

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

**Sincronização de um Modelo
Metapopulacional com a Taxa de
Reprodução Intrínseca da População
Dependente do Tempo**

por

Carlos Eduardo Espinosa

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, Agosto de 2012.

CIP - CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

Espinosa, Carlos Eduardo

Sincronização de um Modelo Metapopulacional com a Taxa de Reprodução Intrínseca da População Dependente do Tempo / Carlos Eduardo Espinosa.—Porto Alegre: PPGMAP da UFRGS, 2012.

68 p.: il.

Dissertação (mestrado) —Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Porto Alegre, 2012.

Orientador: Loureiro da Silva, Jacques Aveline

Dissertação: Sistemas Não-Lineares e Aplicações, Sistemas Dinâmicos Discretos, Ecologia Matemática, Estabilidade, Sincronismo.

Sincronização de um Modelo Metapopulacional com a Taxa de Reprodução Intrínseca da População Dependente do Tempo

por

Carlos Eduardo Espinosa

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:

Prof^ª. Dr^ª. Flávia Tereza Giordani
CFM/UFSC

Prof. Dr. José Afonso Barrionuevo
PPGMAp/UFRGS

Prof. Dr. Luiz Alberto Díaz Rodrigues
UFSM

Dissertação apresentada
10/08/2012.

Prof^ª Dr^ª Maria Cristina Varrialle
Coordenador

Sumário

LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE SÍMBOLOS	ix
RESUMO	x
ABSTRACT	xi
1 INTRODUÇÃO	1
2 CONCEITOS EM SISTEMAS DINÂMICOS	5
2.1 Números de Lyapunov	5
2.2 A Função Exponencial Logística	8
2.3 Um Estudo sobre a Teoria Ergódica	11
3 SINCRONISMO EM UMA METAPOPOPULAÇÃO	14
3.1 O Modelo	15
3.2 Estabilidade do Estado Síncrono	19
3.3 Taxa de Reprodutividade Intrínseca da População Dependente do Tempo	26
3.4 Conclusões do capítulo	30
4 SIMULAÇÕES NUMÉRICAS	32
4.1 Simulações Numéricas	32
4.2 Medida de Dirac no ponto $r = r_0$	34

4.3	Medida de Probabilidade Centrada em dois pontos r_1, r_2 . . .	35
4.4	Medida de Probabilidade Centrada em quatro pontos r_1, r_2, r_3 e r_4	36
4.5	Medida de Probabilidade distribuída contínua e uniformemente num intervalo $[a, b]$	37
4.6	Medida de Probabilidade segundo a distribuição de Gauss . .	38
4.7	Comparando as Medidas de Distribuição de r	43
4.8	Conclusões do capítulo	54
5	CONCLUSÕES E SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS	56
APÊNDICE A	CÁLCULO NUMÉRICO DOS EXPOENTES DE LYAPUNOV	58
APÊNDICE B	MATRIZES CIRCULANTES	60
APÊNDICE C	LINEARIZAÇÃO EM TORNO DO ESTADO SIN- CRONIZADO	62
APÊNDICE D	TEOREMAS	63
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	65

Lista de Figuras

Figura 2.1	Gráfico da Função Exponencial Logística para $r = 0, 7$, $r = 1$ e $r = 2, 8$	8
Figura 2.2	Diagrama de Bifurcação da Função Exponencial Logística. (a) $0 < r < 5$; (b) $2, 5 < r < 5$	10
Figura 2.3	Números de Lyapunov da Função Exponencial Logística.	11
Figura 3.1	Vizinhança do tipo anel cíclico com $N = 1$. Conexão Local. . .	17
Figura 3.2	Vizinhança do tipo anel cíclico. Conexão Global.	18
Figura 4.1	Medida de Dirac no ponto $r = r_0$. A medida é 1 se o intervalo contém o ponto r_0 , ou zero, caso contrário.	34
Figura 4.2	Medida de Probabilidade centrada em dois pontos r_1 e r_2 . A medida é $\frac{1}{2}$ se o intervalo contém o ponto r_1 ou o ponto r_2 , ou zero, caso contrário.	35
Figura 4.3	Medida de Probabilidade centrada em quatro pontos r_1, r_2, r_3 e r_4	37
Figura 4.4	Medida Distribuída Contínua e Uniformemente no intervalo $[a, b]$	38
Figura 4.5	Medida de Probabilidade segundo a Distribuição Gaussiana.	40
Figura 4.6	$L\Lambda \times \mu$ para a distribuição de Dirac no ponto $r = r_0$. (a) Comparação entre acoplamento Local e Global, com $n = 15$; (b) Comparação entre $n = 15$ e $n = 4$ sítios, para acoplamento Global. Todos os pontos abaixo da reta constante $L\Lambda = 1$ nos dizem que o sistema está assintoticamente localmente estável, ou seja, para esses valores obtemos sincronização.	42

