidentes alterações na abundância ou outras características que variam no tempo, referindo-se às populações geograficamente disjuntas, (Liebhold, Koenig e Bjornstad, 2004). Dizemos que um sistema está em estado sincronizado se todas as subpopulações (sítios ou fragmentos) possuírem o mesmo número de indivíduos, porém a densidade populacional não se mantém constante ao longo do tempo, (Giordani e Silva, 2007).

Dentre as definições de sincronia, temos a sincronização completa que, de acordo com Liebhold, Koenig e Bjornstad (2004), ocorre quando as oscilações de duas subpopulações juntam-se, tornando-se idênticas com nenhuma distância as separando. Isto é, as populações em todos os sítios evoluem no tempo com mesma amplitude e fase.

Agora, daremos atenção ao conceito de sincronização de fase. Tal conceito tem sido amplamente empregado para explicar sincronização de complexos osciladores tanto em observações quanto em modelos de comunidades ecológicas (Cazelles e Stone, 2003). Dizemos que duas populações estão com sincronia de fase se existe periodicidade ou sincronia entre os seus componentes de fase, embora suas amplitudes associadas podem permanecer sem correlação. Notamos que, apesar das duas populações apresentarem picos no mesmo tempo, os valores máximos não têm

necessariamente a mesma magnitude. Então, o fato de termos sincronia de fase não significa que temos sincronização completa.

Na figura 1.1, seguem dois gráficos exemplificando a sincronização completa (a) e a sincronia de fase (b). Para isso, utilizamos o modelo proposto por Jansen (1995) que é uma versão para duas subpopulações do modelo de Lotka-Volterra, em que dois sítios estão acoplados através do processo migratório. Consideramos  $N_i$  e  $P_i$  as densidades para as presas e predadores, respectivamente, no sítio  $i$ , tal que  $i = 1, 2$ ,  $r$  a taxa de crescimento da população de presas na ausência de predadores,  $\mu$  a taxa de mortalidade do predador e  $dn$  e  $dp$  são as taxas de migração da presa e do predador.

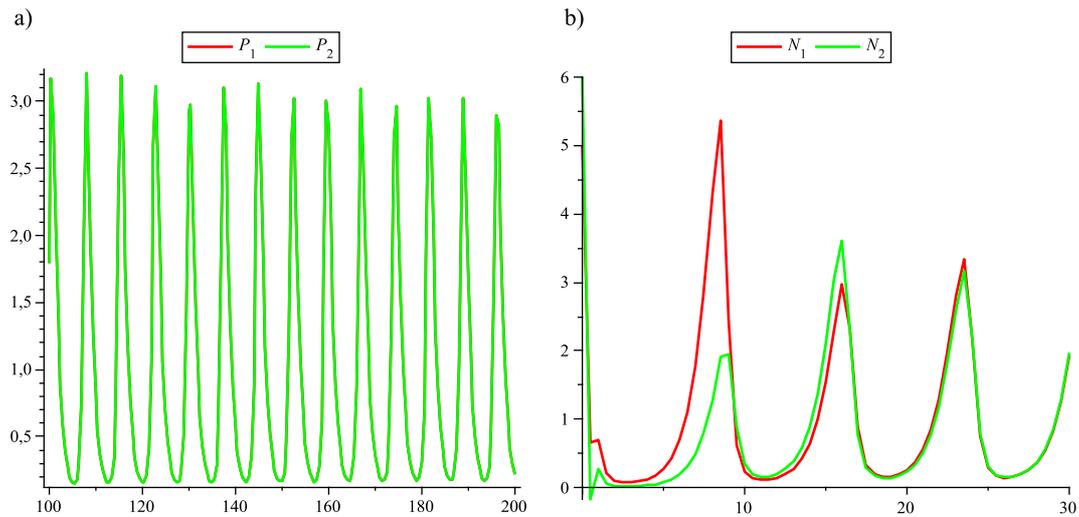


Figura 1.1: Gráficos referentes à: a) sincronização completa, com as condições iniciais  $P_1(0) = 4$ ,  $P_2(0) = 5$  e  $r = 1$ ,  $\mu = 1$ ,  $dp = 0,1$  e  $dn = 0$ , b) sincronia de fase, com as condições iniciais  $N_1(0) = 5$ ,  $N_2(0) = 6$  e  $r = 1$ ,  $\mu = 1$ ,  $dp = 1,1$  e  $dn = 0,001$ .

A indentificação de sincronização entre duas populações pode não ser uma tarefa simples. De acordo com Cazelles e Stone (2003), estudos enfatizam que, em alguns casos, a floresta de *Lepidoptera* permanecia em sincronia mesmo quando todas as populações não atingiam simultaneamente densidade superior em cada ciclo. Assim, identificar com sucesso os sinais de sincronia em dados ecológicos

e ambientais não é uma questão trivial, e, para facilitar tal identificação, fez-se uso de medidas de sincronia.

Essas medidas de sincronia quantificam como as séries temporais tendem a flutuar na mesma direção e no mesmo tempo. Estudos de Liebhold, Koenig e Bjornstad (2004) e Cazelles e Stone (2003) nos apresentam a análise de fase como um método que torna possível estudar sincronias fracas e imperfeitas, as quais são comumente encontradas na biologia de populações. Já a análise pelo coeficiente de correlação é menos sensível na detecção de sincronia quando as irregularidades das amplitudes mascaram oscilações periódicas.

A sincronia de populações pode envolver populações disjuntas de mesma espécie ou de espécies diferentes, tais como predador-presa, e em diferentes escalas espaciais - local, regional e continental (Liebhold, Koenig e Bjornstad (2004) e Cazelles e Stone (2003)). A sincronia espacial é comum entre populações próximas e geralmente diminui à medida que aumenta a distância entre as populações.

Identificamos três mecanismos que podem desencadear a sincronia em dinâmicas de populações:

- dispersão entre as populações;
- efeito Moran;
- interações tróficas com populações de outras espécies que estão sincronizadas.

O primeiro mecanismo citado é o processo da dispersão, que possui influência direta na dinâmica, visto que, populações conectadas pela dispersão tendem a flutuar de forma síncrona porque o aumento da densidade de um sítio produz emigrantes para os sítios vizinhos, reduzindo a heterogeneidade das flutuações populacionais locais (Ribeiro et al., 2007). Portanto, a dispersão entre populações promove a redução do tamanho de populações relativamente grandes e, conseqüentemente, o aumento de populações relativamente pequenas.

Como a dispersão está muitas vezes restrita localmente e é dependente da distância, esperamos que as populações exibam um forte decaimento na sincronia, conforme aumenta a distância entre elas, mostrando uma relação negativa entre o nível de sincronia e a distância. Porém, é possível encontrar exemplos de sincronia entre populações separadas por grandes áreas geográficas, mostrando que o grau de sincronia independe da distância. Por exemplo, podemos citar a ocorrência de flutuações sincronizadas de populações de ovinos em duas ilhas, do arquipélago *St Kilda* (Cazelles e Stone, 2003). Pela distância, a sincronia observada na população tem origem provavelmente nas flutuações ambientais (tempestades de março e as temperaturas de abril), mais do que pelos efeitos da dispersão.

O outro mecanismo que está ligado a fatores exógenos é conhecido por efeito Moran. Esse efeito sugere que duas populações reguladas pelos mesmos fatores dependentes da densidade tendem a flutuar em sincronia sob a influência indireta de variações ambientais comuns (Ribeiro et al., 2007). Essas variações podem ocorrer em grandes escalas espaciais, tais como os efeitos do El Niño e as variações climáticas no Atlântico Norte (NAO) (Cazelles e Stone, 2003). O efeito do El Niño, por exemplo, tem sido relacionado com as oscilações da epidemia da cólera em Bangladesh (Cazelles e Stone, 2003). No hemisfério norte, as variações climáticas no Atlântico Norte (NAO) influenciam tanto dinâmicas ecológicas no sistema terrestre, relacionada à sobrevivência da população de ovinos, quanto aquático, sincronizando plânctons em lagos europeus.

Existem fortes evidências mostrando que processos ecológicos e populacionais são afetados por flutuações climáticas. Em Cazelles e Stone (2003), encontramos alguns exemplos, como os de dinâmicas de populações de lincês que são compatíveis com a estrutura regional, a qual é causada por características climáticas ou de dinâmicas de populações de pássaros no sul da Noruega, também afetadas pelas variações climáticas.

Finalmente, o mecanismo ligado a interações tróficas. Inicialmente, mencionamos que o clima não é o único fator exógeno (influência indireta) que

pode sincronizar populações. Algumas espécies podem ser sincronizadas através de flutuações síncronas em populações que estão em um diferente (maior ou menor) nível trófico. Estudos de Liebhold, Koenig e Bjornstad (2004) mostraram que certas condições de sincronia espacial entre populações de uma única espécie podem ser propagadas para populações de outras espécies na cadeia alimentar. Referências de Liebhold, Koenig e Bjornstad (2004) demonstraram teoricamente que há propagação de sincronia entre populações que estão troficamente ligadas, mesmo quando a dinâmica dependente da densidade é diferente.

Vale mencionar que processos comunitários e interações tróficas podem ocasionar a sincronização a nível local ou global nas populações de presas ou de hospedeiros, devido à interação entre os diferentes níveis tróficos (por exemplo, predador-presa ou parasita-hospedeiro). Além disso, interações interespecíficas, como predação e doenças, podem estar ligadas à sincronização por estarem impondo uma fonte comum de mortalidade no sistema (Earn, Levin e Rohani, 2000).

Um dos grandes problemas dos ecologistas é ligar teoria e realidade, uma vez que, embora consigam identificar os mecanismos causadores da sincronia em modelos, essa tarefa se torna árdua quando buscam a identificação dos processos dominantes de populações sincronizadas naturalmente. Isso ocorre porque os três mecanismos citados acima produzem efeitos idênticos entre as populações, dificultando assim as suas distinções.

A importância da investigação das causas de flutuações síncronas em dinâmica de população é devido ao risco de extinção em metapopulações aumentar com a sincronização, trazendo consequências desagradáveis a longo prazo para o manejo e conservação de espécies nos sítios.

Quando nos deparamos com uma metapopulação formada por vários sítios, os quais possuem as condições necessárias para a reprodução e sobrevivência das espécies, e a sincronia ocorre sem dispersão, temos um grande risco de extinção, pois tais fragmentos não podem ser recolonizados. Isso porque, além desses sítios

estarem cercados por um ambiente hostil e inadequado para a conservação da população, há um grande isolamento entre eles. Em contraponto, a criação dos corredores de conservação facilitariam a circulação entre sítios isolados.

Uma das maneiras de reduzirmos a extinção local é através do "efeito resgate" de populações isoladas, que foi definido há 25 anos (Liebhold, Koenig e Bjornstad (2004)). Se uma população é extinta em um sítio enquanto que nos outros é mantido em número significativo, o "efeito resgate" poderá impedir a extinção global. Ou seja, após extinções locais, a dispersão a partir de outros sítios leva à colonização dos sítios vazios. Agora, se a extinção ocorrer em todos os sítios simultaneamente, então tal resgate se torna impossível. Logo, a sincronia na dinâmica populacional se torna perigosa para espécies que pretendemos conservar.

Uma das mais populares estratégias para mantermos populações e conservar a biodiversidade em fragmentos é a criação de corredores, que têm por função conectar sítios isolados. Os corredores de conservação podem ter um efeito desejado ao promover resgate, mas podem ter efeitos indesejáveis ao sincronizar períodos de baixa densidade em diferentes sítios, tornando a população mais susceptível a "maus anos" e ao efeito Allee (Earn, Levin e Rohani, 2000). Assim, os efeitos dos corredores de conservação a longo prazo, são incertos.

Na figura 1.2, (Yirdaw, 2009), temos, em vermelho, a criação de um corredor de conservação que tem por finalidade conectar sítios isolados. E na figura 1.3, (Kirchheim e Chapla, 2009), temos um exemplo de corredor de conservação, chamado corredor fluvial, que são florestas ribeirinhas que, quando possuem uma estrutura adequada, permitem a dispersão de espécies de um sítio a outro.

Devemos considerar que, com o aumento da conectividade, aumentamos a possibilidade da sincronização em populações locais e, com isso, o risco de extinção global. Para termos uma extinção global da população, as subpopulações deverão oscilar de forma sincronizada, visto que a extinção da população total ocorrerá se todas as subpopulações se extinguiem simultaneamente (Giordani e Silva, 2005).

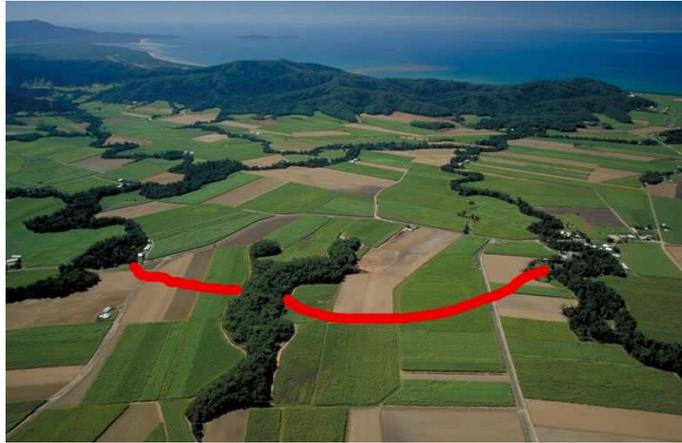


Figura 1.2: Corredores de conservação conectando sítios.



Figura 1.3: Exemplo de um corredor de conservação.

Em vista disso, Earn, Levin e Rohani (2000) descrevem uma forma de fazer previsões quantitativas sobre o sucesso dos corredores de conservação e, mais genericamente, as políticas que afetam os padrões de circulação das espécies ameaçadas. Assim, através de um determinado comportamento de dispersão podemos determinar a probabilidade de ocorrerem flutuações síncronas em espécies abundantes e a correspondente probabilidade da extinção local e global.

Nesse contexto, este trabalho analisará a relação entre migração com dependência temporal em um modelo metapopulacional e a sincronização de órbitas caóticas. No capítulo 2, supomos a migração com dependência da densidade, revendo trabalhos anteriormente publicados (Giordani (2006), Rempel (2007) e Silva, Castro e Justo (2001)), sobre dinâmica de populações. Inicialmente, consideramos o modelo local estável, e encontramos as condições para que a migração dependente da densidade, cause instabilidade no sistema. E, para finalizar esse capítulo, segue o critério de estabilidade do atrator síncrono para uma metapopulação com um número de sítios arbitrário, conectados por um mecanismo de migração dependente da densidade.

Nos capítulos 3 e 4, supomos que as populações estão conectadas pela dispersão dependente do tempo. Nesses capítulos, através do modelo metapopulacional, cujo processo migratório depende de um fator externo, iremos obter um critério para a estabilidade assintótica local das soluções sincronizadas e realizaremos simulações baseadas no critério obtido. No capítulo 3, consideramos que em cada ciclo, uma fração de indivíduos, com dependência temporal, migra. E, no capítulo 4, uma fração constante de indivíduos de cada sítio migra, e a chegada obedece a distribuição dependente do tempo.

## 2 O EFEITO CAUSADO PELA MIGRAÇÃO COM DEPENDÊNCIA DA DENSIDADE EM METAPOPULAÇÕES

Os efeitos da migração em modelos de dinâmica metapopulacional têm despertado o interesse de muitos pesquisadores. Para o estudo de tais efeitos, a migração pode ser modelada através de duas formas: dependente ou independente da densidade. Neste capítulo, iremos supor a migração dependente da densidade. Podemos notar a relevância do fator dependente da densidade na dinâmica populacional, quando nos reportamos à variedade de espécies naturais, que contemplam desde uma variedade de invertebrados até mamíferos e pássaros (veja Giordani (2006)), que têm a sua taxa de migração influenciada pela densidade populacional.

Os efeitos causados pela migração, com dependência na densidade, que veremos a seguir, dizem respeito a instabilidades induzidas pela migração e à estabilidade do estado síncrono.

De acordo com Rempel (2007), a instabilidade induzida pela migração é determinada quando um sistema de reação-difusão exibe instabilidade causada pela difusão, se o estado estacionário homogêneo for estável para pequenas perturbações na ausência de difusão, mas instável quando a difusão está presente. No contexto biológico, podemos fazer um paralelo do sistema de reação-difusão com um sistema em que as espécies interagem e dispersam.

Como iremos trabalhar com uma única espécie, tomaremos o conceito de instabilidade induzida pela migração um pouco diferente. Verificaremos essa instabilidade no sistema se para populações de uma única espécie isoladas existe estabilidade do equilíbrio homogêneo, mas quando há migração esse equilíbrio torna-se instável.

O estudo da estabilidade do estado síncrono tem um propósito maior do que verificar o que acontece com o sistema, que é prever a probabilidade da

população se extinguir, já que as dinâmicas síncronas estão diretamente relacionadas com a extinção. Lembremos ainda, que sincronismo neste caso significa que as populações em todos os sítios evoluem no tempo com a mesma amplitude e fase (sincronização completa).

Neste capítulo, veremos alguns resultados (como por exemplo de Giordani (2006), Rempel (2007) e Silva, Castro e Justo (2001)), publicados recentemente sobre a dinâmica de metapopulações. Inicialmente na seção 2.1, apresentaremos o modelo que descreve a dinâmica da metapopulação e como ocorre esse processo. Na seção 2.2, mostraremos as condições que devem ser satisfeitas para que a migração dependente da densidade cause instabilidade no sistema, considerando o modelo isolado estável, e veremos ainda outros resultados sobre a dinâmica de metapopulações. Para finalizar o capítulo, na seção 2.3, descreveremos o critério de estabilidade do atrator síncrono para uma metapopulação com um número de sítios arbitrário, conectados por um mecanismo de migração dependente da densidade.

## 2.1 O Modelo

Inicialmente, consideramos uma população composta de indivíduos, de uma única espécie, distribuída em  $n$  sítios idênticos isolados, numerados por  $1, 2, 3, \dots$ . A dinâmica local para cada sítio  $i$  é dada por:

$$x_{t+1}^i = f(x_t^i), \quad (2.1)$$

onde  $x_t^i$  é o número de indivíduos no sítio  $i$  e no tempo  $t = 0, 1, 2, \dots$ , e  $f$  é uma função suave, com valores não negativos, que descreve os processos de reprodução e sobrevivência da espécie. Admitiremos que nesse modelo local não há sobreposição de gerações.

Cada um desses sítios está cercado por um ambiente hostil e totalmente inadequado para a reprodução e sobrevivência, assim a metapopulação é o conjunto destas populações, ditas locais. Consideramos que cada indivíduo passa por duas etapas durante a sua vida. Inicialmente, a população em cada geração está su-

jeita à dinâmica local, que envolve os mecanismos de reprodução e sobrevivência, descrito em (2.1). Na sequência da dinâmica local, temos a migração. Supomos que o processo da migração é de curta duração e, portanto, admitimos que é 100% bem sucedido, ou seja, não há morte de indivíduos durante tal evento. Segundo Silva, Castro e Justo (2001), a separação desses dois processos é visto como uma estratégia para evitarmos armadilhas referentes às diferentes escalas de tempo desses mecanismos.

Agora, vamos nos deter na conexão dos vários sítios isolados. A ligação entre tais sítios é feita através dos movimentos migratórios dos indivíduos, considerando que a migração ocorre igualmente para todos os vizinhos. Seja  $\mu(x_t^i)$  a fração densidade populacional que parte do sítio  $i$ , no instante  $t$ . A quantidade de migrantes, a cada geração, é determinada pelo parâmetro  $\mu$ , que depende apenas da densidade local  $x$ , e é dado por uma função suave ou suave por partes, definida em  $[0, \infty)$ , satisfazendo  $0 < \mu(x) < 1$ ,  $\forall x$  e  $\mu(0) = 0$ .

Definimos  $\phi(x) = x\mu(x)$ , onde  $\phi(x)$  representa a densidade exata de migrantes em cada sítio, ou ainda  $\phi(f(x_t^i)) = f(x_t^i)\mu(f(x_t^i))$  que se refere à densidade da população que parte do sítio  $i$ , no final do tempo  $t$ . Desses indivíduos, a proporção  $c_{ij}$  chegará no sítio  $j$ , no início do passo de tempo  $t + 1$ . A fração de indivíduos  $c_{ij}$  será determinada de acordo com a topologia da rede.

Consideraremos a topologia da rede, isto é, dado um sítio determinaremos para quais sítios vizinhos os indivíduos deste podem migrar, ressaltando que, a cada geração, a migração só irá ocorrer após o processo de reprodução e sobrevivência. Supomos para cada sítio  $i$ , que uma fração  $m_{ij}$  migra do sítio  $i$ , para o sítio  $j$ . Essa fração pode depender da densidade local  $x_t^i$  e/ou da densidade do sítio de destino  $x_t^j$ . Neste caso, estaremos admitindo a dependência da densidade local.

Para determinarmos as vizinhanças do sítio  $i$ , consideramos todos os sítios da rede que migram para este sítio  $i$ , podendo ser definida por:

$$Viz(i) = \{j : m_{ij} \neq 0\}. \quad (2.2)$$

Uma prática bastante comum que iremos admitir, é o uso de interações simétricas, ou seja,  $m_{ij} = m_{ji}$ .

Na figura 2.1 exemplificamos a migração entre dois sítios, sendo a dinâmica populacional local definida por  $x_{t+1}^1 = f(x_t^1)$  e  $y_{t+1}^2 = f(y_t^2)$ . Supomos que, a cada geração, após o processo de reprodução e sobrevivência, uma fração  $\mu(x_t^1)$  de indivíduos deixa o sítio 1 e migra para o sítio 2 e a mesma fração  $\mu(y_t^2)$  deixa o sítio 2 e migra para o sítio 1. Desse modo, estamos supondo a dispersão simétrica e a mesma dinâmica para ambos os sítios.

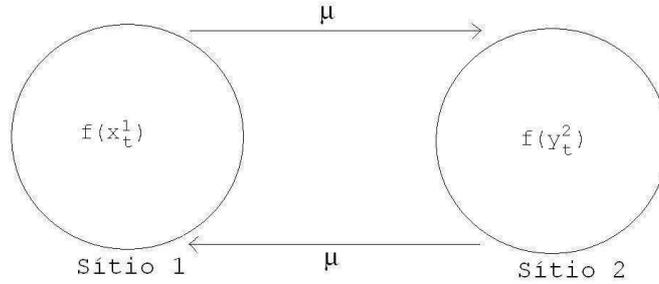


Figura 2.1: Migração entre dois sítios.