Figura 4.7	$L\Lambda \times r_0$ para δ , medida de Dirac em r_0 , $\mu = 0,5$, $n = 15$ e sítios acoplados em forma de anéis cíclicos considerando: (a) Acoplamento Local; (b) Acoplamento Global.	42
Figura 4.8	Distribuições utilizadas para a comparação das medidas de probabilidade.	44
Figura 4.9	Legenda dos gráficos das comparações de cada medida de distribuição.	45
Figura 4.10	Gráficos de $L\Lambda \times \mu$ para os 5 exemplos de medida de probabilidade estudados: Medida de probabilidade de Dirac no ponto r_0 , Medida centrada em dois pontos r_1 e r_2 , Medida centrada em quatro pontos r_1, r_2, r_3 e r_4 , Medida distribuída contínua e uniforme no intervalo $[a, b]$ e Medida de distribuição Normal. Acoplamento por Conexão Global com $n = 15$. A reta constante equivale a $L\Lambda = 1$, qualquer valor acima dessa reta ($L\Lambda > 1$) indica que nosso sistema não é localmente assintoticamente estável (está na região de impossibilidade de sincronia) para valores da fração migratória μ . (a) $r_0 = 3$, $\beta = 0,05$; (b) $r_0 = 3,4$, $\beta = 0,05$	49
Figura 4.11	Gráficos de $L\Lambda \times \mu$ para os 5 exemplos de medida de probabilidade estudados: Medida de probabilidade de Dirac no ponto r_0 , Medida centrada em dois pontos r_1 e r_2 , Medida centrada em quatro pontos r_1, r_2, r_3 e r_4 , Medida distribuída contínua e uniforme no intervalo $[a, b]$ e Medida de distribuição Normal. Acoplamento por Conexão Global com $n = 15$. A reta constante equivale a $L\Lambda = 1$, qualquer valor acima dessa reta ($L\Lambda > 1$) indica que nosso sistema não é localmente assintoticamente estável (está na região de impossibilidade de sincronia) para valores da fração migratória μ . (a) $r_0 = 3,75$, $\beta = 0,05$; (b) $r_0 = 4,3$, $\beta = 0,05$	50

Figura 4.12 Gráficos de $L\Lambda \times \mu$ para os 5 exemplos de medida de probabilidade estudados: Medida de probabilidade de Dirac no ponto r_0 , Medida centrada em dois pontos r_1 e r_2 , Medida centrada em quatro pontos r_1, r_2, r_3 e r_4 , Medida distribuída contínua e uniforme no intervalo $[a, b]$ e Medida de distribuição Normal. Acoplamento por Conexão Global com $n = 15$. A reta constante equivale a $L\Lambda = 1$, qualquer valor acima dessa reta ($L\Lambda > 1$) indica que nosso sistema não é localmente assintoticamente estável (está na região de impossibilidade de sincronia) para valores da fração migratória μ . (a) $r_0 = 3,8$, $\beta = 0,1$; (b) $r_0 = 4,3$, $\beta = 0,1$ 51

Figura 4.13 Gráficos Sítio \times Tempo em (a), (c) e (e) para distribuição centrada em dois pontos, com $r_0 = 3,75$ e $\beta = 0,05$. Acoplamento Global. (a) $\mu = 0$; (c) $\mu = 0,2$; (e) $\mu = 0,3$; Gráficos Densidade \times Tempo em (b), (d) e (f). 53

LISTA DE SÍMBOLOS

x_t	População x no tempo t .
x_t^i	População x no sítio i no tempo t .
c_{ji}	Percentual de emigrantes do sítio i que migram para o sítio j .
n	Número de sítios.
$m_{i,j}$	Número de indivíduos que migram do sítio i para o sítio j .
μ	Taxa migratória.
$C = [c_{ij}]$	Matriz acoplamento.
x^*	Ponto fixo em uma transformação.
X^*	Órbita Sincronizada.
$Viz(i)$	Conjunto dos vizinhos do sítio i .
N	Raio da vizinhança.
\mathbb{R}	Conjunto dos números Reais.
L	Número de Lyapunov.
$L\Lambda$	Número de Lyapunov Transversal.