Assim, podemos definir as equações que descrevem a dinâmica:

$$\begin{aligned} x_{t+1}^1 &= (1 - \mu(f(x_t^1)))f(x_t^1) + \mu(f(y_t^2))f(y_t^2) \\ y_{t+1}^2 &= (1 - \mu(f(y_t^2)))f(y_t^2) + \mu(f(x_t^1))f(x_t^1), \end{aligned} \quad (2.3)$$

para  $t = 0, 1, \dots$ . O primeiro termo do lado direito nas equações em (2.3) representa os indivíduos que permanecem em um dado sítio, no tempo  $t$ , enquanto que o segundo termo representa os indivíduos migrantes que chegam neste sítio, no tempo  $t$ .

Agora, generalizando (2.3) para  $n$  sítios, a dinâmica metapopulacional é descrita por:

$$x_{t+1}^i = [1 - \mu(f(x_t^i))]f(x_t^i) + \sum_{j \in \text{Viz}(i)} c_{ij} \mu(f(x_t^j))f(x_t^j), \quad \forall i = 1, 2, \dots, n, \quad (2.4)$$

onde  $\text{Viz}(i)$  é a vizinhança do sítio  $i$ , como definido em (2.2). Temos novamente no primeiro termo do lado direito, a quantidade de indivíduos que permanecem no sítio

$i$ , enquanto que o segundo termo representa a soma dos migrantes que chegam ao sítio  $i$ . Como visto anteriormente, a densidade de indivíduos que deixa o sítio  $j$ , no final do instante  $t$  é  $\mu(f(x_t^j))f(x_t^j)$ . Desses indivíduos,  $c_{ij}$  são os elementos da matriz  $C$ ,  $n \times n$ , de configuração da rede, que representam a proporção dos indivíduos que chegarão no sítio  $i$ , no início do instante  $t + 1$ , onde  $0 \leq c_{ij} \leq 1, \forall i, j = 1, 2, \dots, n$  e  $c_{ii} = 0$ . Assim, a fração que migra do sítio  $i$  para o sítio  $j$ , dada por  $m_{ij}$ , será  $m_{ij} = c_{ij}\mu$ . E ainda, como admitimos o processo de migração 100% bem sucedido,  $\sum_{i=1}^n c_{ij} = 1$ , todos os indivíduos que partem de um sítio  $j$ , chegarão em um sítio  $i$ ,  $\forall j = 1, 2, \dots, n$ .

Como  $\phi(f(x_t^i)) = \mu(f(x_t^i))f(x_t^i)$ , podemos escrever (2.4) em termos de  $\phi(f(x_t^i))$ :

$$x_{t+1}^i = f(x_t^i) - \phi(f(x_t^i)) + \sum_{j \in Viz(i)} c_{ij}\phi(f(x_t^j)), \quad \forall i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.5)$$

Já que o termo  $c_{ij}$  depende da  $Viz(i)$  escolhida, precisamos definir a topologia da rede, ou seja, para quais sítios os indivíduos podem e devem migrar, e a procedência dos indivíduos que chegam em um determinado sítio. De acordo com Silva, Castro e Justo (2001), para evitarmos efeitos de fronteira, nós consideramos as condições de contorno periódicas, ou seja, redes na forma de anéis cíclicos ou superfícies toroidais. Neste estudo, faremos uso de redes na forma de anéis cíclicos.

Segundo Silva, Castro e Justo (2001), para as redes unidimensionais (ver figura 2.2), consideramos um anel com  $n$  sítios, onde a migração só irá ocorrer para os  $2N$  sítios vizinhos, ou seja,  $N$  para a esquerda e  $N$  para a direita.

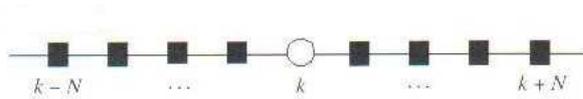


Figura 2.2: Vizinhança de um sítio  $k$ , para uma rede unidimensional.

Assim, para as redes na forma de anéis cíclicos, a vizinhança de um sítio  $i$  é definida como o conjunto:

$$Viz(i) = \{i + j : j = -N, \dots, N, j \neq 0\}. \quad (2.6)$$

E admitimos, como em Silva, Castro e Justo (2001), que a vizinhança é simétrica. Assim  $i \in Viz(j) \Leftrightarrow j \in Viz(i)$ .

Como a migração é permitida para os  $2N$  sítios próximos, quando conectamos o sítio 1 ao sítio  $n$ , teremos um anel. Portanto, o número de vizinhos de um sítio  $i$  é determinado por  $\#Viz(i) = 2N$ , sendo  $N$  o raio da vizinhança. Se  $N = 1$ , temos a migração apenas para os vizinhos adjacentes, então dizemos que a conexão é local.

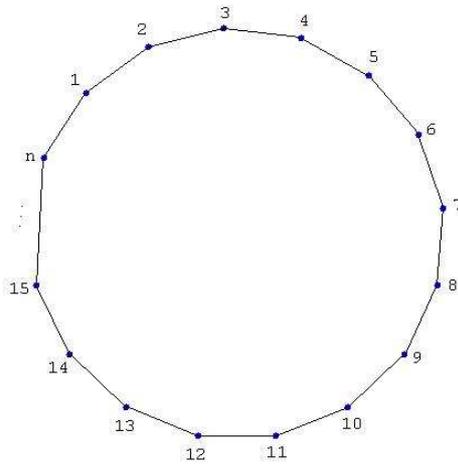


Figura 2.3: Vizinhança do tipo anel cíclico, com  $N = 1$  (conexão local).

Em (2.7), podemos visualizar a matriz de conexão, referente à conexão local:

$$C_L = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{2} & 0 & \dots & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \dots & 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix}, \quad (2.7)$$

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

Agora, se a migração ocorrer para todos os vizinhos, dizemos que a migração é global.

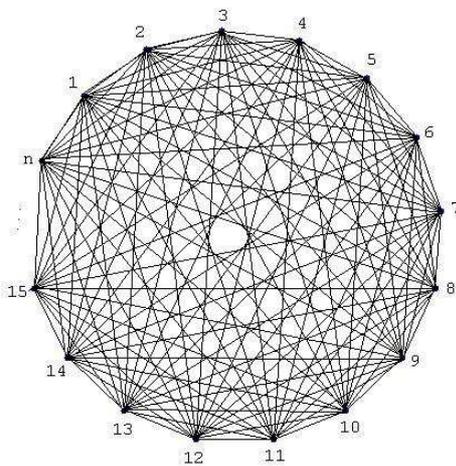


Figura 2.4: Vizinhança do tipo anel cíclico, com conexão global.

E em (2.8), visualizamos a matriz conexão, referente à conexão global:

$$C_G = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{n-1} & \frac{1}{n-1} & \cdots & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & 0 & \ddots & \cdots & \vdots \\ \vdots & \ddots & 0 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \cdots & \ddots & \ddots & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & \cdots & \cdots & \frac{1}{n-1} & 0 \end{pmatrix}, \quad (2.8)$$

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

Para as redes bidimensionais, as vizinhanças mais utilizadas são as de Moore e de Von Neumann. A vizinhança de Moore (ver figura 2.5) é dada por

$$Viz(k, l) = \{(k + i, l + j) : -N \leq i, j \leq N; (i, j) \neq (0, 0)\}, \quad (2.9)$$

onde o número de vizinhos de um dado sítio  $(k, l)$  fixo é dado por  $\#Viz(k, l) = 4N(N + 1)$ .

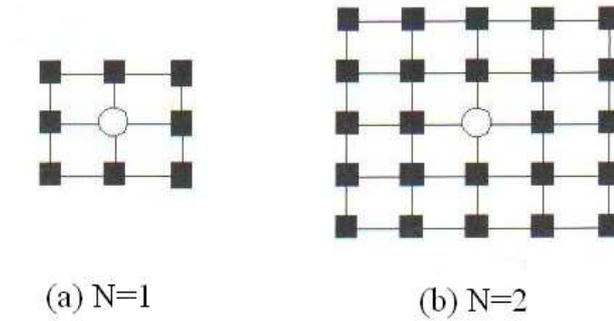


Figura 2.5: Vizinhanças de Moore para uma rede bidimensional: (a)  $N = 1$ , (b)  $N = 2$ .

A vizinhança do tipo Von Neumann (ver figura 2.6) é dada pelo conjunto:

$$Viz(k, l) = \{(k + i, l + j) : 0 < |i| + |j| \leq N; (i, j) \neq (0, 0)\}, \quad (2.10)$$

onde o número de vizinhos de um dado sítio  $(k, l)$  é dado por  $\#Viz(k, l) = 2N(N+1)$ .

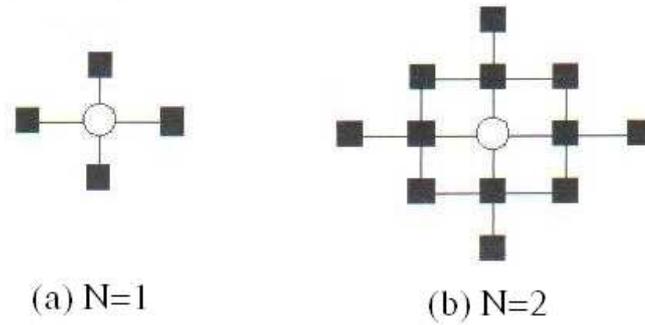


Figura 2.6: Vizinhanças de Von Neumann para uma rede bidimensional: (a)  $N = 1$ , (b)  $N = 2$ .

## 2.2 A Instabilidade Causada Pela Migração

A seguir, verificaremos quais são as condições para que a migração, dependente da densidade, cause instabilidade no sistema descrito anteriormente. Tal estudo será uma extensão dos trabalhos desenvolvidos por Giordani (2006), Rempel (2007) e Silva, Castro e Justo (2001).

Baseado no modelo (2.4), consideramos o sistema:

$$x_{t+1}^i = f(x_t^i) - \phi(f(x_t^i)) + \sum_{j=1}^n c_{ij} \phi(f(x_t^j)). \quad (2.11)$$

Admitimos o ponto de equilíbrio,  $f(x^*) = x^*$ , do modelo local isolado:

$$x_{t+1}^i = f(x_t^i). \quad (2.12)$$

Agora, determinamos que o ponto-fixo  $f(x^*) = x^*$  é estável, ou seja, o equilíbrio  $x^*$  será estável se, e somente se,  $|f'(x^*)| < 1$ . O próximo passo será analisar nessa região

dos parâmetros, a estabilidade do equilíbrio homogêneo. Supomos que  $f$  possua um único ponto de equilíbrio positivo, isto é,  $f(x^*) = x^* > 0$ . Assim, segundo Giordani (2003) e Silva, Castro e Justo (2001), descreveremos a seguir a condição para que o sistema acoplado (2.11), possua um único equilíbrio homogêneo não-trivial, dado por  $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$ , onde  $x^* > 0$ . Para tal, enunciaremos o teorema descrito em Giordani (2003).

**Teorema 2.2.1.** *O sistema (2.11) possui um único equilíbrio homogêneo não trivial dado por  $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$ , onde  $x^* = f(x^*) > 0$  se, e somente se,*

$$\sum_{j=1}^n c_{ij} = 1, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.13)$$

Portanto a condição  $\sum_{j=1}^n c_{ij} = 1, \forall i$  é necessária e suficiente para a existência do equilíbrio homogêneo positivo. Desta forma, ao supormos  $\sum_{i=1}^n c_{ij} = 1, \forall j = 1, 2, \dots, n$  para que não haja perda de indivíduos durante o processo de migração e  $\sum_{j=1}^n c_{ij} = 1$  para a existência do equilíbrio homogêneo não trivial, temos que a matriz  $n \times n$ ,  $C = [c_{ij}]$ , de configuração da rede, é duplamente estocástica.

Na sequência, faremos o estudo da estabilidade de  $X^*$  pelo procedimento padrão da linearização. Para tal, linearizamos o sistema (2.11),  $X_{t+1} = F(X_t)$ , em torno do equilíbrio homogêneo não trivial  $X^*$ , e obtemos:

$$\Delta_{t+1} = DF(X^*)\Delta_t, \quad (2.14)$$

onde  $DF(X^*)$  é a matriz Jacobiana do sistema aplicada no equilíbrio homogêneo não trivial e  $\Delta_t$  representa uma pequena perturbação do equilíbrio.

Assim, a matriz Jacobiana  $J$ , aplicada no equilíbrio homogêneo não trivial é:

$$J(X^*) = \begin{pmatrix} (1 - \phi'(f(x^*)))f'(x^*) & c_{12}\phi'(f(x^*))f'(x^*) & \dots & c_{1n}\phi'(f(x^*))f'(x^*) \\ c_{21}\phi'(f(x^*))f'(x^*) & (1 - \phi'(f(x^*)))f'(x^*) & \dots & c_{2n}\phi'(f(x^*))f'(x^*) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ c_{n1}\phi'(f(x^*))f'(x^*) & c_{n2}\phi'(f(x^*))f'(x^*) & \dots & (1 - \phi'(f(x^*)))f'(x^*) \end{pmatrix}, \quad (2.15)$$

ou ainda:

$$J(X^*) = f'(x^*)M, \quad (2.16)$$

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

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

De acordo com (2.16), os autovalores de  $J(X^*)$  são:

$$f'(x^*)\lambda_i, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (2.17)$$

onde  $\lambda_i$  são os autovalores da matriz  $M$ .

Podemos ainda, escrever  $J(X^*)$  da seguinte maneira:

$$J(X^*) = f'(x^*)(I - \phi'(x^*)B), \quad (2.18)$$

onde  $I$  é a matriz identidade  $n \times n$  e  $B$  é a matriz,  $n \times n$ , que segue:

$$B = \begin{pmatrix} 1 & -c_{12} & -c_{13} & \dots & -c_{1n} \\ -c_{21} & 1 & -c_{23} & \dots & -c_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \dots & \vdots \\ -c_{(n-1)1} & -c_{(n-1)2} & \dots & 1 & -c_{(n-1)n} \\ -c_{n1} & -c_{n2} & -c_{n3} & \dots & 1 \end{pmatrix}, \quad (2.19)$$

sendo a matriz  $B$  dependente da conexão entre os sítios,  $C = [c_{ij}]$ , pois  $B = I - C$ .

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

$$\lambda_i = f'(x^*)(1 - \beta_i \phi'(x^*)), \quad i = 0, 1, 2, \dots, n-1, \quad (2.20)$$

onde  $\beta_i$  são os autovalores da matriz  $B$ .

Observe que, considerando  $b_{ij}$  os elementos da matriz  $B$ ,  $\sum_{i=1}^n c_{ij} = 1$  e (2.19), temos:

$$\sum_{i=1}^n b_{ij} = 1 - \sum_{i=1}^n c_{ij} = 1 - 1 = 0, \quad (2.21)$$

para  $i = 1, 2, \dots, n$ . Deste modo, verificamos que  $\lambda = 0$  é um autovalor da matriz  $B$ , associado ao autovetor  $1 = (1, 1, \dots, 1)^T$ , já que:

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

Para que o sistema permaneça estável,  $\max |\lambda_i| < 1$ . Já para que o sistema torne-se instável,  $\max |\lambda_i| > 1$ . Assim temos:

$$\max |\lambda_i| = \max |f'(x^*)(1 - \phi'(x^*)\beta_i)| = |f'(x^*)| \max |1 - \phi'(x^*)\beta_i|. \quad (2.22)$$

O teorema de Gershgorin, (Lancaster e Tismenetsky, 1985), nos diz que:

Se  $A \in C, n \times n$ , onde  $a_{jk}$  denota os elementos de  $A$  para  $j = 1, \dots, n$ ,  $k = 1, \dots, n$ , e

$$\rho_j = \sum_k |a_{jk}|, \quad (2.23)$$

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

$$\{z : |z - a_{jj}| \leq \rho_j\}, \quad (2.24)$$

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

Considerando a matriz  $B$ , observamos que  $\rho_j = 1$  e  $a_{jj} = 1, \forall j$ . Assim todos os autovalores de  $B$  estão em um disco de raio 1 e centro  $(1, 0)$  no plano complexo. Supondo que a matriz de conexão  $C = [c_{ij}]$  seja simétrica,  $B$  também será simétrica e assim os autovalores  $\beta_i$  serão reais, ou seja,  $0 \leq \beta_i \leq 2$ . Como visto anteriormente que 0 é um autovalor, logo será o menor deles e, portanto, podemos ordená-los de forma crescente:  $0 = \beta_0 < \beta_1 < \dots < \beta_{n-1} \leq 2$ .

Assim, de acordo com o trabalho de Rempel (2007),  $X^*$  será estável se:

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

E conseqüentemente  $X^*$  será instável se:

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

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

De acordo com Silva, Castro e Justo (2001), a dispersão simétrica para os vizinhos próximos, nos permite determinar a estabilidade do equilíbrio homogêneo, do sistema acoplado, em termos da taxa de crescimento do número de migrantes em cada sítio, no equilíbrio local,  $\phi'(x^*)$ , e da taxa de mudança referente à função da dinâmica local, no equilíbrio local,  $f'(x^*)$ .

Diferente do trabalho de Silva, Castro e Justo (2001) e de Giordani e Silva (2004), em Rempel (2007) e Giordani (2006) é encontrada a região de instabilidade considerando  $\phi'(x^*)$  positivo e negativo. Assim, de acordo com Rempel (2007), isso significa que os indivíduos podem migrar pelos seguintes motivos:

1. Excesso de indivíduos que causa escassez de recursos para sobrevivência, no caso  $\phi'(x^*)$  positivo;
2. Escassez de indivíduos que tentam se agrupar na dificuldade de encontrar parceiros, no caso  $\phi'(x^*)$  negativo.

Em Giordani (2006) e Silva e Giordani (2008), foi verificada a possibilidade da instabilidade induzida pela migração ser gerada num sistema metapopulacional, porém de  $k$  espécies. Esses trabalhos consideram a dinâmica local, responsável pela reprodução e sobrevivência das  $k$  espécies, em diferentes formas: modelo com hierarquia e com estrutura etária.

No caso em que a dinâmica local apresenta  $k$  espécies com comportamento na forma hierárquica, significa que a espécie 1 depende unicamente dela mesma, a espécie 2 depende das espécies 1 e 2 e assim sucessivamente, tal que a espécie  $k$  depende das  $k$  espécies consideradas. A forma hierárquica pode ser caracterizada por vários fatores, dentre eles o clima, a quantidade de recursos para a sobrevivência, habilidades competitivas (primeira espécie é melhor competidora, enquanto que a última espécie envolvida apresenta o pior comportamento competitivo). Na natureza essa estrutura está presente, por exemplo, em espécies de cracas (crustáceos), em que indivíduos menos fortes são eliminados. Para esse caso, a migração dependente da densidade também pode desestabilizar um sistema previamente estável.

A outra dinâmica local do sistema, utilizada por Giordani (2006) e Silva e Giordani (2008), é dada por um modelo com estrutura etária, onde as  $k$  espécies representam as diferentes classes etárias. Em muitas espécies, reprodução, sobrevivência e movimentos são fatores que estão fortemente relacionados com a idade. Para esse caso, a migração dependente da idade e da densidade da classe etária, pode gerar instabilidade no sistema que, sem o acoplamento, é considerado estável.

Rempel (2007), definindo como topologia da rede os anéis cíclicos, faz uma comparação entre a região de estabilidade do modelo localmente conectado, ou seja, a migração ocorrendo para os vizinhos mais próximos, com a região de estabilidade do modelo globalmente conectado, no qual a migração de um sítio ocorre para todos os outros sítios da metapopulação. De acordo com seus resultados, pode-se concluir que, quando a conexão é maior, o sistema tem uma região de estabilidade maior.

Como visto anteriormente, a migração pode causar instabilidade no sistema. A instabilidade pode aparecer através da periodicidade ou até caos. Uma órbita caótica conforme Alligood, Sauer e Yorke (1996) é aquela que permanece em um comportamento instável para sempre. Em qualquer ponto de tal órbita, existem pontos próximos que se movem para pontos distantes uns dos outros. Esse comportamento se mantém e é quantificado pelo número de Lyapunov ou pelo expoente de Lyapunov. De acordo com Rempel (2007), a presença de órbitas caóticas está relacionada com determinados valores de  $r$ ,  $\alpha$  e  $\beta$ . Nesse trabalho (Rempel, 2007), a dinâmica local é a exponencial logística,  $f(x) = xe^{r(1-x)}$  e Beverton-Holt,  $f(x) = \frac{rx}{1+x}$ , onde  $r$  é a taxa de reprodução intrínseca da população, e  $\alpha$  e  $\beta$  foram utilizados para determinar a fração migratória, que considera que a migração pode ocorrer por excesso ou escassez de indivíduos (veja a figura 2.7), dada por:

$$\mu(x) = \frac{\alpha}{1 + e^{\beta(\gamma-x)}}, \quad (2.25)$$

onde  $\alpha$  é a fração máxima de dispersão,  $\beta$  descreve o quão abrupto é o crescimento ( $\beta > 0$ ) ou decréscimo ( $\beta < 0$ ) na taxa de dispersão e  $\gamma$  determina o ponto de inflexão de  $\mu(x)$ .

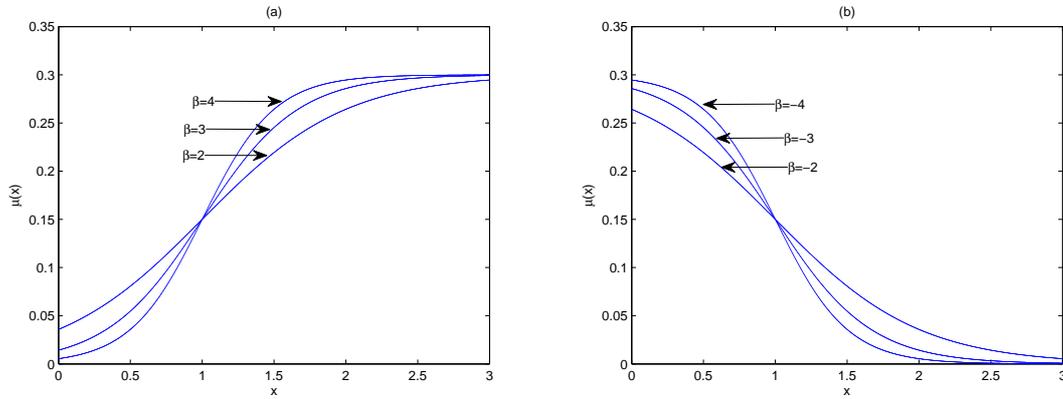


Figura 2.7: Gráfico da fração migratória  $\mu(x)$ , em função do tamanho da população,  $x$ , considerando  $\alpha = 0,3$ ,  $\gamma = 1$  e: (a)  $\beta > 0$ , (b)  $\beta < 0$ .

Para confirmarmos se uma órbita é caótica, calculamos o número de Lyapunov ou o expoente de Lyapunov. O número de Lyapunov é a taxa média de convergência ou divergência, por passo de tempo, de pontos próximos ao longo da evolução de suas órbitas. O expoente de Lyapunov é o logaritmo natural do número de Lyapunov. O número ou expoente de Lyapunov quantificam a dependência sensível às condições iniciais. De acordo com Alligood, Sauer e Yorke (1996), uma órbita caótica é definida pelo número de Lyapunov maior que um ou pelo expoente de Lyapunov maior que zero.

Para uma função suave,  $f$ , que mapeia a reta real  $\mathbb{R}$ , o número de Lyapunov,  $L(x_1)$ , de uma órbita  $\{x_1, x_2, \dots\}$  é definido por

$$L(x_1) = \lim_{n \rightarrow \infty} (|f'(x_1)| |f'(x_2)| \dots |f'(x_n)|)^{\frac{1}{n}},$$

se este limite existe. O expoente de Lyapunov,  $h(x_1)$ , é definido como

$$h(x_1) = \lim_{n \rightarrow \infty} \left( \frac{1}{n} \right) (\ln |f'(x_1)| + \ln |f'(x_2)| + \dots + \ln |f'(x_n)|),$$

se este limite existe. Note que  $h$  existe, se e somente se,  $L$  existe, e  $\ln L = h$ .

Em Rempel (2007), a instabilidade se apresenta através oscilações caóticas causadas pela migração, sendo observados atratores caóticos <sup>1</sup> (para 2 sítios) e padrões caóticos <sup>2</sup> (30 sítios). Considerando dois sítios e a dinâmica local dada tanto pela função exponencial logística quanto pela função de Beverton-Holt, concluímos que o aumento no valor da fração migratória máxima  $\alpha$ , ou seja, permitindo que uma maior quantidade de indivíduos migrem, determina uma região caótica mais expressiva. Resultado semelhante foi obtido por Giordani (2003), porém considerando 50 sítios e utilizando redes unidimensionais em anel e dinâmica local dada pela função exponencial logística. É razoável que isso aconteça, já que teremos uma grande quantidade de indivíduos interagindo. Todavia, quando aumentamos o número de sítios temos uma probabilidade menor de caos. Além disso, percebemos uma probabilidade maior de caos quando tratamos de uma migração devido à escassez de indivíduos ( $\beta < 0$ ). Outro ponto que também pode ser observado nos estudos de Rempel (2007), diz respeito à probabilidade maior de caos quando a dinâmica local tem uma aproximação oscilatória ao ponto-fixa, desde que a taxa de migração seja suficientemente alta.

### 2.3 Critério de Estabilidade do Estado Síncrono

Na seção anterior, trabalhamos com a instabilidade gerada pela migração dependente da densidade, ou seja, consideramos que o modelo de um único sítio era estável e verificamos as condições em que a migração causou instabilidade no sistema.

O critério de estabilidade do atrator síncrono, que descreveremos a seguir, apresentado em Rempel (2007), é válido para uma metapopulação com um número de sítios arbitrário, conectados pelo mecanismo de migração dependente

---

<sup>1</sup>De acordo com Alligood, Sauer e Yorke (1996), um atrator caótico é o conjunto atrator dos pontos de uma órbita caótica.

<sup>2</sup>Um padrão caótico é um padrão que apresenta comportamentos instáveis, não existindo a possibilidade de ser caracterizado como um comportamento fixo ou periódico.

da densidade. Lembremos que queremos analisar a estabilidade da solução caótica sincronizada.

O modelo que utilizaremos é o mesmo descrito em (2.1) o qual resulta no sistema (2.11). Faremos uso novamente da matriz conexão  $C = [c_{ij}]$  duplamente estocástica, isto é,  $\forall i, j, \sum_{i=1}^n c_{ij} = \sum_{j=1}^n c_{ij} = 1$  e  $c_{ii} = 0$ .

Dizemos que o sistema (2.11) está em sincronia, se a densidade de todos os sítios for a mesma, para todo o tempo  $t$ , isto é,

$$x_t^i = x_t, \quad \forall i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.26)$$

Substituindo (2.26) no sistema (2.11), obtemos:

$$x_{t+1}^i = f(x_t) - \phi(f(x_t)) + \sum_{j=1}^n c_{ij} \phi(f(x_t)) \quad \forall i = 1, 2, \dots, n.$$

Como  $\phi(f(x_t))$  não depende mais de  $j$ , segue:

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

e como  $\sum_{j=1}^n c_{ij} = 1$ :

$$\begin{aligned} x_{t+1}^i &= f(x_t) - \phi(f(x_t)) + \phi(f(x_t)) \\ x_{t+1}^i &= f(x_t). \end{aligned} \quad (2.27)$$

Assim, a dinâmica de cada sítio, no estado sincronizado, satisfaz (2.27), que é a dinâmica de um sítio isolado. Portanto, se houver sincronização, todas as populações oscilarão conforme o modelo local.

Em termos matemáticos, sincronização significa que a dinâmica do sistema descrito pela equação (2.4) está restrito a um subespaço invariante, que, neste caso, é a diagonal do espaço de fase. Por exemplo, para o caso bidimensional, onde temos as populações  $x^1$  e  $x^2$ , o subespaço invariante é a diagonal do diagrama de fase,  $x^1 = x^2$ . Uma órbita iniciada nesta reta permanece nela ao longo do tempo.

Agora, considere uma órbita sincronizada. O nosso objetivo é estudar a estabilidade local assintótica das soluções sincronizadas, isto é, determinar se as órbitas que iniciam próximas do estado sincronizado, a diagonal do espaço de fase, serão atraídas para esse estado. Para tal, linearizamos o sistema (2.11),  $X_{t+1} = F(X_t)$ , em torno da órbita sincronizada (2.26),  $\bar{X}_t = (x_t, \dots, x_t) \in \mathbb{R}^n$ , e encontramos:

$$\Delta_{t+1} = DF(\bar{X}_t)\Delta_t, \quad (2.28)$$

onde  $DF(\bar{X}_t)$  é a matriz Jacobiana do sistema, aplicado na órbita síncrona e  $\Delta_t$  representa uma pequena perturbação do estado sincronizado.

Calculando a matriz Jacobiana do sistema, obtemos:

$$J(x_t^i) = \begin{pmatrix} (1 - \phi'(f(x_t^1)))f'(x_t^1) & c_{12}\phi'(f(x_t^2))f'(x_t^2) & \dots & c_{1n}\phi'(f(x_t^n))f'(x_t^n) \\ c_{21}\phi'(f(x_t^1))f'(x_t^1) & (1 - \phi'(f(x_t^2)))f'(x_t^2) & \dots & c_{2n}\phi'(f(x_t^n))f'(x_t^n) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ c_{n1}\phi'(f(x_t^1))f'(x_t^1) & c_{n2}\phi'(f(x_t^2))f'(x_t^2) & \dots & (1 - \phi'(f(x_t^n)))f'(x_t^n) \end{pmatrix}, \quad (2.29)$$

que, aplicada na órbita sincronizada (2.26), segue:

$$J(x_t) = \begin{pmatrix} (1 - \phi'(f(x_t)))f'(x_t) & c_{12}\phi'(f(x_t))f'(x_t) & \dots & c_{1n}\phi'(f(x_t))f'(x_t) \\ c_{21}\phi'(f(x_t))f'(x_t) & (1 - \phi'(f(x_t)))f'(x_t) & \dots & c_{2n}\phi'(f(x_t))f'(x_t) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ c_{n1}\phi'(f(x_t))f'(x_t) & c_{n2}\phi'(f(x_t))f'(x_t) & \dots & (1 - \phi'(f(x_t)))f'(x_t) \end{pmatrix}. \quad (2.30)$$

Assim, podemos escrever  $J(x_t) = [\kappa_{i,j}(x_t)]$ , onde:

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

Desta forma,  $J(x_t)$  admite a seguinte representação:

$$J(x_t) = f'(x_t)(I - \phi'(x_t)B), \quad (2.31)$$

sendo  $I$  a matriz identidade e  $B$  a matriz definida em (2.19).

Ou ainda, se  $H_{\phi'(x_t)} = I - \phi'(x_t)B$ , então escrevemos:

$$J(x_t) = f'(x_t)H_{\phi'(x_t)}. \quad (2.32)$$

Iremos supor, sem perda de generalidade, que a matriz  $C = [c_{ij}]$  é irredutível, o que significa que não existem conglomerados isolados entre a conexão dos sítios, isto é, não temos nenhum subconjunto de sítios, isolados dos demais, agindo como uma metapopulação. Caso a matriz  $C = [c_{ij}]$ , fosse redutível, segundo Marcus e Ming (1964), poderíamos escrevê-la como uma soma direta de matrizes duplamente estocásticas, o que implicaria na possibilidade de estudar cada conglomerado separadamente.

Como admitimos que a matriz  $C = [c_{ij}]$  é irredutível, o teorema de Perron-Fröbenius, (Lancaster e Tismenetsky, 1985), garante que  $C$  possui um autovalor positivo, igual ao raio espectral de  $C$ , com multiplicidade algébrica igual a 1, no caso  $\lambda = 1$ , associado ao autovetor  $v = (1, \dots, 1)$ . Assim podemos decompor  $\mathbb{R}^n = v \oplus W$ , onde  $v = (1, \dots, 1)$  e  $W$  é o subespaço  $C$ -invariante de dimensão  $n - 1$ . Nessas condições,  $B$  pode ser escrito da seguinte forma:

$$B = Q \begin{pmatrix} 0 & \dots & 0 \\ \vdots & & \\ 0 & & A \end{pmatrix} Q^{-1}, \quad (2.33)$$

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

Agora, como  $H_{\phi'(x_t)} = I - \phi'(x_t)B$ , podemos escrever:

$$H_{\phi'(x_t)} = Q \begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & & & \\ \vdots & & & \\ 0 & & I - \phi'(x_t)A & \end{pmatrix} Q^{-1}. \quad (2.34)$$

Assim,  $\lambda = 1$  é um autovalor simples associado ao autovetor  $v = (1, \dots, 1)$ , que é a diagonal do espaço de fase, ou seja, o subespaço invariante restrito aos movimentos síncronos. Isto significa que as perturbações neste subespaço podem ocorrer livremente. Já as perturbações em  $I - \phi'(x_t)A$ , que são transversais ao espaço síncrono, deverão tender a zero, pois queremos verificar a estabilidade do estado síncrono.

Agora analisaremos o comportamento das perturbações transversais à órbita sincronizada. Para isso, substituímos (2.34) em (2.32) e obtemos:

$$J(x_t) = Q[f'(x_t)(I - \phi'(x_t)A)]Q^{-1}. \quad (2.35)$$

De acordo com (2.28), analisaremos a evolução de:

$$\Delta_{t+1} = f'(x_t)(I - \phi'(x_{t+1})A)\Delta_t, \quad (2.36)$$

onde  $I$  é a matriz identidade  $(n-1) \times (n-1)$  e  $\Delta_t$  é um vetor em  $\mathbb{R}^{n-1}$  que representa a perturbação transversal à órbita síncrona.

Supondo  $A$  diagonalizável,  $\exists S$  inversível, tal que:

$$A = SMS^{-1}, \quad (2.37)$$

onde  $M$  é a matriz diagonal dos autovalores  $\lambda_j$ , de  $A$ . Substituindo (2.37) em (2.36), obtemos:

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

e fazendo a seguinte mudança de variável

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

encontramos o seguinte sistema desacoplado:

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

Considerando um  $\tilde{\Delta}_0$ , segue que:

$$\begin{aligned} \tilde{\Delta}_1 &= f'(x_0)(I - \phi'(x_1)M)\tilde{\Delta}_0 \\ \tilde{\Delta}_2 &= f'(x_1)(I - \phi'(x_2)M)\tilde{\Delta}_1 \\ &= f'(x_1)(I - \phi'(x_2)M)f'(x_0)(I - \phi'(x_1)M)\tilde{\Delta}_0 \\ &\vdots \\ \tilde{\Delta}_t &= f'(x_{t-1})(I - \phi'(x_t)M)\dots f'(x_1)(I - \phi'(x_2)M)f'(x_0)(I - \phi'(x_1)M)\tilde{\Delta}_0. \end{aligned}$$

Assim, as perturbações transversais ao subespaço invariante  $\tilde{\Delta}_t \rightarrow 0$ , quando  $\tau \rightarrow \infty$ , se e somente se:

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

onde  $P_t = f'(x_t)(I - \phi'(x_{t+1})M)$ , para todos os autovalores de  $A$  (diagonal de  $M$ ). Já as perturbações paralelas ao subespaço invariante podem ocorrer livremente, pois estão no estado síncrono.

Logo podemos utilizar a seguinte representação:

$$\|P_{\tau-1}\dots P_1 P_0\| = \|(I - \phi'(x_\tau)M)\dots(I - \phi'(x_1)M)\| \prod_{\tau=0}^{\tau-1} |f'(x_\tau)|. \quad (2.38)$$

Segundo Barrionuevo e Silva (2008), supondo  $\rho$  uma medida  $f$ -invariante e ergódica, o Teorema Ergódico Multiplicativo de Oseledec (ver Apêndice B) garante a existência e unicidade do limite abaixo, a menos de um conjunto de medida natural zero:

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \left( \left\| \prod_{\tau=0}^{\tau-1} (I - \phi'(x_\tau)M) \right\| \right)^{\frac{1}{\tau}} = \max_{\lambda_j} \lim_{\tau \rightarrow \infty} \left( \prod_{\tau=0}^{\tau-1} |1 - \phi'(x_\tau)\lambda_j| \right)^{\frac{1}{\tau}}. \quad (2.39)$$

De acordo com (2.38) e (2.39), podemos escrever:

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{\tau-1} \dots P_1 P_0\|^{\frac{1}{\tau}} = L(x_0)\Lambda(x_0), \quad (2.40)$$

onde

$$L(x_0) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} |f'(x_{\tau-1}) \dots f'(x_0)|^{\frac{1}{\tau}} \quad (2.41)$$

é o Número de Lyapunov da órbita sincronizada com início em  $x_0$ , e

$$\Lambda(x_0) = \max_{\lambda_j} \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(1 - \phi'(x_\tau)\lambda_j) \dots (1 - \phi'(x_1)\lambda_j)\|^{\frac{1}{\tau}}. \quad (2.42)$$

Como queremos que as órbitas iniciadas próximas do estado de sincronia se aproximem da diagonal do espaço de fase, as perturbações transversais à trajetória síncrona deverão tender a zero, quando  $\tau \rightarrow \infty$  se, e somente se

$$L(x_0)\Lambda(x_0) < 1, \quad \forall x_0. \quad (2.43)$$

Desconsiderando um conjunto de medida zero, eliminamos a dependência de  $x_0$  e estabelecemos uma condição necessária para a estabilidade local assintótica do conjunto invariante sincronizado:

$$L\Lambda < 1. \quad (2.44)$$

Portanto, a estabilidade das órbitas síncronas de ponto fixo e órbitas periódicas não podem ser aproximadas por este critério de estabilidade, pois tais órbitas dependem de  $x_0$ .

Como visto anteriormente, quando os sítios estiverem sincronizados, eles estarão oscilando conforme a dinâmica local. Observe que, se quisermos caos sincronizado, precisaremos  $L > 1$  para as oscilações de um sítio desacoplado ser caótica e ainda, para estarem sincronizadas, de acordo com (2.44), precisamos que  $\Lambda < \frac{1}{L}$ .

Em seus estudos sobre dispersão independente da migração, Earn, Levin e Rohani (2000) obtiveram os mesmos resultados, determinando que, para a região

onde  $L\Lambda < 1$ , a sincronia é possível e, para  $L\Lambda > 1$ , a sincronia é impossível. O produto  $L\Lambda$  é denominado número de Lyapunov transversal do atrator no conjunto invariante sincronizado.

De acordo com Barrionuevo e Silva (2008), se  $C_{n \times n}$  duplamente estocástica com  $c_{ii} = 0$ ,  $i = 1, \dots, n$  é decomposta como uma soma direta  $C = 1 \oplus A$ , onde  $A$  é uma matriz normal ( $AA^* = A^*A$ ),  $f$  e  $\mu$  funções suaves em  $[0, +\infty)$  com  $0 < \mu < 1$ . Supondo  $\rho$  a medida natural de probabilidade da dinâmica local que é assumida ergódica,  $\ln^+|f'(x)| \in L^1(\rho)$  e  $\ln^+\|I - \phi'(x)A\| \in L^1(\rho)$ , obtemos:

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

onde  $\lambda(0) = 0$  e  $\lambda(j)$  são os autovalores de  $B = I - C$ .

Do mesmo modo, obtemos:

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

A primeira igualdade vem da aplicação do  $\ln$  na definição de  $L$  dada em (2.41) e a segunda é uma aplicação do Teorema Ergódico de Birkhoff (ver Apêndice B).

### 3 O EFEITO CAUSADO PELA MIGRAÇÃO COM DEPENDÊNCIA TEMPORAL EM METAPOPULAÇÕES

No capítulo anterior, trabalhamos os efeitos causados pela migração dependente da densidade em redes de populações acopladas, com relação à instabilidade induzida pela migração e à estabilidade do estado síncrono. Neste capítulo, estudaremos a estabilidade do estado síncrono em redes de populações acopladas via migração independente da densidade, com dependência temporal.

Lembramos que Earn, Levin e Rohani (2000) estabeleceram resultados analíticos sobre a estabilidade de atratores sincronizados, em redes de mapas acoplados, com base na migração independente da densidade entre os sítios. Assim, o estudo a ser desenvolvido complementa esses resultados já obtidos.

Na seção 3.1 apresentaremos o modelo referente à metapopulação cujo processo migratório depende de um fator externo, como por exemplo: precipitações, temperatura ou sazonalidade. Já na seção 3.2, obteremos um critério para a estabilidade assintótica local das soluções sincronizadas, com base no modelo descrito na seção 3.1. Na seção 3.3, verificaremos a coerência dos resultados obtidos na seção 3.2 via simulações numéricas. E, para finalizar o capítulo, na seção 3.4, seguem conclusões.

#### 3.1 O Modelo

O modelo metapopulacional consiste em uma população composta de indivíduos, distribuídos em  $n$  sítios idênticos isolados, numerados por  $1, 2, 3, \dots$  e conectados via migração.

Denotamos por  $x_t^i$  o número de indivíduos no sítio  $i = 1, 2, \dots, n$  e no tempo  $t = 0, 1, 2, \dots$ . Na ausência do processo migratório, assumimos que a dinâmica

local para cada sítio  $i$  é dada por:

$$x_{t+1}^i = f(x_t^i), \quad (3.1)$$

onde  $f$  é uma função suave definida em  $[0, +\infty)$ , que descreve os processos de reprodução e sobrevivência da espécie. Supomos que nesse modelo local não há sobreposição de gerações.

Consideramos que cada indivíduo passa por dois processos durante a sua vida. Na primeira etapa, a população em cada geração está sujeita à dinâmica local, que envolve os mecanismos de reprodução e sobrevivência da espécie. Esse processo, descrito por (3.1), depende da escolha da função  $f$ , que atualiza a densidade populacional da espécie em cada sítio, antes que ocorra a migração.

Na sequência da dinâmica local, temos o segundo processo que é a migração. Seja  $\mu_t$  a fração populacional que parte de cada sítio no instante  $t$ . A quantidade de migrantes a cada geração é determinada pelo parâmetro  $\mu$  e é dada por uma função suave ou suave por partes definida em  $[0, \infty)$ , satisfazendo  $0 < \mu_t < 1$ .

A densidade populacional que parte do sítio  $j$ , no final do tempo  $t$ , é dado por  $\mu_t f(x_t^j)$ . Desses indivíduos,  $c_{ij}$  chegará no sítio  $i$ , no início do passo de tempo  $t + 1$ , sendo  $c_{ii} = 0$ . A fração de indivíduos  $c_{ij}$  é determinada *a posteriori*, de acordo com a topologia de rede considerada.

A equação que descreve a dinâmica da metapopulação é dada por:

$$x_{t+1}^i = (1 - \mu_t)f(x_t^i) + \sum_{j=1}^n c_{ij}\mu_t f(x_t^j), \quad \forall i = 1, 2, \dots, n, \quad (3.2)$$

onde o primeiro termo do lado direito representa a quantidade de indivíduos que permanecem no sítio  $i$ , enquanto que o segundo termo da direita representa a soma dos migrantes que chegam no sítio  $i$ .

### 3.2 Critério de Estabilidade do Estado Síncrono

Para descrevermos o critério de estabilidade do atrator síncrono, faremos uso do modelo descrito na seção anterior, 3.1, e supomos a matriz de conexão,  $C = [c_{ij}]$ , duplamente estocástica, isto é,  $\forall i, j, \sum_{i=1}^n c_{ij} = \sum_{j=1}^n c_{ij} = 1$  e  $c_{ii} = 0$ .

Seja  $\mu_t$  a fração populacional que parte no instante  $t$ , satisfazendo  $0 \leq \mu_t \leq 1$ . Para  $g$  contínua em  $[0, 1]$ , tal que  $g : [0, 1] \rightarrow [0, 1]$ , assumimos  $\mu_{t+1} = g(\mu_t)$ , considerando  $\mu_0$  arbitrário e  $\rho$  uma medida ergódica  $g$ -invariante.

Dizemos que uma órbita referente ao sistema (3.2) está em estado sincronizado, se a densidade de todos os sítios for a mesma, para todo tempo  $t$ , isto é,

$$x_t^i = x_t, \quad \forall i = 1, 2, \dots, n. \quad (3.3)$$

Substituindo (3.3) em (3.2) e, de acordo com a seção 2.3, obtemos:

$$x_{t+1}^i = f(x_t).$$

Portanto, quando temos um sistema sincronizado, a dinâmica de cada sítio satisfaz a dinâmica de um sítio isolado. Ou seja, todas as populações oscilam de acordo com o modelo local.

Para estudarmos a estabilidade local assintótica das soluções sincronizadas, linearizamos o sistema (3.2),  $X_{t+1} = F(X_t)$ , em torno da órbita sincronizada (3.3),  $\bar{X}_t = (x_t, \dots, x_t) \in \mathbb{R}^n$ , e obtemos:

$$\Delta_{t+1} = DF(\bar{X}_t)\Delta_t, \quad (3.4)$$

onde  $DF(\bar{X}_t)$  é a matriz Jacobiana do sistema aplicada na órbita síncrona e  $\Delta_t$  representa uma pequena perturbação do estado sincronizado.