RESUMO

O estudo de sincronização de sistemas metapopulacionais tem despertado interesse em muitos estudiosos na área de biologia matemática, uma vez que é a partir da sincronização que podemos avaliar e prever o risco da extinção de espécies. Este presente trabalho propõe estudar os fatores que causam o fenômeno da sincronização de um modelo metapopulacional de uma única espécie, composta por n sítios discretos no tempo e no espaço, com taxa de reprodutividade intrínseca dependente do tempo. Consideramos a configuração da rede em forma de anéis cíclicos, matriz de iteração simétrica e migração independente da densidade.

Apresentamos condições que o sistema deve satisfazer para obtermos sincronização, a qual é determinada por dois parâmetros distintos: o número de Lyapunov, que está relacionado à dinâmica local, e Λ , que está relacionado à migração. O produto desses dois parâmetros estabelece um critério para estabilidade local assintótica de órbitas caóticas, possibilitando ou não a sincronia do sistema. Apresentamos resultados numéricos com a taxa de reprodução dependente do tempo através de medidas de distribuição, a fim de analisarmos o comportamento do modelo e a verificação do critério analítico para a sincronização.

ABSTRACT

The study of synchronization metapopulations systems has aroused interest in many scholars in the field of mathematical biology, since it is important to evaluate to evaluate and predict the risk of global extinction. The present work proposes to study the factors causing the phenomenon of synchronization of a metapopulation model of a single species, with n discrete patches in time and space, with intrinsic reproductive rate dependent on time. We consider the network configuration in the form of cyclic rings, symmetric iteration matrix and migration independent of density.

We present conditions that the system must satisfy to obtain synchronization, which is determined by two distinct parameters: the number of Lyapunov, which is related to local dynamics, and Λ , which is related to migration. The product of these two parameters provides a criterion for the local asymptotic stability of chaotic orbits, allowing or not the system synchronization. We present numerical results with the rate of reproduction time-dependent through distribution measures, in order to analyze the behavior of the model and verification of the analytical criterion for synchronization.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente, aos meus pais, Livane e Alberto, por todo amor, cuidado, educação e carinho ao longo desses anos. A minha irmã, Simone, e a minha afilhada Brenda. A minha namorada, Marcela, pelo amor, carinho e apoio incondicional. Aos meus amigos, Vanderlei, Carina e Elisa, que contribuíram de forma direta ou indireta para a conclusão dessa etapa em minha formação. A todos meus amigos de faculdade e outros tantos amigos que fiz ao longo da vida. Ao meu orientador, Prof. Jacques A. L. da Silva, pela orientação, apoio e incentivo ao longo desse trabalho. As agências de fomento pelo apoio financeiro e a UFRGS pelo ensino sério, público e de qualidade ao longo da minha carreira.

1 INTRODUÇÃO

O estudo de sincronização de sistemas metapopulacionais tem despertado interesse em muitos estudiosos na área de biologia matemática, uma vez que é a partir da sincronização que podemos avaliar e prever o risco da extinção de espécies (Earn et al. [10]). Condições climáticas como temperatura, precipitações e sazonalidade podem levar diferentes regiões a algum tipo de sincronia. Um exemplo são as populações de ovelhas isoladas em ilhas, que através desses fatores climáticos apresentaram sincronia em suas flutuações (Liebhold et al. [18]). Outro exemplo interessante é o comportamento dos lincês canadenses, os quais apesar de estarem em populações geograficamente distantes possuem ciclos populacionais sincronizados.

Em modelos metapopulacionais, a população é tratada como um conjunto discreto de subpopulações (populações locais) distribuídas em fragmentos de habitat que são adequados a reprodução e sobrevivência. Esses fragmentos, os quais chamamos de sítios ou "patches", estão cercados por um ambiente hostil e totalmente inadequado para a reprodução e sobrevivência. A conexão entre os sítios é estabelecida através de movimentos migratórios.