Calculando a matriz Jacobiana do sistema:

$$J(x_t^i) = \begin{pmatrix} (1 - \mu_t)f'(x_t^1) & c_{12}\mu_t f'(x_t^2) & \dots & c_{1n}\mu_t f'(x_t^n) \\ c_{21}\mu_t f'(x_t^1) & (1 - \mu_t)f'(x_t^2) & \dots & c_{2n}\mu_t f'(x_t^n) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ c_{n1}\mu_t f'(x_t^1) & c_{n2}\mu_t f'(x_t^2) & \dots & (1 - \mu_t)f'(x_t^n) \end{pmatrix}, \quad (3.5)$$

e aplicada na órbita sincronizada (3.3), obtemos:

$$J(x_t) = \begin{pmatrix} (1 - \mu_t)f'(x_t) & c_{12}\mu_t f'(x_t) & \dots & c_{1n}\mu_t f'(x_t) \\ c_{21}\mu_t f'(x_t) & (1 - \mu_t)f'(x_t) & \dots & c_{2n}\mu_t f'(x_t) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ c_{n1}\mu_t f'(x_t) & c_{n2}\mu_t f'(x_t) & \dots & (1 - \mu_t)f'(x_t) \end{pmatrix}. \quad (3.6)$$

Assim, podemos escrever  $J(x_t) = [\kappa_{i,j}(x_t)]$ , onde

$$\kappa_{i,j}(x_t) = \begin{cases} (1 - \mu_t)f'(x_t), & i = j \\ c_{ij}\mu_t f'(x_t), & i \neq j. \end{cases}$$

Desta forma,  $J(x_t)$  admite a seguinte representação:

$$J(x_t) = f'(x_t)H_{\mu_t}, \quad (3.7)$$

onde  $H_{\mu_t} = I - \mu_t B$ ,  $I$  é a matriz identidade e  $B = I - C$  é a matriz definida por (2.19).

Lembremos que os coeficientes da matriz de conectividade  $C = [c_{ij}]$  assumidos, têm a soma das linhas e das colunas iguais a um. Já para a matriz  $B$ , como  $B = I - C$ , a soma das linhas e das colunas resultam zero.

Supomos, sem perda de generalidade, que a matriz  $C = [c_{ij}]$  é uma matriz irredutível e assim, de acordo com o teorema de Perron-Fröbenius (Lancaster e Tismenetsky, 1985), visto na seção 2.3,  $B$  admite a seguinte representação:

$$B = Q \begin{pmatrix} 0 & \dots & 0 \\ \vdots & & \\ 0 & & A \end{pmatrix} Q^{-1}, \quad (3.8)$$

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

Como  $H_{\mu_t} = I - \mu_t B$ , obtemos:

$$H_{\mu_t} = Q \begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & & & \\ \vdots & & & \\ 0 & & & I - \mu_t A \end{pmatrix} Q^{-1}, \quad (3.9)$$

que possui o autovalor  $\lambda = 1$ , associado ao autovetor  $v = (1, \dots, 1)$  que é a diagonal do espaço de fase, ou seja, o subespaço invariante que se restringe aos movimentos síncronos. Assim as perturbações nesse subespaço podem ocorrer livremente. Já as perturbações em  $I - \mu_t A$ , que são transversais ao subespaço síncrono, deverão tender a zero, pois queremos verificar a estabilidade do estado síncrono.

Na sequência analisaremos o comportamento das perturbações transversais à órbita síncrona. Substituindo (3.9) em (3.7), obtemos:

$$J(x_t) = Q[f'(x_t)(I - \mu_t A)]Q^{-1}. \quad (3.10)$$

Desta forma, de acordo com (3.4), analisaremos a evolução de

$$\Delta_{t+1} = f'(x_t)(I - \mu_t A)\Delta_t. \quad (3.11)$$

Agora, se supormos  $A$  diagonalizável,  $\exists S$  inversível tal que:

$$A = SMS^{-1}, \quad (3.12)$$

onde  $M$  é a matriz diagonal dos autovalores  $\lambda_j$  de  $A$ .

Substituindo (3.12) em (3.11), encontramos

$$\Delta_{t+1} = Sf'(x_t)(I - \mu_t M)\Delta_t S^{-1}.$$

Fazendo a seguinte mudança de variável

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

segue o seguinte sistema desacoplado

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

Logo, podemos afirmar que as perturbações transversais próximas do estado sincronizado serão atraídas para tal estado, se as perturbações  $\tilde{\Delta}(t) \rightarrow 0$ , o que ocorre se e somente se:

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

onde  $P_t = f'(x_t)(I - \mu_t M)$ . Portanto, todas as perturbações transversais ao subespaço invariante tendem a zero e, as perturbações paralelas a esse subespaço podem ocorrer livremente, pois já estão no estado síncrono.

Note que, podemos escrever:

$$\|P_{\tau-1} \dots P_1 P_0\| = \|(I - \mu_{\tau-1} M) \dots (I - \mu_0 M)\| \prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t)|, \quad (3.13)$$

ou ainda:

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{\tau-1} \dots P_1 P_0\|^{\frac{1}{\tau}} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(I - \mu_{\tau-1} M) \dots (I - \mu_0 M)\|^{\frac{1}{\tau}} \lim_{\tau \rightarrow \infty} \prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t)|^{\frac{1}{\tau}}. \quad (3.14)$$

De acordo com Barrionuevo e Silva (2008), supondo  $\rho$  a medida natural  $g$ -invariante e ergódica, o Teorema Ergódico Multiplicativo de Oseledec (Apêndice B) garante a existência e unicidade do limite acima, a menos de um conjunto  $\rho$ , de medida natural zero:

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \left( \left\| \prod_{\tau=0}^{\tau-1} (I - \mu_{\tau} M) \right\| \right)^{\frac{1}{\tau}} = \max_{\lambda_j} \lim_{\tau \rightarrow \infty} \left( \prod_{\tau=0}^{\tau-1} |1 - \mu_{\tau} \lambda_j| \right)^{\frac{1}{\tau}}. \quad (3.15)$$

Em (3.14), a componente local é representada por:

$$L(x_0) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} |f'(x_{\tau-1}) \dots f'(x_0)|^{\frac{1}{\tau}}, \quad (3.16)$$

que é o número de Lyapunov da órbita sincronizada, começando em  $x_0$ . A componente espacial é:

$$\Lambda(\mu_0) = \max_{\lambda_j} \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(1 - \mu_{\tau-1}\lambda_j) \dots (1 - \mu_0\lambda_j)\|^{\frac{1}{\tau}}. \quad (3.17)$$

Assim, conforme (3.14) e (3.15), podemos escrever:

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{\tau-1} \dots P_1 P_0\|^{\frac{1}{\tau}} = L(x_0)\Lambda(\mu_0). \quad (3.18)$$

Segundo Barrionuevo e Silva (2008), considerando o sistema (3.2), assumimos  $f$  uma função suave,  $C$ ,  $n \times n$ , duplamente estocástica e irredutível, onde  $\nu$  é uma medida  $f$ -invariante e  $\rho$  é uma medida  $g$ -invariante, ambas ergódicas,  $\ln^+ |f'(x)| \in L^1(\nu)$  e  $\ln^+ \|1 - \mu\lambda_j(x)\| \in L^1(\rho)$ . Desse modo, obtemos:

$$\Lambda_j = \exp \int_{[0,1]} \ln |1 - \mu\lambda_j| d\rho(\mu),$$

onde  $\lambda_0 = 0$  e  $\lambda_j$  são os autovalores de  $B = I - C$ .

Da mesma forma, encontramos:

$$L = \exp \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \ln |f'(x_t)| = \exp \int_0^\infty \ln |f'(x)| d\nu(x). \quad (3.19)$$

Primeiramente aplicamos o  $\ln$  na definição de  $L$  dada em (3.16) e após, o Teorema Ergódico de Birkhoff (Apêndice B),  $\forall x_0$ , a menos de um conjunto  $\nu$ , de medida nula.

A menos de um conjunto  $\nu$  e  $\rho$ , de medida zero, eliminamos a dependência de  $x_0$  e  $\mu_0$ , respectivamente, e estabelecemos uma condição necessária para a estabilidade local assintótica do conjunto invariante sincronizado:

$$L\Lambda < 1. \quad (3.20)$$

Assim, as órbitas que dependem da condição inicial, não podem ser aproximadas por este critério de estabilidade (3.20).

Portanto, a condição necessária para a estabilidade local assintótica do conjunto invariante sincronizado é dada por:

$$\begin{aligned} K_j &= L\Lambda_j < 1 \\ K &= \max_{j=1,2,\dots,n-1} L\Lambda_j = L \max_{j=1,2,\dots,n-1} \Lambda_j < 1, \end{aligned} \quad (3.21)$$

ou ainda:

$$K_j = L\Lambda_j = \exp \int_{[0,+\infty) \times [0,1]} \ln |1 - \mu\lambda_j| + \ln |f'(x)| d(\nu \times \rho)(x, \mu) < 1, \quad (3.22)$$

para  $j \neq 0$ .

### 3.3 Simulações Numéricas

Nos experimentos numéricos, a dinâmica local escolhida é a exponencial logística,  $f(x) = xe^{r(1-x)}$ , onde o parâmetro  $r$ , representa a taxa intrínseca de crescimento da população local. Faremos uso da matriz de configuração  $C$ ,  $n \times n$ , correspondente ao caso em que a metapopulação é um anel com  $n$  sítios iguais, acoplados com os vizinhos adjacentes (conexão local) e o acoplamento global, onde todos os sítios estão igualmente conectados uns com os outros (conexão global).

Note que a medida invariante  $\rho$  é descrita como a integral de uma função constante por partes, não-negativa. Segundo Alligood, Sauer e Yorke (1996), a medida  $m(S)$  de um subconjunto  $S$  de  $I = [0, 1]$ , é dada por:

$$m(S) = \int_S p(x) dx, \quad (3.23)$$

para alguma função

$$p(x) = \begin{cases} p_1, & \text{se } x \in a_1 \\ \vdots \\ p_n, & \text{se } x \in a_n, \end{cases}$$

onde  $p_i \geq 0$ ,  $a_i \subset S$  e  $\sum_{i=1}^n p_i A_i^* = 1$ , sendo  $A_i^*$  o comprimento de  $a_i$ . E, quando a medida de um conjunto é dada pela integral de uma função sobre um conjunto, a

função  $p$  é chamada densidade da medida. Portanto, ao fazermos uso do critério (3.20) utilizaremos informações sobre a densidade da medida e não da função  $g$ .

Para investigarmos o comportamento de  $K = L\Lambda$ , ou  $K_j = L \max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j$ , iremos dar maior atenção ao estudo de  $\max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j$  ou  $\Lambda$ . O termo  $\max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j$  ou  $\Lambda$  depende dos autovalores  $\lambda_j$  da matriz  $B$ ,  $n \times n$ , que de acordo com o teorema de Gershgorin (Lancaster e Tismenetsky, 1985), encontram-se em um disco centrado em 1 e com raio igual a 1, ou seja,  $0 \leq \lambda_j \leq 2$ . No caso do acoplamento local, obtemos  $n - 1$  autovalores,  $\lambda_j$ , diferentes de zero. Já para o caso do acoplamento global, são encontrados  $n - 1$  autovalores iguais e diferentes de zero, e como consequência,  $\Lambda = \max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j = \Lambda_j$ . Nas simulações, serão obtidos os mesmos autovalores, para o mesmo tamanho de rede e acoplamento.

Assim, buscamos encontrar a localização dos autovalores, dentro do intervalo  $0 \leq \lambda_j \leq 2$ , de modo que nos proporcione  $\max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j < 1$  ou  $\Lambda < 1$ , para obtermos uma maior possibilidade de estabilidade do estado sincronizado.

Veremos também em quais situações teremos estabilidade do estado sincronizado, para diferentes valores do parâmetro  $r$ . Como estamos preocupados com a extinção da metapopulação, que está relacionada com a sincronização de órbitas caóticas, nosso interesse está restrito a  $r > 2,5$ .

Os gráficos que seguem foram obtidos através do *software* Matlab.

**Exemplo 3.3.1.** *Considere a densidade  $\rho(\mu)$  que define a medida invariante dada pela distribuição uniforme em  $[\gamma, \beta]$ , sendo  $0 < \gamma < \beta < 1$ :*

$$\rho(\mu) = \begin{cases} \rho_1 = 0, & \text{se } 0 < \mu < \gamma \\ \rho_2 = \frac{1}{\beta - \gamma}, & \text{se } \gamma < \mu < \beta \\ \rho_3 = 0, & \text{se } \beta < \mu < 1. \end{cases}$$

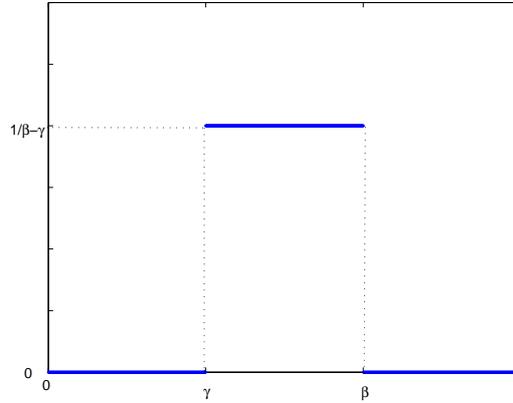


Figura 3.1: A densidade  $\rho(\mu)$  que define a medida invariante.

De acordo com (3.22), temos:

$$\begin{aligned}
 K_j &= \exp \int_{[0,+\infty) \times [0,1]} \ln |1 - \mu \lambda_j| + \ln |f'(x)| d(\nu \times \rho)(x, \mu) \\
 &= \exp \left( \int_0^1 \ln |1 - \mu \lambda_j| d\rho(\mu) + \int_0^{+\infty} \ln |f'(x)| d\nu(x) \right) \\
 &= \left( \exp \frac{1}{\beta - \gamma} \int_\gamma^\beta \ln |1 - \mu \lambda_j| d\mu \right) L.
 \end{aligned}$$

Ou ainda, a condição de estabilidade do estado sincronizado dada por (3.21) é:

$$K = L \max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j = L \max_{j=1, \dots, n-1} \left( \exp \frac{1}{\beta - \gamma} \int_\gamma^\beta \ln |1 - \mu \lambda_j| d\mu \right) < 1,$$

onde  $\lambda_j$  são os autovalores da matriz  $B = I - C$ ,  $I$  a matriz identidade e  $C$  a matriz conexão.

Na figura 3.2, investigaremos o comportamento de  $\Lambda_j$ . Considerando inicialmente um intervalo que contenha valores de  $\mu$  relacionados a uma baixa fração migratória, observamos que os menores valores de  $\Lambda_j$  referem-se aos maiores valores de  $\lambda_j$ . Assim, na figura 3.2, em (a) e (b), teremos  $\max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j$  para os menores valores de  $\lambda_j$ , isto é, próximo de zero. Agora, quando consideramos intervalos que contenham cada vez mais, maiores valores da fração migratória,  $\mu$ , temos na figura

3.2 em (c) e (d) que  $\max_{j=1,\dots,n-1} \Lambda_j$  ocorre tanto para os menores, quanto para os maiores valores de  $\lambda_j$ .

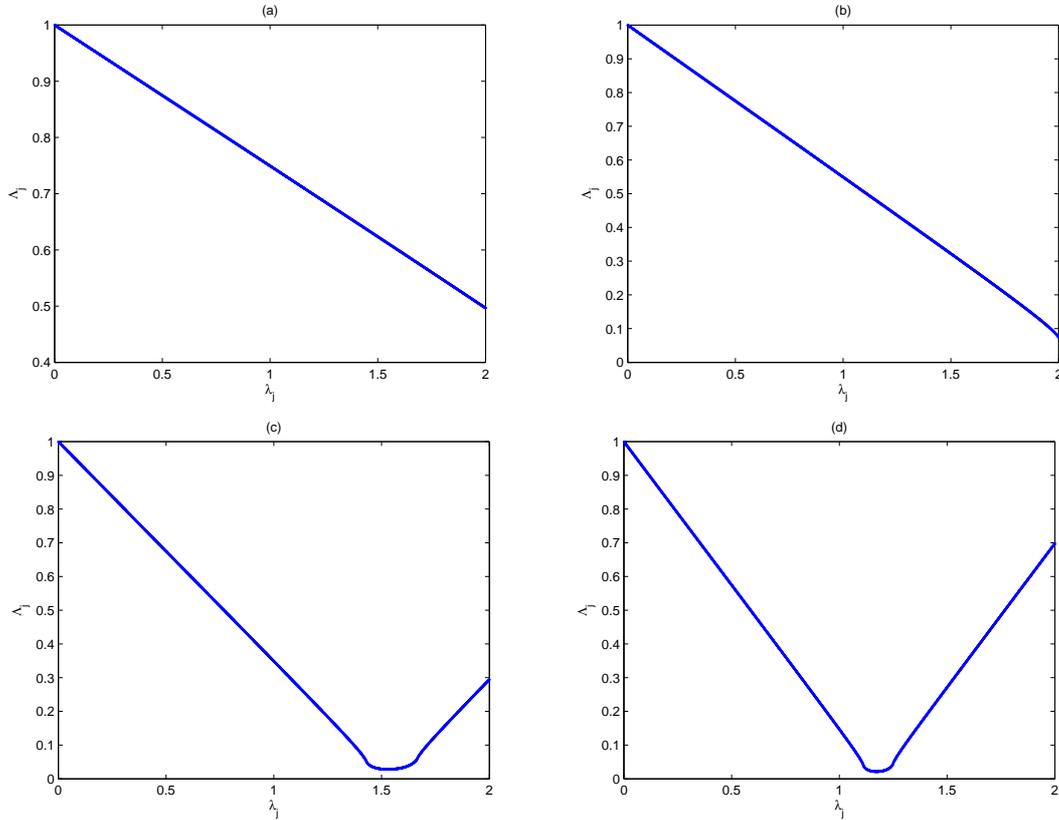


Figura 3.2: Gráfico de  $\Lambda_j$  versus os autovalores  $\lambda_j$  da matriz  $B$ , considerando: a)  $\gamma = 0,2$  e  $\beta = 0,3$ , b)  $\gamma = 0,4$  e  $\beta = 0,5$ , c)  $\gamma = 0,6$  e  $\beta = 0,7$ , d)  $\gamma = 0,8$  e  $\beta = 0,9$ .

Nas figuras 3.3 e 3.4, mantemos  $\beta = 0,9$  e variamos  $\gamma$ . Os menores valores de  $\Lambda$  são obtidos pelos valores de  $\gamma$  próximos de  $0,7$ . Portanto, conforme o valor de  $\gamma$  aumenta, até certo ponto, menor é o intervalo  $[\gamma, \beta]$  e menor é o valor de  $\Lambda$ , como consequência, maior é a probabilidade de sincronização. E nesse intervalo, maior será o valor de  $\mu$ .

Na figura 3.3 há uma diminuição nos valores de  $\Lambda$  ao supormos a conexão global em relação a conexão local. E ainda, comparando as figuras 3.3 a) e 3.4, notamos uma maior possibilidade de sincronização para um menor número de sítios.

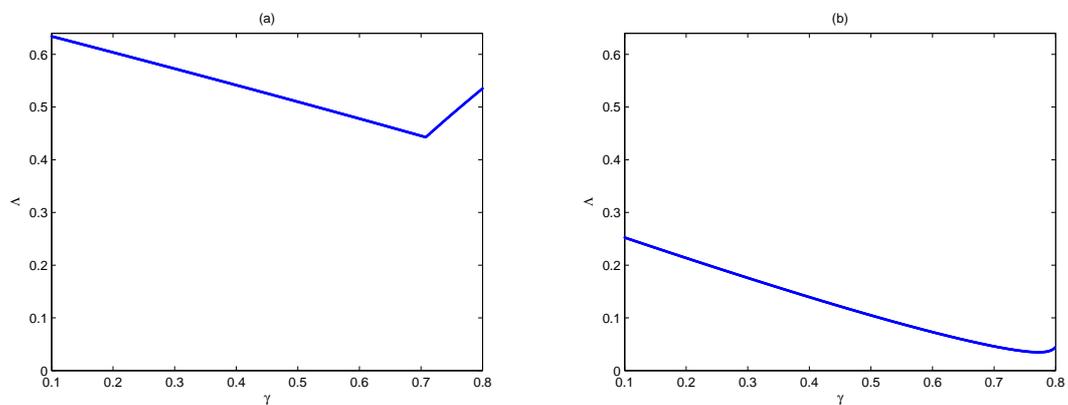


Figura 3.3: Gráficos de  $\Lambda$  em função de  $\gamma$ , com  $\beta = 0,9$ , considerando um anel de 5 sítios e: *a*) Acoplamento local, *b*) Acoplamento global.

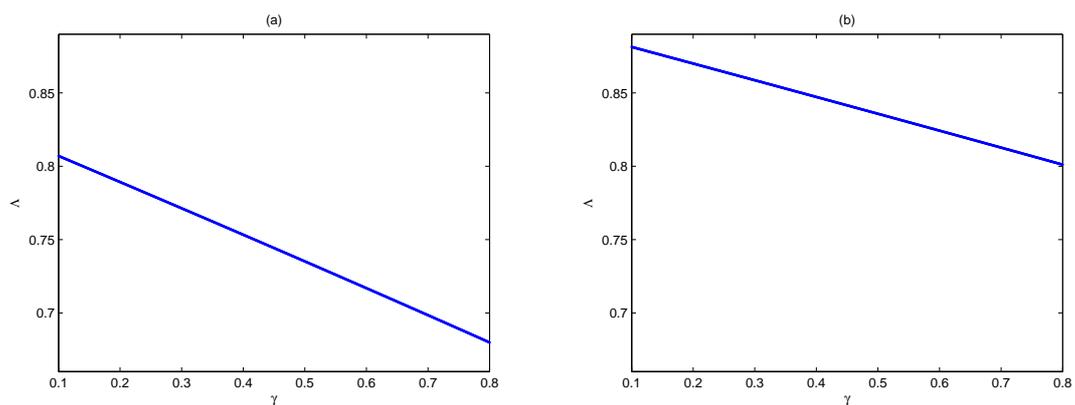


Figura 3.4: Gráficos de  $\Lambda$  em função de  $\gamma$ , com  $\beta = 0,9$  fixo e considerando um anel de  $n$  sítios com acoplamento local: *a*)  $n = 7$ , *b*)  $n = 9$ .

As figuras a seguir, ilustram preferencialmente em quais situações teremos estabilidade do estado sincronizado, para diferentes valores do parâmetro  $r$ , com  $r > 2, 5$ .

Na figura 3.5(a), temos  $K < 1$  para valores menores de  $r$ . Ou seja, quanto menor é o valor de  $r$ , maior é a possibilidade de sincronização. Tal conclusão está de acordo com resultados de Earn, Levin e Rohani (2000). Agora, comparando o acoplamento local, figura 3.5(a), com o acoplamento global, figura 3.5(b), concluímos que no acoplamento global todos os valores de  $r$  geram  $L\Lambda < 1$ . Ou seja, temos uma maior possibilidade de sincronia quando temos acoplamento global.

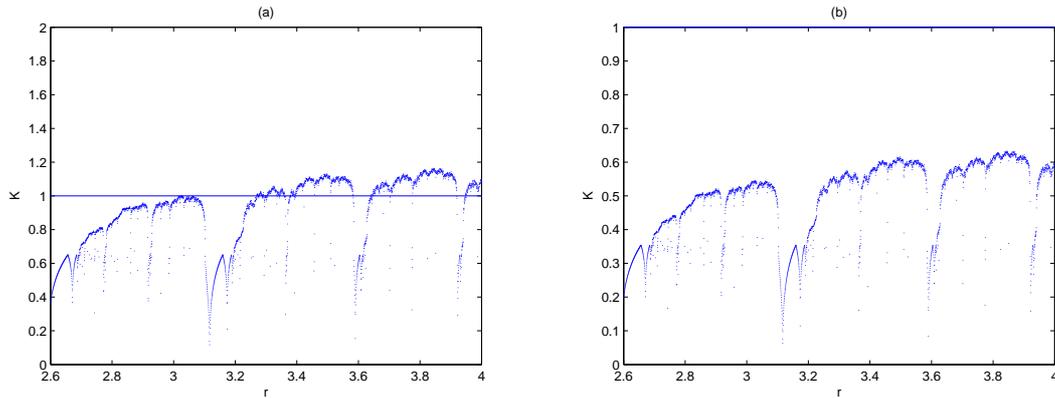


Figura 3.5: Gráficos de  $K = L\Lambda$  em função do parâmetro  $r$ , com  $\gamma = 1/3$  e  $\beta = 2/3$ , para um anel de 5 sítios, considerando: *a*) acoplamento local, *b*) acoplamento global. A linha horizontal indica  $L\Lambda = 1$ , ou seja, para  $K > 1$  não há sincronização. No gráfico onde não aparece esta reta, todos os pontos plotados estão abaixo de  $K = 1$ .

O trabalho de Giordani (2006), ilustra o caso em que a migração independe da densidade dos sítios. Nesse sentido, a condição necessária para a estabilidade do estado sincronizado é  $L\sigma_{sub}(H_\mu) < 1$ , onde  $L$  é o número de Lyapunov e  $\sigma_{sub}(H_\mu)$  é o raio espectral determinado pelo autovalor subdominante da matriz  $H_\mu$ , sendo  $H_\mu = I - \mu B$  e  $B = I - C$ .

Na sequência, iremos comparar o nosso exemplo com esse trabalho de Giordani (2006). Supomos  $\mu = \frac{1}{2}$ , o ponto médio do intervalo  $[\gamma = \frac{1}{3}, \beta = \frac{2}{3}]$ . Na figura 3.6 temos  $K = L\sigma_{sub}(H_\mu)$  em função do parâmetro  $r$ , com  $\mu = \frac{1}{2}$ . Assim, comparando a figura 3.6 com 3.5, obtemos praticamente os mesmos gráficos, visto que os valores obtidos por  $K = L\sigma_{sub}(H_\mu)$  e  $K = L\Lambda$  diferem apenas em algumas casas decimais.

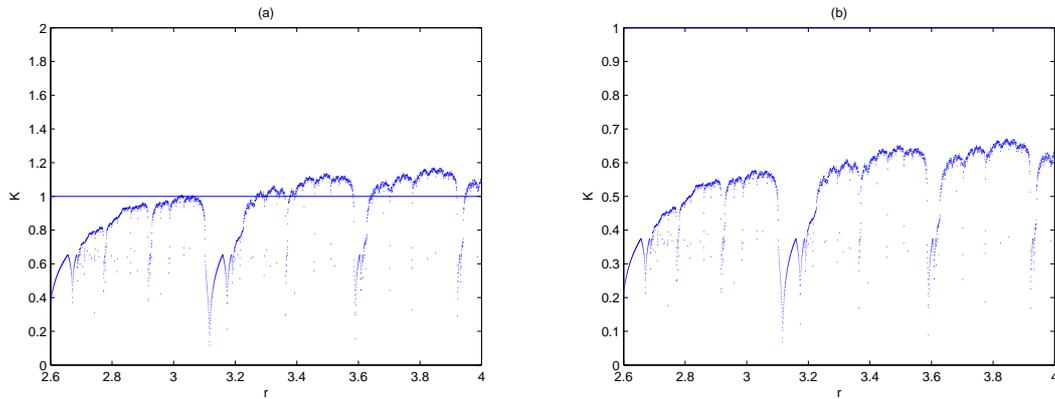


Figura 3.6: Gráficos de  $K = L\sigma_{sub}(H_\mu)$  em função do parâmetro  $r$ , com  $\mu = \frac{1}{2}$  para um anel de 5 sítios, considerando: *a*) acoplamento local, *b*) acoplamento global. A linha horizontal indica  $L\sigma_{sub}(H_\mu) = 1$ , ou seja, para  $K > 1$  não há sincronização. No gráfico onde não aparece esta reta, todos os pontos plotados estão abaixo de  $K = 1$ .

**Exemplo 3.3.2.** *Considere a densidade  $\rho(\mu)$  que define a medida invariante dada pela distribuição uniforme em  $[\mu^* - \epsilon, \mu^* + \epsilon]$ , sendo  $0 < \mu^* - \epsilon < \mu^* + \epsilon < 1$ . Note que esse exemplo é uma particularidade do exemplo 3.3.1.*

*Considere:*

$$\rho(\mu) = \begin{cases} \rho_1 = 0, & \text{se } 0 < \mu < \mu^* - \epsilon \\ \rho_2 = \frac{1}{2\epsilon}, & \text{se } \mu^* - \epsilon < \mu < \mu^* + \epsilon \\ \rho_3 = 0, & \text{se } \mu^* + \epsilon < \mu < 1. \end{cases}$$

De acordo com (3.22), encontramos:

$$\begin{aligned}
 K_j &= \exp \int_{[0,+\infty) \times [0,1]} \ln |1 - \mu \lambda_j| + \ln |f'(x)| d(\nu \times \rho)(x, \mu) \\
 &= \exp \left( \int_0^1 \ln |1 - \mu \lambda_j| d\rho(\mu) + \int_0^{+\infty} \ln |f'(x)| d\nu(x) \right) \\
 &= \left( \exp \frac{1}{2\epsilon} \int_{\mu^* - \epsilon}^{\mu^* + \epsilon} \ln |1 - \mu \lambda_j| d\mu \right) L.
 \end{aligned}$$

Assim, a condição de estabilidade do estado sincronizado dada por (3.21), é:

$$K = L \max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j = L \max_{j=1, \dots, n-1} \left( \exp \frac{1}{2\epsilon} \int_{\mu^* - \epsilon}^{\mu^* + \epsilon} \ln |1 - \mu \lambda_j| d\mu \right) < 1,$$

onde  $\lambda_j$  são os autovalores da matriz  $B = I - C$ ,  $I$  a matriz identidade e  $C$  a matriz conexão.

Na figura 3.7, investigaremos o comportamento de  $\Lambda_j$  em função dos autovalores  $\lambda_j$  da matriz  $B$ . Para os menores valores de  $\mu^*$ ,  $\max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j$  referem-se aos menores valores de  $\lambda_j$ . Conforme o valor de  $\mu^*$  aumenta, menor é o valor mínimo de  $\Lambda_j$ . Agora, para os valores de  $\mu^*$  próximos de 1,  $\max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j$  refere-se tanto para os menores, quanto para os maiores valores de  $\lambda_j$ . Portanto, para obtermos  $\max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j$ , para os menores valores de  $\mu^*$ , devemos ter  $\lambda_j$  próximo de 0. Já para os maiores valores de  $\mu^*$ , devemos ter  $\lambda_j$  próximo de 0 ou de 2.

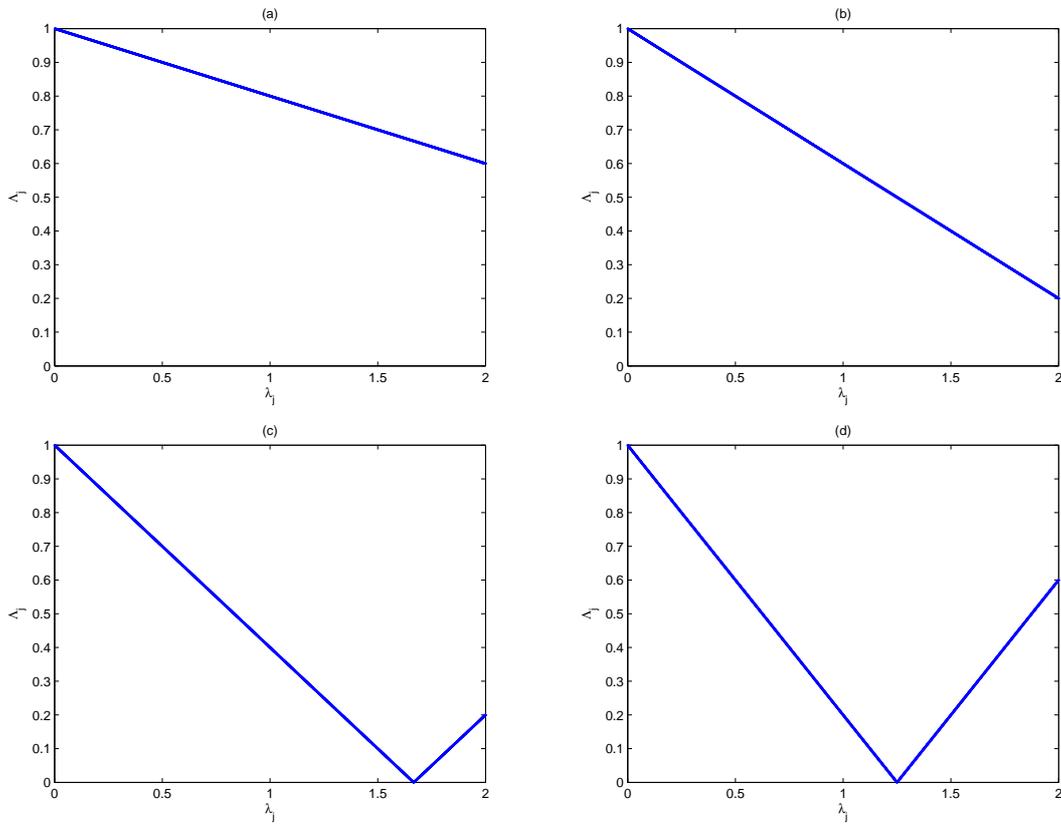


Figura 3.7: Gráfico de  $\Lambda_j$  versus os autovalores  $\lambda_j$  da matriz  $B$ , considerando: a)  $\mu^* = 0,2$ , b)  $\mu^* = 0,4$ , c)  $\mu^* = 0,6$  e d)  $\mu^* = 0,8$ .

Nas figuras 3.8 e 3.9, conforme os valores de  $\mu^*$  aumentam até determinado valor, há uma maior probabilidade de sincronização, devido à diminuição dos valores de  $\Lambda$ . E, nesse caso, estamos considerando uma fração migratória  $\mu$  assumindo um valor próximo de 0,8. Além disso,  $\Lambda$  admite valores menores para o acoplamento global, na figura 3.8 e para um menor número de sítios, comparando as figuras 3.8 a) e 3.9.

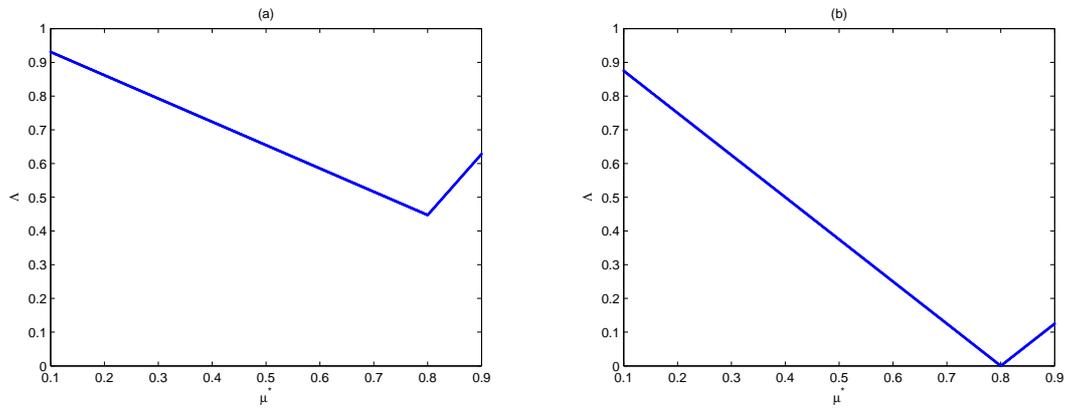


Figura 3.8: Gráficos de  $\Lambda = \max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j$  em função do parâmetro  $\mu^*$ , para um anel de 5 sítios, considerando: *a*) acoplamento local, *b*) acoplamento global.

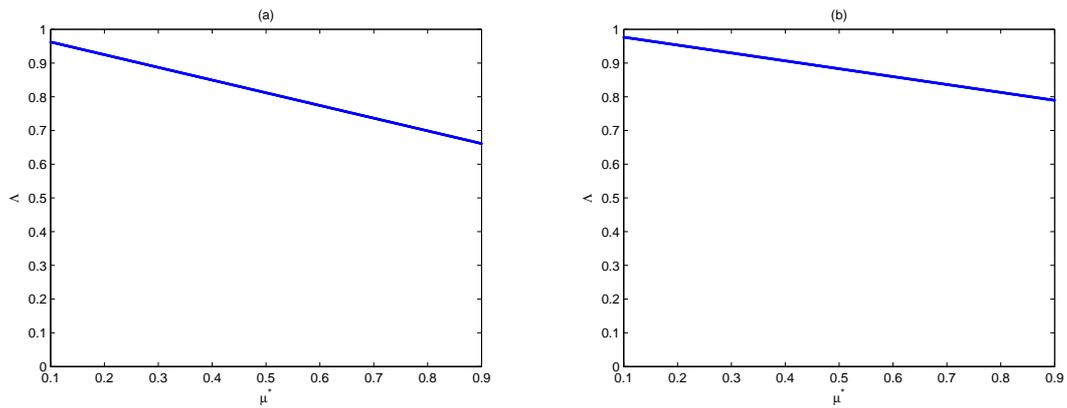


Figura 3.9: Gráficos de  $\Lambda = \max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j$  em função do parâmetro  $\mu^*$ , para um anel de  $n$  sítios com acoplamento local, tal que: *a*)  $n = 7$ , *b*)  $n = 9$ .

Na figura 3.10 *a*), notamos que quanto menor é o valor de  $r$ , maior é a possibilidade de sincronização. Agora, comparando o acoplamento local, figura 3.10 *a*), com o acoplamento global, figura 3.10 *b*), reforçamos que para o acoplamento global temos uma maior possibilidade de sincronia, isto porque  $K < 1$ . Portanto, temos redução nas chances de extinção da metapopulação quando tivermos um maior valor do parâmetro  $r$  ou quando tivermos acoplamento local.

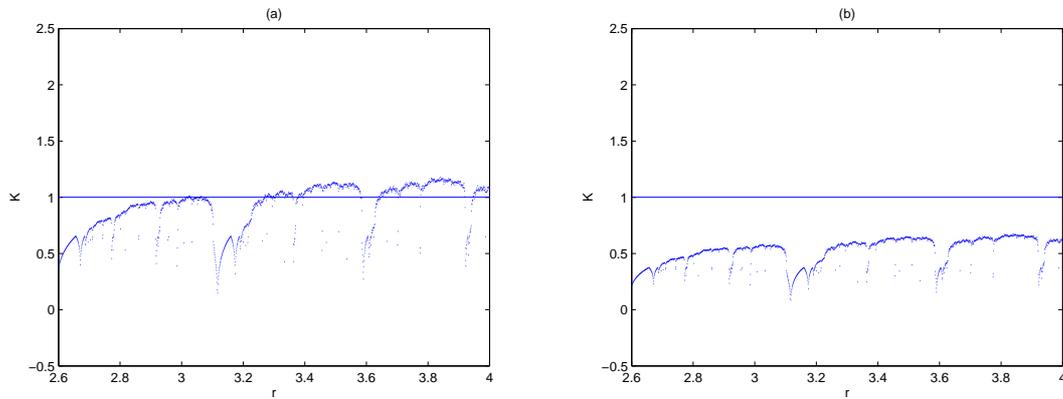


Figura 3.10: Gráficos de  $K = L\Lambda$  em função do parâmetro  $r$  com  $\mu^* = \frac{1}{2}$ , para um anel de 5 sítios, considerando: *a)* acoplamento local, *b)* acoplamento global. A linha horizontal indica  $L\Lambda = 1$ , ou seja, para  $K > 1$  não há sincronização.

**Exemplo 3.3.3.** *Consideramos agora uma medida natural invariante dada por soluções periódicas.*

a) Supondo uma solução de período 2,  $p$  e  $q$ , por exemplo, onde  $0 < p < q < 1$ , a medida natural invariante  $\rho(\mu)$  é  $\frac{1}{2}$  se o intervalo contém  $p$  ou  $q$ , e zero caso contrário.

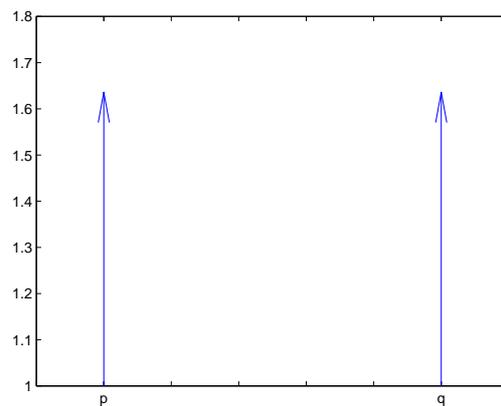


Figura 3.11: Função  $\rho(\mu)$  onde a medida é  $\frac{1}{2}$ , se o intervalo contém o ponto  $p$  ou o ponto  $q$ , e zero caso contrário.

De acordo com (3.22), temos:

$$\begin{aligned}
K_j &= \exp \int_{[0,+\infty) \times [0,1]} \ln |1 - \mu \lambda_j| + \ln |f'(x)| d(\nu \times \rho)(x, \mu) \\
&= \exp \left( \int_0^1 \ln |1 - \mu \lambda_j| d\rho(\mu) + \int_0^{+\infty} \ln |f'(x)| d\nu(x) \right) \\
&= \left[ \exp \left( \frac{\ln |1 - p \lambda_j|}{2} + \frac{\ln |1 - q \lambda_j|}{2} \right) \right] L \\
&= |1 - p \lambda_j|^{\frac{1}{2}} |1 - q \lambda_j|^{\frac{1}{2}} L.
\end{aligned}$$

A condição de estabilidade do estado sincronizado dada por (3.21) é:

$$K = L \max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j = L \max_{j=1, \dots, n-1} |1 - p \lambda_j|^{\frac{1}{2}} |1 - q \lambda_j|^{\frac{1}{2}} < 1,$$

onde  $\lambda_j$  são os autovalores da matriz  $B = I - C$ ,  $I$  a matriz identidade e  $C$  a matriz conexão.

Na figura 3.12, utilizaremos diferentes valores de  $p$  e  $q$  e investigaremos o comportamento do termo  $\Lambda_j = |1 - p \lambda_j|^{\frac{1}{2}} |1 - q \lambda_j|^{\frac{1}{2}}$  em função dos autovalores  $\lambda_j$  da matriz  $B$ . Quando  $p$  e  $q$  assumem os menores valores possíveis, ou seja, para uma menor fração migratória, temos que  $\max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j$  é obtido pelos menores valores de  $\lambda_j$ . Agora, para valores maiores de  $p$  e  $q$ , isto é, para uma maior fração migratória,  $\max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j$  está relacionado com os menores e maiores valores de  $\lambda_j$ .

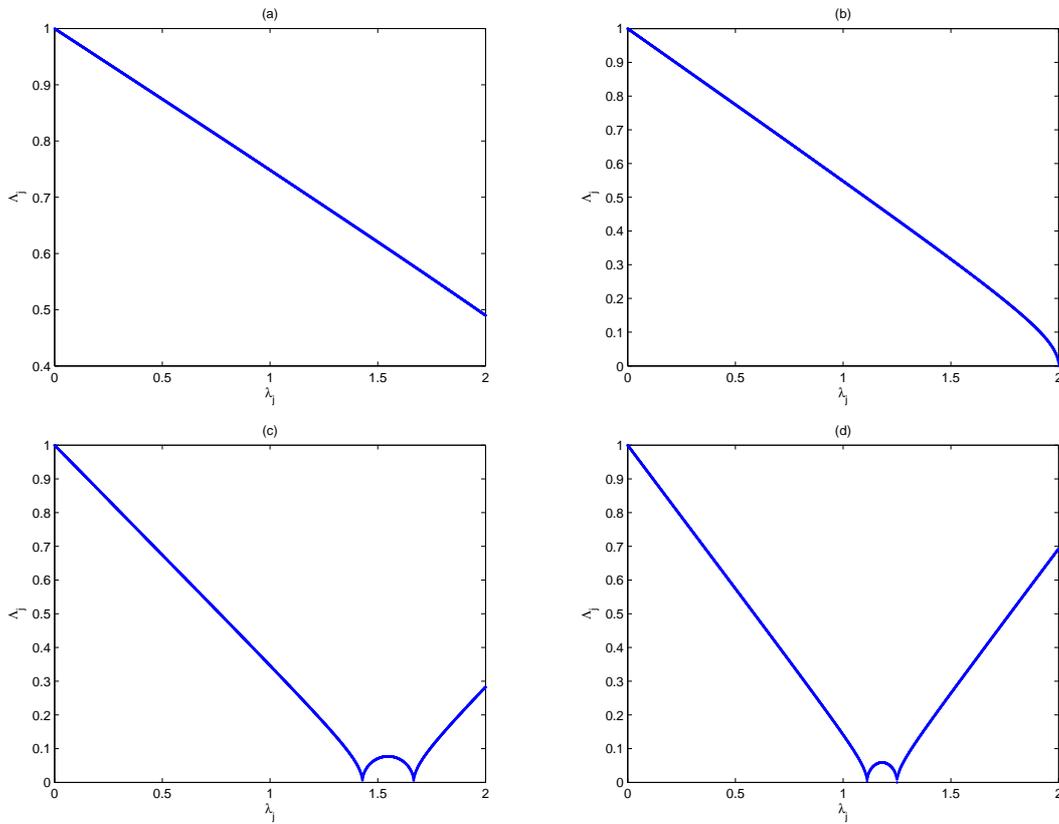


Figura 3.12: Gráfico de  $\Lambda_j$  versus os autovalores  $\lambda_j$  da matriz  $B$ , considerando: a)  $p = 0,2$  e  $q = 0,3$ , b)  $p = 0,4$  e  $q = 0,5$ , c)  $p = 0,6$  e  $q = 0,7$ , d)  $p = 0,8$  e  $q = 0,9$ .

b) Para uma solução de período  $m$ ,  $p, \dots, q$ , por exemplo, onde  $0 < p < \dots < q < 1$ , a medida natural invariante  $\rho(\mu)$  é  $\frac{1}{m}$  se o intervalo contém  $p, \dots, q$ , e zero, caso contrário.

Nas figuras 3.13 e 3.14, o gráfico de  $\Lambda$  em função do período  $m$  foi plotado considerando para cada  $m$ , os pontos periódicos de período 2,  $[p, q]$ , os extremos do intervalo. No seu interior, estão dispostos os demais pontos periódicos,  $m - 2$ , de forma a manter todos os pontos igualmente espaçados.

Na figura 3.13, seguem gráficos com o objetivo de comparar para o mesmo tipo de acoplamento, o caso  $m$ -periódico com o exemplo 3.3.1, que tem a medida invariante dada pela distribuição uniforme, cujo intervalo  $[\gamma, \beta]$  é contínuo e com infinitos períodos. Logo, encontramos os mesmos valores de  $\Lambda$ , para os maiores valores de  $m$ , e assim, quanto menor for o período  $m$ , maior é a possibilidade de sincronização para o caso  $m$ -periódico em relação ao caso contínuo. De acordo com 3.13 a) e b), obtemos os menores valores de  $\Lambda$  quando utilizamos o acoplamento global.

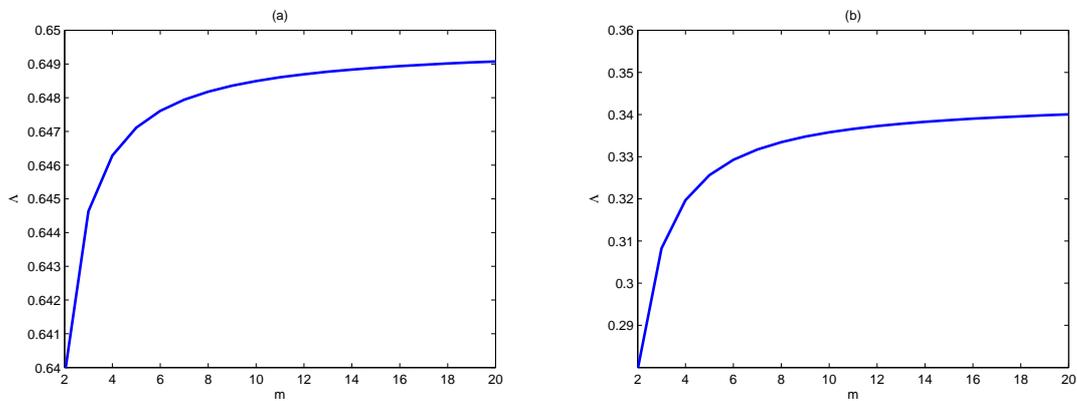


Figura 3.13: Gráficos de  $\Lambda$  em função do período  $m$ , considerando um anel de 5 sítios,  $[p, q] = [0, 3, 0, 7]$  e: a) acoplamento local, b) acoplamento global.

Na figura 3.14, quanto menor for o tamanho da rede, maior é a possibilidade de sincronização.

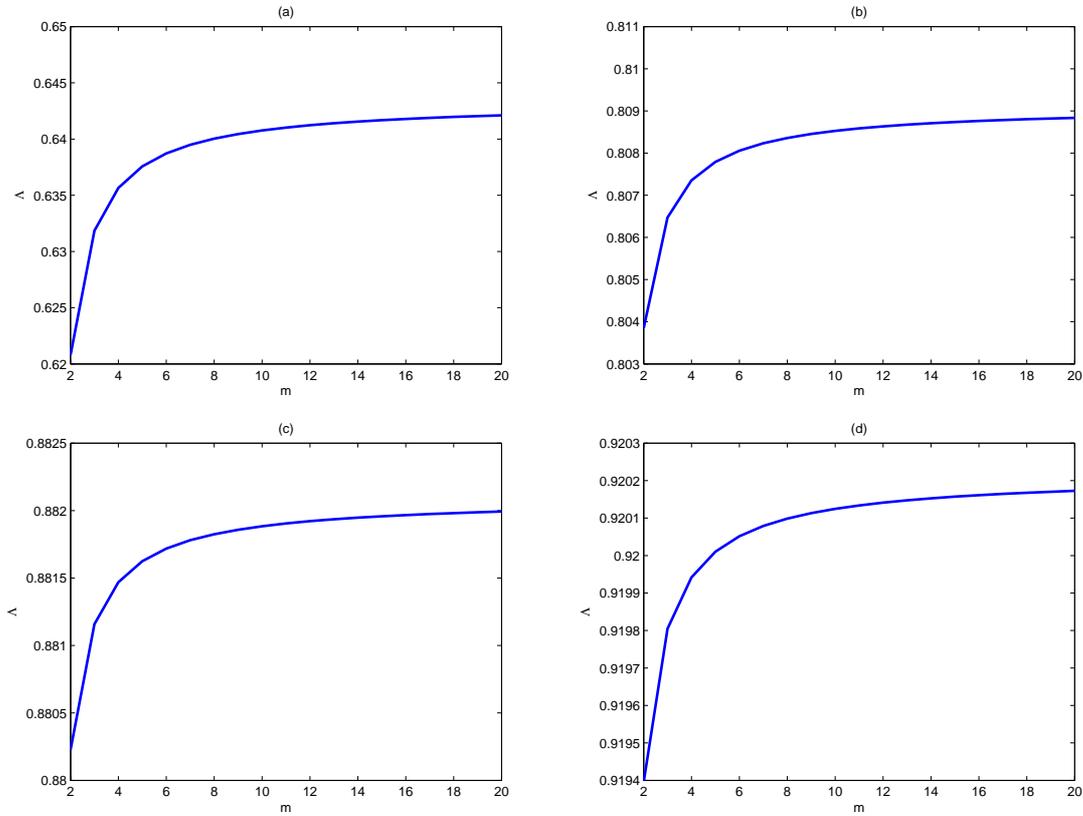


Figura 3.14: Gráficos de  $\Lambda$  em função do período  $m$ , considerando  $[p, q] = [0, 2, 0, 8]$ , acoplamento local e um anel de  $n$  sítios: a)  $n = 5$ , b)  $n = 7$ , c)  $n = 9$ , d)  $n = 11$ .

### 3.4 Conclusões

Neste capítulo obtivemos o critério de estabilidade do estado síncrono. Este estudo foi realizado com uma metapopulação composta por  $n$  sítios, acoplados via migração independente da densidade, mas com dependência temporal. Nas simulações, consideramos uma matriz configuração de anéis cíclicos para a rede e matriz de interação simétrica.

Visando explorar o critério de estabilidade do estado síncrono, (3.22), apresentamos exemplos, na seção 3.3. Através desses exemplos obtivemos alguns resultados novos e outros já conhecidos.

Um dos resultados novos diz respeito à localização dos autovalores, dentro do intervalo  $0 \leq \lambda_j \leq 2$ . Encontramos para os menores valores de  $\mu$ ,  $\max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j$  sendo gerado pelos menores valores de  $\lambda_j$ . Já para os maiores valores de  $\mu$ ,  $\max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j$  corresponde tanto para os menores, quanto para maiores valores de  $\lambda_j$ .

Outro resultado novo é a comparação entre o caso onde a medida invariante é dada pela distribuição uniforme, cujo intervalo  $[\gamma, \beta]$  é contínuo e com infinitos períodos, e o caso  $m$ -periódico. Concluimos que temos uma aproximação entre esses dois casos quando consideramos os maiores períodos, para o caso  $m$ -periódico. E ainda, quanto menor for o período  $m$ , maior é a possibilidade de sincronização para o caso  $m$ -periódico, com relação ao caso contínuo.

Segundo Earn, Levin e Rohani (2000), e de acordo com os exemplos 3.3.1 e 3.3.2, para valores da fração migratória  $\mu$ , próximos de 0,7 e 0,8, respectivamente, temos uma maior possibilidade de sincronização. E, nesse caso, quanto maior for  $\mu$ , mais forte será o acoplamento entre os sítios.

Nos exemplos vistos e, de acordo com Earn, Levin e Rohani (2000), Rempel (2007) e Silva, Castro e Justo (2000), observamos que há uma maior probabilidade de sincronização para um menor número de sítios compondo a rede e para o caso do acoplamento global, se compararmos com o acoplamento local. Percebemos também, uma maior probabilidade de sincronização do sistema para os menores valores do parâmetro  $r$ , quando temos o acoplamento local.

## 4 CORREDORES DE CONSERVAÇÃO E A ESTABILIDADE DO ESTADO SÍNCRONO

No capítulo anterior, estudamos a estabilidade do estado síncrono em redes de populações acopladas via migração independente da densidade, considerando que a partida dos indivíduos possuía dependência temporal. Como supomos o processo de migração de curta duração, não teremos perda de indivíduos e assim todos que partem chegam em outro sítio. Neste capítulo, analisaremos essa chegada, cuja distribuição depende do tempo.

A criação dos corredores de conservação tem sido vista como uma alternativa para a redução dos efeitos negativos da fragmentação do habitat. Os corredores têm por função conectar sítios isolados e, como consequência, aumentam as chances de uma possível (re)colonização, a fim de manter populações e conservar a biodiversidade.

De acordo com Earn, Levin e Rohani (2000), o aumento da conectividade ocasiona uma maior probabilidade de ocorrer sincronização em populações locais, o que implica no risco de uma extinção global, já que, para termos uma extinção global, as populações locais deverão oscilar de forma sincronizada. Segundo Silva, Castro e Justo (2000), se essas oscilações conduzirem a baixos valores, os efeitos estocásticos podem causar a extinção local e como consequência, a extinção global, devido à sincronização.

Como estamos preocupados com a extinção, estudaremos as dinâmicas síncronas. Na seção 4.1 apresentaremos o modelo metapopulacional referente aos corredores de conservação, cujo processo migratório obedece à dinâmica sazonal, ou seja, em cada ciclo uma fração  $\mu$  constante de indivíduos de cada sítio migra, segundo a distribuição dependente do tempo  $C_t = [c_{ij}^t]$ . Na seção 4.2 segue o critério para a estabilidade local assintótica do conjunto invariante sincronizado, com base no modelo descrito na seção 4.1. Já na seção 4.3, analisaremos simulações numéricas

baseadas nos resultados obtidos na seção 4.2. E, para finalizar o capítulo, na seção 4.4, seguem as conclusões.

## 4.1 O Modelo

O modelo metapopulacional que será desenvolvido nesta seção, segue inicialmente o modelo descrito na seção 2.1. Na sequência, descreveremos algumas particularidades.

Neste caso, o processo migratório obedece a dinâmica sazonal, isto é, a cada geração uma fração  $\mu$  constante, ( $0 < \mu < 1$ ), de indivíduos de cada sítio, irá migrar segundo a distribuição dependente do tempo  $C_t = [c_{ij}^t]$ , onde  $c_{ij}^t$  representa a fração de indivíduos com dependência temporal, que parte de um sítio  $j$  e chega em um sítio  $i$ .

Definimos  $\phi(f(x_t^j)) = \mu f(x_t^j)$  a densidade populacional que parte do sítio  $j$  no final do tempo  $t$ . Desses indivíduos a proporção  $c_{ij}^t$  chegará no sítio  $i$  no início do passo de tempo  $t + 1$ , sendo  $c_{ii}^t = 0$ . A fração de indivíduos  $c_{ij}^t$  será determinada *a posteriori*, de acordo com a topologia de rede considerada.

Supomos que, o processo de migração é de curta duração, e portanto admitimos que é 100% bem sucedido, isto é,  $\sum_{i=1}^n c_{ij}^t = 1$ , ou seja, todos os indivíduos que saem de um sítio  $j$  chegam em algum sítio  $i$ , para todo  $j = 1, 2, \dots, n$ . Desta forma, a equação que descreve a dinâmica da metapopulação é dada por:

$$x_{t+1}^i = (1 - \mu)f(x_t^i) + \sum_{j=1}^n c_{ij}^t \mu f(x_t^j), \quad \forall i = 1, 2, \dots, n, \quad (4.1)$$

onde o primeiro termo do lado direito representa a quantidade de indivíduos que permanecem no sítio  $i$ , enquanto que o segundo termo da direita representa a soma dos migrantes que chegam no sítio  $i$ . Note que no modelo anterior, seção 3.1, consideramos a partida dos indivíduos possuindo dependência temporal, isto é,  $\mu_t$ . Agora, a dependência temporal refere-se à distribuição  $C_t = [c_{ij}^t]$ .

Ou ainda, como  $\phi(f(x_t^j)) = \mu f(x_t^j)$ , (4.1) nos fornece:

$$x_{t+1}^i = f(x_t^i) - \phi(f(x_t^i)) + \sum_{j=1}^n c_{ij}^t \phi(f(x_t^j)), \quad \forall i = 1, 2, \dots, n. \quad (4.2)$$

## 4.2 Critério de Estabilidade do Estado Síncrono

Supomos inicialmente que a matriz conexão,  $C_t = [c_{ij}^t]$ , é duplamente estocástica, isto é,  $\sum_{j=1}^n c_{ij}^t = \sum_{i=1}^n c_{ij}^t = 1$  e  $c_{ii} = 0$ .

Seja  $\{C_\alpha\}_{\alpha \in [0,1]}$  uma família de matrizes irredutíveis, duplamente estocásticas. Supomos  $h$  um mapeamento contínuo em  $[0,1]$ , tal que  $\alpha_{t+1} = h(\alpha_t)$ , considerando  $\alpha_0$  arbitrário e  $\rho$  uma medida ergódica  $h$ -invariante.

Uma órbita referente ao sistema (4.2) está em estado sincronizado se a densidade em todos os sítios for a mesma, para todo o tempo  $t$ , isto é,  $x_t^j = x_t, \forall j = 1, 2, \dots, n$ . De acordo com a seção 2.3, a dinâmica de cada sítio, em um sistema sincronizado, satisfaz a dinâmica de um sítio isolado.

Na sequência, iremos estudar a estabilidade local assintótica das soluções sincronizadas. Para tal, consideramos uma órbita caótica sincronizada, e linearizamos o sistema (4.2),  $X_{t+1} = F(X_t)$ , em torno do estado sincronizado,  $\bar{X}_t = (x_t, \dots, x_t) \in \mathbb{R}^n$ .

A matriz Jacobiana do sistema, aplicada na órbita sincronizada é dada por:

$$J_t = \begin{pmatrix} f'(x_t)(1 - \mu) & f'(x_t)c_{12}^t\mu & \dots & f'(x_t)c_{1n}^t\mu \\ f'(x_t)c_{21}^t\mu & f'(x_t)(1 - \mu) & \dots & f'(x_t)c_{2n}^t\mu \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ f'(x_t)c_{n1}^t\mu & f'(x_t)c_{n2}^t\mu & \dots & f'(x_t)(1 - \mu) \end{pmatrix}. \quad (4.3)$$

Podemos escrever  $J_t = [\kappa_{i,j}^t]$ , onde:

$$\kappa_{i,j}^t = \begin{cases} f'(x_t)(1 - \mu), & i = j \\ f'(x_t)c_{i,j}^t\mu, & i \neq j. \end{cases}$$

Desta forma,  $J_t$  admite a seguinte representação:

$$J_t = f'(x_t)H_{B_t}, \quad (4.4)$$

onde  $H_{B_t} = I - \mu B_t$ ,  $I$  é a matriz identidade e  $B_t$  é a matriz definida por:

$$B_t = \begin{pmatrix} 1 & -c_{12}^t & \dots & -c_{1n}^t \\ -c_{21}^t & 1 & \dots & -c_{2n}^t \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -c_{n1}^t & -c_{n2}^t & \dots & 1 \end{pmatrix}, \quad (4.5)$$

sendo  $B_t = I - C_t$  e  $\sum_{j=1}^n b_{ij}^t = \sum_{i=1}^n b_{ij}^t = 0$ .

Supomos que a matriz  $C_t = [c_{ij}^t]$  é irredutível e nesse caso, o teorema de Perron-Fröbenius (Lancaster e Tismenetsky, 1985) garante que  $B_t$  pode ser escrito da seguinte forma:

$$B_t = Q \begin{pmatrix} 0 & \dots & 0 \\ \vdots & & \\ 0 & & A_t \end{pmatrix} Q^{-1}, \quad (4.6)$$

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

Como  $H_{B_t} = I - \mu B_t$ , podemos escrever:

$$H_{B_t} = Q \begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & & & \\ \vdots & & & \\ 0 & & I - \mu A_t & \end{pmatrix} Q^{-1}, \quad (4.7)$$

onde  $H_{B_t}$  possui o autovalor  $\lambda = 1$  associado ao autovetor  $v = (1, \dots, 1)$ , que é a diagonal do espaço de fase, ou ainda, o subespaço invariante restrito aos movimentos síncronos. Logo, as perturbações nesse subespaço podem ocorrer livremente. Agora, as perturbações transversais ao espaço síncrono,  $I - \mu A_t$ , deverão tender a zero, pois queremos a estabilidade do estado sincronizado.

Desta forma, o estudo da estabilidade da solução sincronizada fica reduzido à análise do comportamento das perturbações transversais à órbita síncrona.

Assim, substituindo (4.7) em (4.4), obtemos:

$$J_t = Q[f'(x_t)(I - \mu A_t)]Q^{-1}, \quad (4.8)$$

e analisaremos a evolução de:

$$\Delta_{t+1} = f'(x_t)(I - \mu A_t)\Delta_t. \quad (4.9)$$

Se  $A_t$  é uma família de matrizes,  $(n - 1) \times (n - 1)$ , simultaneamente diagonalizável (ver Apêndice A), então  $\exists S$  inversível tal que  $\forall t$ :

$$A_t = S M_t S^{-1}, \quad (4.10)$$

para  $S$  constante e  $M_t$  a matriz diagonal dos autovalores  $\lambda_j(t)$  de  $A_t$ .

Substituindo (4.10) em (4.9), obtemos:

$$\Delta_{t+1} = S f'(x_t)(I - \mu M_t)\Delta_t S^{-1}.$$

Fazendo a seguinte mudança de variável

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

e lembrando que  $S$  é constante, temos:

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

Portanto, a perturbação  $\tilde{\Delta}(t) \rightarrow 0$ , se e somente se:

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

onde  $P_t = f'(x_t)(I - \mu M_t)$ , para todos os autovalores de  $A_t$  (diagonal de  $M_t$ ). Assim, todas as perturbações transversais ao subespaço invariante tendem a zero, e as perturbações paralelas podem ocorrer livremente, por estarem no estado síncrono.

Podemos escrever:

$$\|P_{\tau-1} \dots P_1 P_0\| = \|(I - \mu M_{\tau-1}) \dots (I - \mu M_0)\| \prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t)|, \quad (4.11)$$

ou ainda:

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{\tau-1} \dots P_1 P_0\|^{\frac{1}{\tau}} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(I - \mu M_{\tau-1}) \dots (I - \mu M_0)\|^{\frac{1}{\tau}} \lim_{\tau \rightarrow \infty} \prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t)|^{\frac{1}{\tau}}. \quad (4.12)$$

Segundo Barrionuevo e Silva (2008), supondo  $\rho$   $h$ -invariante e ergódica, o Teorema Ergódico Multiplicativo de Oseledec (Apêndice B) garante a existência e unicidade do limite acima, a menos de um conjunto  $\rho$ , de medida natural zero:

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \left( \left\| \prod_{\tau=0}^{\tau-1} (I - \mu M_\tau) \right\| \right)^{\frac{1}{\tau}} = \max_{\lambda_j(\tau)} \lim_{\tau \rightarrow \infty} \left( \prod_{\tau=0}^{\tau-1} |1 - \mu \lambda_j(\tau)| \right)^{\frac{1}{\tau}}. \quad (4.13)$$

De acordo com (4.12), a componente local é dada por:

$$L(x_0) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} |f'(x_{\tau-1}) \dots f'(x_0)|^{\frac{1}{\tau}}, \quad (4.14)$$

que é o número de Lyapunov da órbita sincronizada, começando em  $x_0$ , e a componente espacial é

$$\Lambda(\alpha_0) = \max_{\lambda_j(t)} \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(1 - \mu \lambda_j(\tau - 1)) \dots (1 - \mu \lambda_j(0))\|^{\frac{1}{\tau}}. \quad (4.15)$$

E, conforme (4.12) e (4.13), podemos escrever:

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{\tau-1} \dots P_1 P_0\| = L(x_0) \Lambda(\alpha_0). \quad (4.16)$$

De acordo com Barrionuevo e Silva (2008), considerando o sistema (4.2) e admitindo que  $f$  é uma função suave,  $C$ ,  $n \times n$ , duplamente estocástica e irreduzível onde  $\nu$  é uma medida  $f$ -invariante e  $\rho$  é uma medida  $h$ -invariante, ambas ergódicas,  $\ln^+ |f'(x)| \in L^1(\nu)$  e  $\ln^+ \|1 - \mu \lambda_j(x)\| \in L^1(\rho)$ , obtemos:

$$\Lambda_j = \exp \int_{[0,1]} \ln |1 - \mu \lambda_j(t)| d\rho(t),$$

onde  $\lambda_0 = 0$ ,  $\lambda_j(t)$  são os autovalores de  $B_t = I - C_t$ .

Analogamente, encontramos:

$$L = \exp \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \ln |f'(x_t)| = \exp \int_0^\infty \ln |f'(x)| d\nu(x). \quad (4.17)$$

Ao negligenciarmos a dependência da condição inicial  $x_0$  e  $\alpha_0$ , obtemos  $L$  e  $\Lambda$  "únicos", a menos de um conjunto  $\nu$  e  $\rho$ , respectivamente, de medida zero. Portanto, a condição necessária para a estabilidade assintótica local do conjunto invariante sincronizado é:

$$L\Lambda < 1. \quad (4.18)$$

Assim, a condição necessária para a estabilidade local assintótica do conjunto invariante sincronizado, é dada por:

$$\begin{aligned} K_j &= L\Lambda_j < 1 \\ K &= \max_{j=1,2,\dots,n-1} L\Lambda_j = L \max_{j=1,2,\dots,n-1} \Lambda_j < 1, \end{aligned} \quad (4.19)$$

ou ainda:

$$K_j = L\Lambda_j = \exp \int_{[0,+\infty) \times [0,1]} \ln |1 - \mu \lambda_j(t)| + \ln |f'(x)| d(\nu \times \rho)(x, t) < 1, \quad (4.20)$$

para  $j \neq 0$ .

**Observação:**

Na prática utilizaremos:

$$C_t = \alpha_t C_G + (1 - \alpha_t) C_L, \quad (4.21)$$

onde  $C_t$  é a matriz conexão com dependência temporal, formada por uma porcentagem  $\alpha_t$ , referente à conexão global:

$$C_G = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{n-1} & \cdots & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & 0 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & \cdots & \frac{1}{n-1} & 0 \end{pmatrix}, \quad (4.22)$$

com  $i, j = 1, 2, \dots, n$  e  $0 < \alpha_t < 1$ .

E a outra porcentagem,  $1 - \alpha_t$ , referente à conexão local:

$$C_L = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{2} & 0 & \cdots & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \cdots & 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix}, \quad (4.23)$$

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

A porcentagem  $\alpha_t$  em (4.21) representa a força da conexão dos corredores de conservação. Na figura 4.1, observamos que quanto maior for  $\alpha_t$ , teremos mais indivíduos circulando entre as arestas, por estarmos considerando o acoplamento global. Agora, quanto menor for  $\alpha_t$ , menor será essa circulação devido ao acoplamento local.

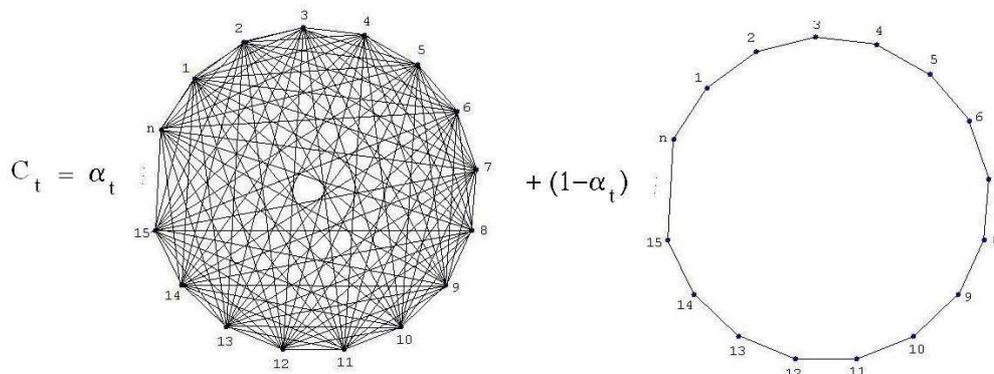


Figura 4.1: Gráfico representando a quantidade de corredores de conservação.

Considere,  $\lambda_t$ ,  $\sigma$  e  $\eta$  os autovalores das matrizes,  $C_t$ ,  $C_L$  e  $C_G$ , respectivamente.

Sejam  $C_L$  e  $C_G$  matrizes circulantes. Como as matrizes circulantes são simultaneamente diagonalizáveis, então  $\exists S$  inversível, tal que  $\forall t$  temos:

$$C_L = SD_t S^{-1},$$

$$C_L = S \begin{pmatrix} \sigma_1 & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & \sigma_n \end{pmatrix} S^{-1}, \quad (4.24)$$

e para a mesma matriz  $S$  inversível,  $\forall t$  segue:

$$C_G = SD_t S^{-1},$$

$$C_G = S \begin{pmatrix} \eta_1 & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & \eta_n \end{pmatrix} S^{-1}. \quad (4.25)$$

Substituindo (4.24) e (4.25) em (4.21), obtemos:

$$C_t = S \begin{pmatrix} \alpha_t \eta_1 + (1 - \alpha_t) \sigma_1 & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & \alpha_t \eta_n + (1 - \alpha_t) \sigma_n \end{pmatrix} S^{-1}. \quad (4.26)$$

Logo, os autovalores da matriz  $C_t$  são:

$$\lambda_t = \alpha_t \eta + (1 - \alpha_t) \sigma, \quad (4.27)$$

onde  $\eta$  e  $\sigma$  são os autovalores das matrizes,  $C_G$  e  $C_L$ , respectivamente.

E como  $B_t = I - C_t$ , temos:

$$B_t = S \begin{pmatrix} 1 - (\alpha_t \eta_1 + (1 - \alpha_t) \sigma_1) & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 1 - (\alpha_t \eta_n + (1 - \alpha_t) \sigma_n) \end{pmatrix} S^{-1}, \quad (4.28)$$

que possui os autovalores:

$$\lambda_t = 1 - (\alpha_t \eta + (1 - \alpha_t) \sigma). \quad (4.29)$$

### 4.3 Simulações Numéricas

As simulações a seguir foram realizadas no *software* Matlab, considerando a configuração para a rede unidimensional, anéis cíclicos, e a matriz conexão  $C_t$ , dada por:

$$C_t = \alpha_t C_G + (1 - \alpha_t) C_L, \quad (4.30)$$

sendo uma porcentagem  $\alpha_t$  referente à conexão global ( $C_G$ ) e outra,  $1 - \alpha_t$ , referente à conexão local ( $C_L$ ).

Nas simulações que seguem, estudaremos o comportamento de  $K = L\Lambda$ , buscando as condições para obtermos a estabilidade do estado sincronizado ( $K = L\Lambda < 1$ ). Investigaremos o termo  $\Lambda$ , que possui dependência da fração migratória,  $\mu$ , e dos autovalores  $\eta$  e  $\sigma$ , das matrizes de conexão global (4.22) e local (4.23), respectivamente. Encontraremos  $n - 1$  autovalores  $\sigma$ , diferentes de um e  $n - 1$  autovalores  $\eta$ , iguais e diferentes de um, e nesse caso,  $\Lambda = \max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j = \Lambda_j$ . Assim, iremos obter os mesmos autovalores, para o mesmo tamanho de rede e acoplamento.

**Exemplo 4.3.1.** *Suponha a densidade  $\rho(\alpha)$ , que define a medida invariante, dada pela distribuição uniforme em  $[\gamma, \beta]$ :*

$$\rho(\alpha) = \begin{cases} \rho_1 = 0, & \text{se } 0 < \alpha < \gamma \\ \rho_2 = \frac{1}{\beta - \gamma}, & \text{se } \gamma < \alpha < \beta \\ \rho_3 = 0, & \text{se } \beta < \alpha < 1, \end{cases}$$

onde  $0 < \gamma < \beta < 1$ .

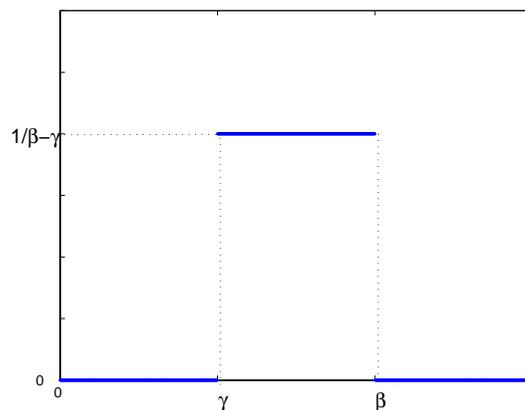


Figura 4.2: A densidade  $\rho(\alpha)$  que define a medida invariante.

Segundo (4.20), temos:

$$\begin{aligned}
K_j &= \exp \int_{[0,+\infty) \times [0,1]} \ln |1 - \mu \lambda_j(\alpha)| + \ln |f'(x)| d(\nu \times \rho)(x, \alpha) \\
&= \exp \left( \int_0^1 \ln |1 - \mu \lambda_j(\alpha)| d\rho(\alpha) + \int_0^{+\infty} \ln |f'(x)| d\nu(x) \right) \\
&= \left( \exp \frac{1}{\beta - \gamma} \int_\gamma^\beta \ln |1 - \mu \lambda_j(\alpha)| d\alpha \right) L.
\end{aligned}$$

Como  $\lambda_j(\alpha) = 1 - (\alpha\sigma + (1 - \alpha)\eta)$ , segue:

$$K_j = \left( \exp \frac{1}{\beta - \gamma} \int_\gamma^\beta \ln |1 - \mu(1 - (\alpha\sigma + (1 - \alpha)\eta))| d\alpha \right) L.$$

Logo a condição de estabilidade do estado sincronizado, dada por (4.19),

é:

$$\begin{aligned}
K &= L \max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j \\
K &= L \max_{j=1, \dots, n-1} \left( \exp \frac{1}{\beta - \gamma} \int_\gamma^\beta \ln |1 - \mu(1 - (\alpha\sigma + (1 - \alpha)\eta))| d\alpha \right) < 1.
\end{aligned}$$

Na figura 4.3, segue o gráfico de  $\Lambda$  em função de  $\gamma$ , com  $\beta = 0,9$  e  $\mu = 0,8$ . Quanto maior for o valor de  $\gamma$ , menor é o valor de  $\Lambda$ . Assim, teremos uma maior possibilidade de sincronização para o intervalo  $[\gamma, \beta]$  contendo os maiores valores, o que significa um maior valor de  $\alpha$ , que de acordo com (4.30), implica na matriz conexão  $C_t$  formada por uma maior porcentagem da matriz conexão global,  $C_G$ .

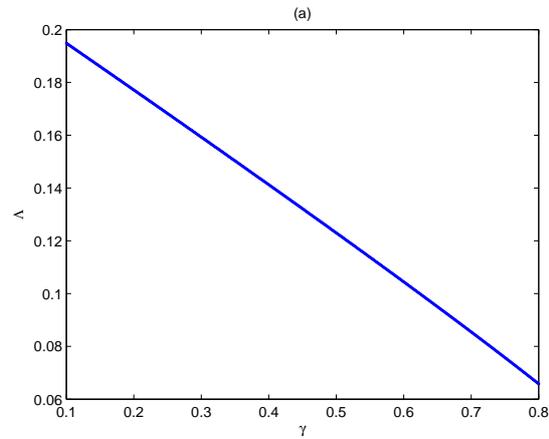


Figura 4.3: Gráfico de  $\Lambda$  em função de  $\gamma$ , para um anel de 5 sítios, com  $\beta = 0,9$  e  $\mu = 0,8$ .

Na figura 4.4 analisaremos o comportamento do gráfico de  $\Lambda$  em função da fração migratória,  $\mu$ , para um anel de 5 sítios, com  $[\gamma, \beta] = [0,6, 0,7]$ . Conforme os valores de  $\mu$  crescem, temos uma diminuição nos valores de  $\Lambda$ . Já para os maiores valores de  $\mu$ , há um aumento no valor de  $\Lambda$ . Assim, para um valor da fração migratória,  $\mu$ , próximo de 0,8, maior é a possibilidade de sincronização.

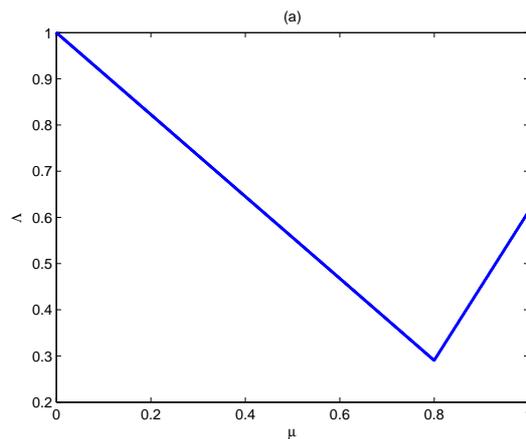


Figura 4.4: Gráfico de  $\Lambda$  em função de  $\mu$ , com  $[\gamma, \beta] = [0,6, 0,7]$  para um anel de 5 sítios.

**Exemplo 4.3.2.** Considere a densidade  $\rho(\alpha)$ , que define a medida invariante, dada pela distribuição uniforme em  $[\alpha^* - \epsilon, \alpha^* + \epsilon]$ :

$$\rho(\alpha) = \begin{cases} \rho_1 = 0, & \text{se } 0 < \alpha < \alpha^* - \epsilon \\ \rho_2 = \frac{1}{2\epsilon}, & \text{se } \alpha^* - \epsilon < \alpha < \alpha^* + \epsilon \\ \rho_3 = 0, & \text{se } \alpha^* + \epsilon < \alpha < 1, \end{cases}$$

sendo  $0 < \alpha^* - \epsilon < \alpha^* + \epsilon < 1$ .

De acordo com (4.20), temos:

$$\begin{aligned} K_j &= \exp \int_{[0,+\infty) \times [0,1]} \ln |1 - \mu \lambda_j(\alpha)| + \ln |f'(x)| d(\nu \times \rho)(x, \alpha_t) \\ &= \exp \left[ \int_0^1 \ln |1 - \mu \lambda_j(\alpha)| d\rho(\alpha) + \int_0^{+\infty} \ln |f'(x)| d\nu(x) \right] \\ &= \left( \exp \frac{1}{2\epsilon} \int_{\alpha^* - \epsilon}^{\alpha^* + \epsilon} \ln |1 - \mu \lambda_j(\alpha)| d\alpha \right) L. \end{aligned}$$

Agora, como  $\lambda_j(\alpha) = 1 - (\alpha\sigma + (1 - \alpha)\eta)$ , temos:

$$K_j = \left( \exp \frac{1}{2\epsilon} \int_{\alpha^* - \epsilon}^{\alpha^* + \epsilon} \ln |1 - \mu(1 - (\alpha\sigma + (1 - \alpha)\eta))| d\alpha \right) L.$$

Logo, a condição de estabilidade do estado sincronizado é dada por:

$$\begin{aligned} K &= L \max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j \\ K &= L \max_{j=1, \dots, n-1} \left( \exp \frac{1}{2\epsilon} \int_{\alpha^* - \epsilon}^{\alpha^* + \epsilon} \ln |1 - \mu(1 - (\alpha\sigma + (1 - \alpha)\eta))| d\alpha \right) < 1. \end{aligned}$$

Na figura 4.5 iremos analisar o comportamento de  $\Lambda$ , em função de  $\alpha^*$ , considerando um anel com 5 sítios,  $\mu = 0,3$  e  $\mu = 0,8$ . Obtemos os menores valores de  $\Lambda$  para os maiores valores de  $\alpha^*$  e  $\mu$ . Assim, há uma maior possibilidade de sincronização, quando assumimos o intervalo  $[\alpha^* - \epsilon, \alpha^* + \epsilon]$  contendo grandes valores, que de acordo com 4.30, como  $\alpha \in [\alpha^* - \epsilon, \alpha^* + \epsilon]$ , a matriz conexão  $C_t$  é formada por uma maior porcentagem da matriz conexão global,  $C_G$ .

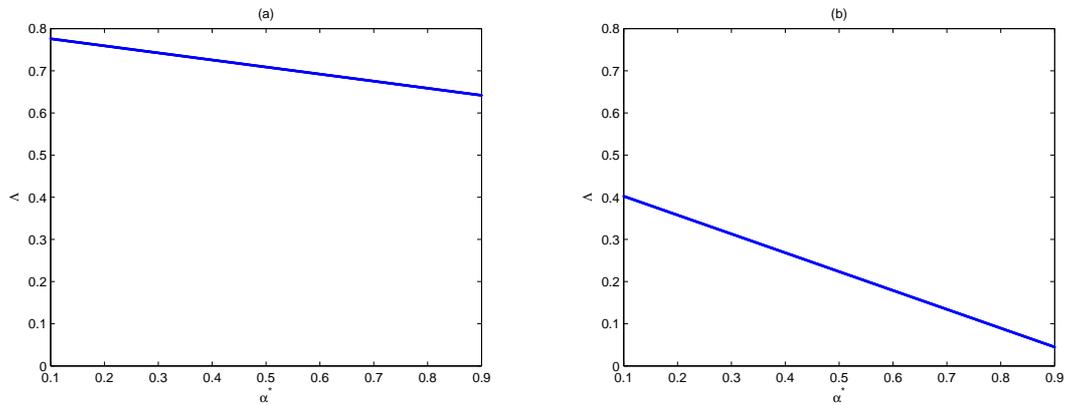


Figura 4.5: Gráficos de  $\Lambda$  em função do parâmetro  $\alpha^*$ , para um anel de 5 sítios, considerando: *a)*  $\mu = 0,3$ , *b)*  $\mu = 0,8$ .

Na figura 4.6, seguem gráficos de  $\Lambda$  em função da fração migratória  $\mu$ , considerando  $\alpha^* = 0,2$  e  $\alpha^* = 0,8$ , para um anel de 5 sítios. Conforme o valor de  $\mu$  cresce, há uma diminuição dos valores de  $\Lambda$ . Já para os maiores valores de  $\mu$ , após  $\Lambda$  atingir um valor mínimo, temos um aumento nos valores de  $\Lambda$ . Assim, temos uma maior possibilidade de sincronização para valores da fração migratória,  $\mu$ , próximos de 0,8.

Comparando os gráficos onde  $\alpha^* = 0,2$  e  $\alpha^* = 0,8$ , os menores valores de  $\Lambda$  são gerados pelos maiores valores de  $\alpha^*$ . Assim concluímos que a matriz conexão  $C_t$ , composta de uma porcentagem maior da matriz conexão global, favorece a sincronização, em comparação com a matriz conexão  $C_t$ , formada por uma porcentagem maior da matriz conexão local.

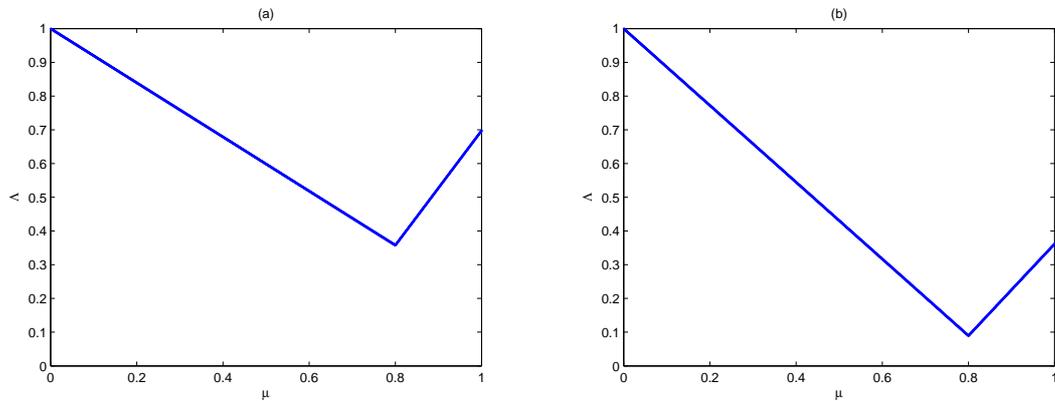


Figura 4.6: Gráficos de  $\Lambda$  em função de  $\mu$ , considerando 5 sítios e: a)  $\alpha^* = 0,2$ , b)  $\alpha^* = 0,8$ .

**Exemplo 4.3.3.** a) *Considere agora uma medida natural invariante dada por soluções periódicas.*

Para uma solução de período 2,  $p$  e  $q$ , por exemplo, a medida natural invariante  $\rho(\alpha)$  é  $\frac{1}{2}$ , se o intervalo contém  $p$  ou  $q$ , e zero caso contrário. Supomos  $0 < p < q < 1$  e admitimos  $p < \alpha < q$ .

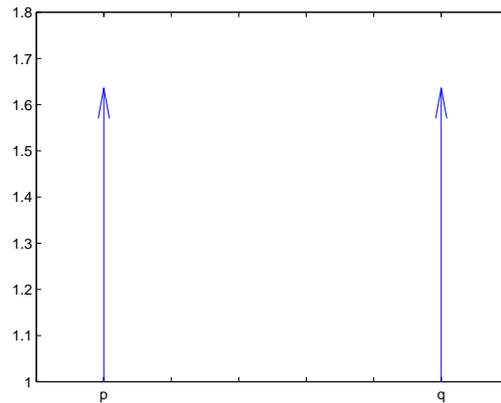


Figura 4.7: Função  $\rho(\alpha)$  onde a medida é  $\frac{1}{2}$ , se o intervalo contém o ponto  $p$  ou o ponto  $q$ , e zero caso contrário.

De acordo com (4.20), temos:

$$\begin{aligned}
K_j &= \exp \int_{[0,+\infty) \times [0,1]} \ln |1 - \mu \lambda_j(\alpha)| + \ln |f'(x)| d(\nu \times \rho)(x, \mu) \\
&= \exp \left[ \left( \int_0^1 \ln |1 - \mu \lambda_j(\alpha)| d\rho(\mu) \right) + \left( \int_0^{+\infty} \ln |f'(x)| d\nu(x) \right) \right] \\
&= \left[ \exp \left( \frac{\ln |1 - \mu \lambda_j(p)|}{2} + \frac{\ln |1 - \mu \lambda_j(q)|}{2} \right) \right] L \\
&= |1 - \mu \lambda_j(p)|^{\frac{1}{2}} |1 - \mu \lambda_j(q)|^{\frac{1}{2}} L.
\end{aligned}$$

Como  $\lambda_j(\alpha) = 1 - (\alpha\sigma + (1 - \alpha)\eta)$ , segue:

$$K_j = |1 - \mu(1 - (p\sigma + (1 - p)\eta))|^{\frac{1}{2}} |1 - \mu(1 - (q\sigma + (1 - q)\eta))|^{\frac{1}{2}} L.$$

A condição de estabilidade do estado sincronizado é dada por:

$$\begin{aligned}
K &= L \max_{j=1, \dots, n-1} \Lambda_j \\
K &= L \max_{j=1, \dots, n-1} |1 - \mu(1 - (p\sigma + (1 - p)\eta))|^{\frac{1}{2}} |1 - \mu(1 - (q\sigma + (1 - q)\eta))|^{\frac{1}{2}} < 1.
\end{aligned}$$

Na figura 4.8, segue o gráfico de  $\Lambda$  em função de  $p$ , para  $q$  fixo. Quanto menor for a distância entre  $p$  e  $q$ , contendo os maiores valores, menor é o valor de  $\Lambda$ . Logo, temos uma maior possibilidade de sincronização para um maior valor de  $\alpha$ , o que implica na matriz conexão  $C_t$ , sendo formada por uma maior porcentagem da matriz conexão global.

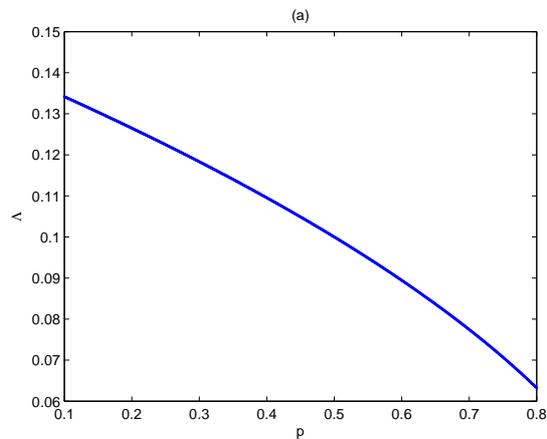


Figura 4.8: Gráfico de  $\Lambda$  em função de  $p$ , com  $q = 0,9$ ,  $\mu = 0,8$  e considerando um anel de 5 sítios.

Na figura 4.9 observamos que conforme  $\mu$  cresce até 0,8, temos uma diminuição nos valores de  $\Lambda$ . Agora, para  $\mu > 0,8$  há um aumento no valor de  $\Lambda$ . Portanto, para valores da fração migratória,  $\mu$ , próximos de 0,8, maior é a possibilidade de sincronização.

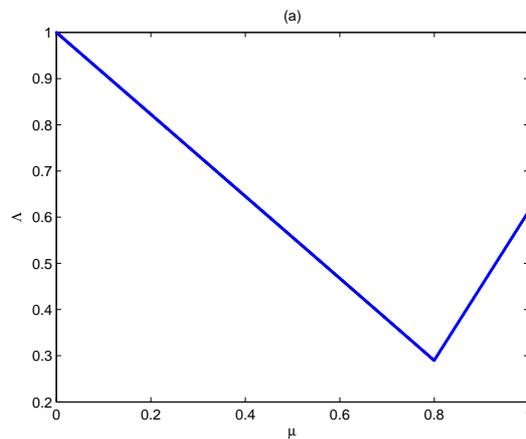


Figura 4.9: Gráfico de  $\Lambda$  em função de  $\mu$ , para um anel de 5 sítios com  $p = 0,6$  e  $q = 0,7$ .

b) Para uma solução de período  $m$ ,  $p, \dots, q$ , por exemplo, onde  $0 < p < \dots < q < 1$ , a medida natural invariante é  $\frac{1}{m}$  se o intervalo contém  $p, \dots, q$ , e zero caso contrário.

Nas figuras 4.10 *a*), o gráfico de  $\Lambda$  em função do período  $m$  foi obtido considerando para cada  $m$ , os pontos periódicos, de período 2,  $[p, q] = [0, 2, 0, 8]$ , os extremos do intervalo, cujo interior contém os demais pontos periódicos,  $m - 2$  e todos igualmente espaçados. Na figura 4.10 *b*), segue o gráfico de  $\Lambda$  em função de  $\mu$ , com a medida invariante, dada pela distribuição uniforme em  $[\gamma, \beta]$  (exemplo 4.3.1). Utilizando o mesmo valor da fração migratória  $\mu$ , obtemos o mesmo valor de  $\Lambda$  em *a*) e *b*), para os maiores valores de  $m$  em *a*). Notamos ainda, que para os menores períodos  $m$ , maior é a possibilidade de sincronização para o caso  $m$ -periódico em relação ao caso contínuo.

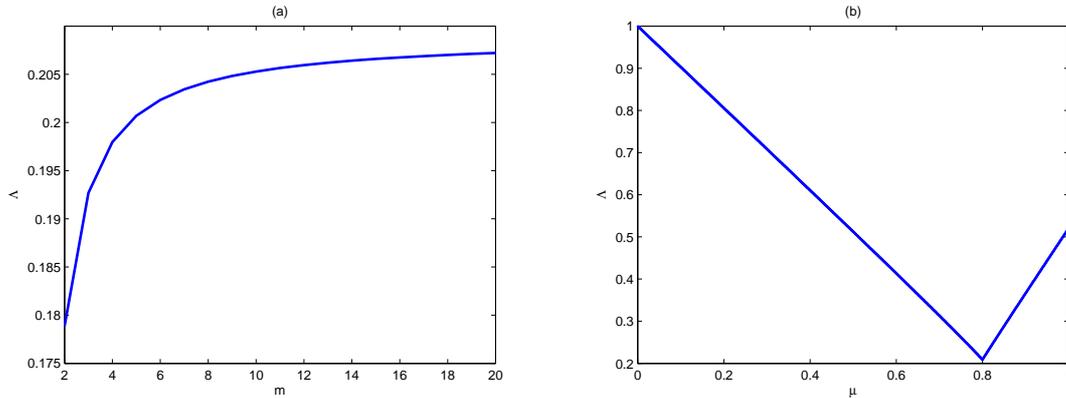


Figura 4.10: Gráficos de: (a)  $\Lambda$  em função do período  $m$ , considerando um anel de 5 sítios e  $\mu = 0, 8$ , (b)  $\Lambda$  em função de  $\mu$ , para um anel de 5 sítios com  $[\gamma, \beta] = [0, 2, 0, 8]$ .

## 4.4 Conclusões

Neste capítulo, obtivemos o critério de estabilidade do estado síncrono para uma metapopulação composta por uma única espécie e acoplada via migração com dependência temporal. Para tal, consideramos um sistema de  $n$  sítios, uma configuração da rede como anéis cíclicos e a matriz de interação simétrica.

Para explorar o critério de estabilidade do estado síncrono, obtido em (4.20), apresentamos exemplos (seção 4.3), que nos permitiram algumas conclusões.

De acordo com os exemplos, temos uma maior possibilidade de sincronização para os maiores valores de  $\alpha$ , ou seja, quando a matriz conexão  $C_t$  é formada por uma porcentagem maior da matriz conexão global. Observamos também, que para valores da fração migratória,  $\mu$ , próximos de 0,8, maior será a possibilidade de sincronização.

Obtivemos um resultado novo ao compararmos o caso onde a medida invariante é dada pela distribuição uniforme, cujo intervalo  $[\gamma, \beta]$  é contínuo e com infinitos períodos, e o caso  $m$ -periódico, para o mesmo valor de  $\mu$ . Concluimos que os menores valores de  $\Lambda$  são obtidos, para  $m$  grande. E ainda, para os menores períodos  $m$ , maior é a possibilidade de sincronização para o caso  $m$ -periódico em relação ao caso contínuo.

## 5 CONCLUSÕES E SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS

Neste trabalho, modelamos a migração com dependência e independência da densidade. No capítulo 2, analisamos os efeitos causados pela migração dependente da densidade, baseados em trabalhos já publicados. Nesse caso, consideramos que a migração pode ocorrer por excesso ou escassez de indivíduos. Inicialmente, estudamos a instabilidade gerada pela migração e, após, obtivemos um critério de estabilidade do estado síncrono.

Nos capítulos 3 e 4, modelamos a migração com independência na densidade. Nesses capítulos, após obtermos um critério de estabilidade do estado síncrono, considerando a migração com dependência temporal, realizamos simulações. Esses critérios obtidos estão de acordo com o trabalho desenvolvido por Earn, Levin e Rohani (2000) e são compostos pela componente local, número de Lyapunov da órbita sincronizada, e pela componente espacial.

No capítulo 3 supomos a partida dos indivíduos, representada pela fração migratória, dependente do tempo. Fazendo uso do critério obtido, concluímos que para valores da fração migratória  $\mu$ , próximos de 0,7 e 0,8, maior será a possibilidade de sincronização e mais forte será o acoplamento entre os sítios. Notamos ainda, que há uma maior probabilidade de sincronização quando a rede é composta por um número menor de sítios e para o acoplamento global.

Buscamos também uma relação entre o caso onde a medida invariante é dada pela distribuição uniforme em intervalo contínuo e com infinitos períodos, e o caso  $m$ -periódico. Assim podemos concluir que há uma aproximação entre esses dois casos quando consideramos os períodos relativamente grandes, para o caso  $m$ -periódico. E ainda, para os menores períodos  $m$ , maior é a possibilidade de sincronização para o caso  $m$ -periódico em relação ao caso contínuo.

Outra comparação feita diz respeito ao critério de estabilidade do estado síncrono desenvolvido no trabalho de Giordani (2006), em que a migração independe da densidade dos sítios, com o critério desenvolvido no capítulo 3. Através das simulações obtivemos os mesmos resultados para esses dois critérios.

Após o estudo da partida dos indivíduos, nos detivemos na chegada, uma vez que, todos os indivíduos que partem chegam em algum sítio e, devido à migração ser de curta duração, não há perdas de indivíduos durante o processo.

Assim, no capítulo 4 presumimos que uma fração constante migra, conforme a distribuição dependente do tempo. De acordo com o critério obtido, concluímos que para os maiores valores de  $\alpha$ , temos uma maior possibilidade de sincronização, já que, quando a matriz conexão  $C_t$  é formada por uma porcentagem maior da matriz conexão global a chance de sincronização é maior. Notamos também uma maior possibilidade de sincronização para valores da fração migratória,  $\mu$ , próximos de 0,8.

Comparamos ainda o caso cuja medida invariante é dada pela distribuição uniforme em um intervalo contínuo e com infinitos períodos e o caso  $m$ -periódico. Assim, obtivemos os mesmos valores de  $\Lambda$  para esses dois casos, desde que  $m$  seja relativamente grande. E ainda, para os menores períodos  $m$ , maior é a possibilidade de sincronização para o caso  $m$ -periódico em relação ao caso contínuo.

Ao final, comparamos os critérios desenvolvidos para a migração dependente e independente da densidade. Uma das vantagens da migração dependente do tempo (capítulos 3 e 4), em relação à migração dependente da densidade (capítulo 2) é a maior liberdade em trabalhar o critério desenvolvido para a estabilidade assintótica local do conjunto invariante sincronizado,  $L\Lambda < 1$ . Isso porque, quando  $L$  e  $\Lambda$  dependem de duas funções diferentes, podemos estudar de maneira independente essas duas expressões.

Como neste trabalho consideramos apenas a rede unidimensional, na forma de anéis cíclicos, a utilização de redes bidimensionais seriam um complemento

a esse estudo. Outro fator a ser considerado futuramente seria a utilização de outra função  $f$  para simularmos a dinâmica local.

## Apêndice A    MATRIZES CIRCULANTES

O primeiro registro feito de uma matriz circulante é um artigo escrito por E. Catalan, em 1846 (Carlson, 1982).

Uma matriz circulante ( $n \times n$ ) é uma matriz complexa da forma:

$$C = \text{circ}(c_1, c_2, \dots, c_n) = \begin{pmatrix} c_1 & c_2 & \dots & c_n \\ c_n & c_1 & \dots & c_{n-1} \\ \vdots & \ddots & \ddots & \vdots \\ c_2 & \dots & c_n & c_1 \end{pmatrix}. \quad (\text{A.1})$$

Observamos na matriz circulante que cada vetor linha é deslocado um elemento para a direita, em relação ao vetor linha anterior.

O conjunto de  $n \times n$  matrizes circulantes formam uma álgebra comutativa, uma vez que para quaisquer duas matrizes circulantes  $A$  e  $B$ , a soma  $A + B$  é circulante, o produto  $A.B$  é circulante e  $AB = BA$ .

Na análise numérica, matrizes circulantes são importantes pois são diagonalizáveis por uma transformada de Fourier e assim, as equações lineares, que contêm matrizes circulantes, podem ser resolvidas através de uma transformada de Fourier. Portanto, temos:

$$C = FDF^{-1}, \quad (\text{A.2})$$

onde  $C$  é uma matriz circulante,  $F = [f_{ij}]$  é uma matriz de Fourier, com  $i, j = 1, 2, \dots, n$ , sendo  $F = \frac{1}{\sqrt{n}}(z^{(i-1)(j-1)})$  e  $z = \exp(\frac{-2\pi i}{n})$ :

$$F = \frac{1}{\sqrt{n}} \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 & \dots & 1 \\ 1 & z & z^2 & \dots & z^{n-1} \\ 1 & z^2 & z^4 & \dots & z^{2(n-1)} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & z^{n-1} & z^{2(n-1)} & \dots & z^{(n-1)(n-1)} \end{pmatrix}. \quad (\text{A.3})$$

A matriz  $D$  é a matriz diagonal dos autovalores  $\zeta_k$  de  $C$  com  $k = 1, \dots, n$ , onde:

$$\zeta_k = p(z^{k-1}), \quad (\text{A.4})$$

e  $p(x) = c_1 + c_2x + \dots + c_{n-1}x^{n-1}$ .

As matrizes circulantes são diagonalizáveis, e as colunas de  $F$  são autovetores para qualquer matriz circulante. Logo, se  $A$  e  $B$  são matrizes circulantes, temos

$$A = F\Theta F^{-1} \quad (\text{A.5})$$

$$B = F\Phi F^{-1}, \quad (\text{A.6})$$

onde  $\Theta$  e  $\Phi$  são as matrizes diagonais dos autovalores  $\theta_i$  e  $\phi_i$ , com  $i = 1, \dots, n$  das matrizes  $A$  e  $B$ , respectivamente. Assim,  $AB = F\Theta\Phi F^{-1}$ , com os autovalores  $\theta_i\phi_i$ .

## Apêndice B    TEORIA ERGÓDICA

A teoria ergódica de sistemas dinâmicos é uma ferramenta matemática que surgiu devido a necessidade de entender e compreender sistemas caóticos.

De acordo com o teorema fundamental da Teoria Ergódica (Oliveira, 2006), para qualquer subconjunto mensurável e para quase todo ponto, existe um tempo médio de permanência da órbita do ponto nesse conjunto. O teorema que calcula o tempo médio de permanência para quase todo ponto é o Teorema Ergódico de Birkhoff. Antes de enunciarmos esse teorema, definiremos tempo médio de permanência de uma órbita em um conjunto.

Dado  $x \in N$  e um conjunto mensurável  $E \subset N$ , determinaremos com que frequência a órbita de  $x$  por  $f$  visita  $E$ , isto é, calcularemos

$$\Psi_n(E, x) = \frac{\#\{0 \leq j \leq n-1 : f^j(x) \in E\}}{n}, \quad (\text{B.1})$$

onde  $\#E$  é o número de elementos de  $E$ .

Note que (B.1) equivale a

$$\Psi_n(E, x) = \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} \chi_E(f^j(x)), \quad (\text{B.2})$$

onde  $\chi_E$  é a função característica do conjunto  $E$ , isto é,  $\chi_E = 1$  se  $x \in E$  e  $\chi_E = 0$ , caso contrário.

Quando  $n \rightarrow \infty$ , denotamos o tempo médio de permanência da órbita de  $x$  em  $E$  o limite

$$\Psi(E, x) = \lim_{n \rightarrow \infty} \Psi_n(E, x), \quad (\text{B.3})$$

quando existe. Porém, nem sempre esse limite existe, (Oliveira, 2006).

A seguir, apresentaremos o enunciado do Teorema Ergódico de Birkhoff, cuja demonstração pode ser encontrada em Oliveira (2006).

**Teorema B.0.1.** (*Teorema Ergódico de Birkhoff*) Seja  $f : N \rightarrow N$  uma transformação mensurável e  $\mu$  uma probabilidade invariante por  $f$ . Dada qualquer função integrável  $\varphi : N \rightarrow \mathbb{R}$  o limite

$$\tilde{\varphi}(x) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} \varphi(f^j(x)), \quad (\text{B.4})$$

existe em  $\mu$ -quase todo ponto  $x \in N$ . Além disso,

$$\int \tilde{\varphi}(x) d\mu(x) = \int \varphi(x) d\mu(x). \quad (\text{B.5})$$

Na sequência, enunciaremos o Teorema Ergódico Multiplicativo de Oseledec, (Eckmann e Ruelle, 1985):

**Teorema B.0.2.** (*Teorema Ergódico Multiplicativo de Oseledec*) Seja  $\rho$  uma medida probabilidade no espaço  $N$  e  $f : N \rightarrow N$  uma medida invariante, tal que  $\rho$  é ergódica. Considere também  $T : N \rightarrow A_{m \times n}$ , ( $A_{m \times n}$  são todas as matrizes  $m \times n$ ), uma aplicação mensurável tal que

$$\int \rho(dx) \log^+ \|T(x)\| < \infty, \quad (\text{B.6})$$

onde  $\log^+ u = \max(0, \log u)$ . Defina a matriz  $T_x^n = T(f^{n-1}x) \dots T(fx)T(x)$ . Então para  $\rho$ -quase todo  $x$ , o seguinte limite existe

$$\lim_{n \rightarrow \infty} (T_x^{n*} T_x^n)^{\frac{1}{2n}} = \Gamma. \quad (\text{B.7})$$

(Denotamos  $T_x^{n*}$  a matriz adjunta de  $T_x^n$ , e consideramos  $\frac{1}{2n}$  raízes da matriz positiva  $T_x^{n*} T_x^n$ ).

## Referências Bibliográficas

- Alligood, K. T.; Sauer, T. D.; Yorke, J. A. *Chaos An Introduction to Dynamical Systems*. Springer, 1996.
- Barrionuevo, J. A.; Silva, J. A. L. Migração e Sincronismo em certos Modelos Populacionais. *TEMA Tend. Mat. Apl. Comput.*, v.7, n.2, p.201-208, 2006.
- Barrionuevo, J. A.; Silva, J. A. L. Stability and synchronism of certain coupled Dynamical Systems. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, v.40, p. 939-951, 2008.
- Bjornstad, O. N.; Ims, R. A.; Lambin, X. Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Trends in Ecology & Evolution*, v.14, n.11, p.427-432, 1999.
- Carlson, D.H. Book Reviews Circulant Matrices, By Philip J. Davis, *Bulletin (New Series) of the American Mathematical Society*, v.7, n.2, p.421-422, 1982.
- Cazelles, B.; Stone, L. Detection of imperfect population synchrony in an uncertain world. *Journal of Animal Ecology*, v.72, p.953-968, 2003.
- Doebeli, M. Dispersal and Dynamics. *Theoretical Population Biology*, v.47, p.82-106, 1995.
- Earn, D.J.D.; Levin, S.A.; Rohani, P. Coherence and Conservation. *Science*, v.290, p.1360-1364, 2000.
- Eckman, J. P.; Ruelle, D. Ergodic theory of chaos and strange attractors. *Reviews of Modern Physics*, v.57, n.3, p.617-656, 1985.
- Giordani, F.T. *A Instabilidade Causada pela Migração Dependente da Densidade em Metapopulações*. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2003.

- Giordani, F.T. *Sincronização em Metapopulações*. Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2006.
- Giordani, F. T.; Silva, J. A. L. A Instabilidade Causada pela Migração Dependente da Densidade em Redes de Populações Acopladas. *TEMA Tend. Mat. Apl. Comput.*, v.5, n.1, p.87-96, 2004.
- Giordani, F. T.; Silva, J. A. L. Sincronização em Metapopulações com Migração Dependente da Densidade. *TEMA Tend. Mat. Apl. Comput.*, v.6, n.2, p.229-237, 2005.
- Giordani, F. T.; Silva, J. A. L. Sincronização em Metapopulações com Hierarquia na Dinâmica Local. *TEMA Tend. Mat. Apl. Comput.*, v.8, n.2, p.249-258, 2007.
- Hall, T. D.; Jones, L.M.; Turchin P. Using Theoretical Ecology to Examine Spatial Synchrony across World-Systems, Atlanta: Paper for *American Sociological Association, Political Economy of the World-System Refereed Roundtables*, 290, 2003.
- Hansson, L. Dispersal and connectivity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society*, v.42, p.89-103, 1991.
- Jansen, V. A. A. Regulation of Predator-Prey Systems through Spatial Interactions: A Possible Solution to the Paradox of Enrichment, *Oikos* , v.74, n.3, p.384-390, 1995.
- Kirchheim, P.D.; Chapla, T.E. Metapopulações. Disponível em: < [http : //www.nupelia.uem.br/Pesquisador/13\\_Eva.../metapopulacoes.pdf](http://www.nupelia.uem.br/Pesquisador/13_Eva.../metapopulacoes.pdf) > Acesso em: 14 abril 2009.
- Lancaster, P.; Tismenetsky, M. *The Theory of Matrices*. New York: Academic Press, 1985.
- Liebhold, A.; Koenig, W.D.; Bjornstad, O. N. Spatial Synchrony in Population Dynamics. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v.35, p.467-490, 2004.

- Marcus, M.; Ming, H. *A Survey of Matrix Theory and Matrix Inequalities*. Boston: Allyn and Bacon, 1964.
- Oliveira, K. *Um primeiro curso em Teoria Ergódica e Aplicações*. Departamento de Matemática, Universidade Federal de Alagoas, 2006.
- Rempel, A.L. *Instabilidade de Turing e Sincronismo em Redes de Populações Acopladas*. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.
- Ribeiro, M. de S. L.; De Moura, I.O.; Pinto, M.P.; Nabout, J.C.; De Melo, T.L.; Costa, S.S.; Rangel, T. F. L. V. B. Evidências do Efeito Moran na Sincronia Populacional: Uma Demonstração em Microcosmo Experimental. *Neotropical Entomology*, v.36, n.5, p.662-669, 2007.
- Rohani, P.; Ruxton, G. D. Dispersal and stability in metapopulations. *IMA Journal of Mathematics Applied in Medicine and Biology*, v.16, p.297-306, 1999.
- Silva, J. A. L.; De Castro, M. L.; Justo, D. A. R. Synchronism in a Metapopulation Model. *Bulletin of Mathematical Biology*, v.62, p.337-349, 2000.
- Silva, J. A. L.; De Castro, M. L.; Justo, D. A. R. Stability in a Metapopulation Model with Density-dependent Dispersal. *Bulletin of Mathematical Biology*, v.63, p.485-505, 2001.
- Silva, J. A. L.; Giordani, F. T. Density-Dependent Dispersal in Multiple Species Metapopulations. *Mathematical Biosciences and Engineering*, v.5, n.4, p.843-857, 2008.
- Yirdaw, E. Role of ecological corridors in conservation and rehabilitation of degraded ecosystems. Disponível em: < [http : //www.mm.helsinki.fi/mmeko/vitri/forrsa/GIS\\_AL2\\_course %20proceedings/cd/Course/Role20of%20ecological%20corridors%20in %20conservation.pdf](http://www.mm.helsinki.fi/mmeko/vitri/forrsa/GIS_AL2_course%20proceedings/cd/Course/Role20of%20ecological%20corridors%20in%20conservation.pdf) > Acesso em: 14 abril 2009.

Zhou, X.; Perry, J.N.; Woiwod, I.P.; Harrington, R.; Bale, J.S.; Clark, S.J. Temperature change and complex dynamics. *Springer*, v.112, p.543-550, 1997.