Dinâmicas síncronas ocorrem quando todos os sítios com condições iniciais diferentes, apresentam o mesmo número de indivíduos a cada tempo t . Estudos analíticos das condições para a sincronização, apresentados por Allen [2], Earn [10], Giordani e Silva [29], Silva et al. [30], entre outros, são estudados com um número arbitrário de sítios acoplados. Em Liebhold et al. [18] encontra-se um estudo biológico sobre os fatores que causam sincronia.

Considere uma metapopulação formada por uma única espécie distribuída em n sítios. Em cada geração (cada tempo), a população passa por dois

processos distintos: o processo de dinâmica local, e o processo de dispersão¹ (migração). Algumas hipóteses são feitas abaixo:

- As populações não se sobrepõem, i.é, os pais não vivem o suficiente para conhecer seus filhos. Alguns exemplos são dados em Hanski [14];
- O movimento migratório é um processo de curta duração, logo, supomos que não há mortes durante essa movimentação;
- A população é composta de machos e fêmeas, para que possa haver reprodução.

Primeiramente, supomos que não há conexão entre os sítios. Nesse caso, assumimos que uma função f suave em $[0, \infty)$ descreve a dinâmica local de tal forma que

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

com $t = 0, 1, \dots$, onde x_t^i representa o número de indivíduos no sítio i no tempo t . Estamos considerando que todas as populações são descritas pela mesma função f , a qual incorpora os processos de reprodução e sobrevivência [21]. Generali [12] investigou o sincronismo em metapopulações onde nem todas as populações apresentam a mesma dinâmica local, i.é, populações heterogêneas.

Após o processo da dinâmica local, ocorre o processo migratório. Se esses processos não forem ordenados, poderão ocorrer resultados improváveis do ponto de vista biológico, segundo Hassell [15]. Neste trabalho, supomos o movimento migratório independente do tempo e da densidade populacional. Dado um sítio, definiremos para quais sítios os indivíduos podem migrar e qual a procedência dos indivíduos que chegam até esse sítio. Definiremos a vizinhança de cada sítio nos capítulos seguintes.

¹Ambas as palavras migração e dispersão serão denotadas para descrever os movimentos de um sítio para o outro, portanto, não há diferença entre elas.

A topologia da rede se dará através de anéis cíclicos de conexão global e local, pois padrões de migração realísticos encontram-se entre a conexão global e a local (Earn et al. [10]). Rohani e Hassell [27] acreditam que a dispersão pode ser um mecanismo importante para a persistência da espécie, quando as populações locais de uma metapopulação têm grande possibilidade de extinção (Arsego [4]).

Para investigar a dinâmica caótica sincronizada, considera-se que o modelo local de um único sítio é instável e analisa-se a iteração entre as populações. O principal objetivo desse trabalho é investigar o processo de sincronização em uma metapopulação composta por n sítios cujo acoplamento se dá através de anéis cíclicos de conexão global e local, com a taxa de reprodução intrínseca da população r dependendo do tempo através de uma medida invariante de distribuição. Serão estudados e comparados exemplos de medidas invariantes para a distribuição de r .

A taxa de reprodutividade intrínseca da população pode ser afetada por fatores exógenos. Como estamos considerando r com dependência temporal, ligada a fatores externos, tais como temperatura, precipitação e sazonalidade, a taxa de reprodução pode variar em períodos (fases do ano, mês, etc), ou até mesmo variar seguindo uma outra distribuição. Por exemplo, uma certa espécie pode ter a taxa de reprodução menor no inverno, enquanto que no verão (períodos mais quentes) essa taxa aumenta. Os fatores externos podem induzir dinâmicas complexas na população de certas espécies, para um determinada dinâmica metapopulacional.

No hemisfério Norte, as variações climáticas influenciam tanto dinâmicas ecológicas no sistema terrestre quanto no sistema aquático, sendo que neste último, um exemplo é a sincronia de planctons em lagos europeus (Stroschein [33]).

Segundo Earn et al. [10] e Allen et al. [2], oscilações caóticas reduzem o grau de sincronismo entre sítios, pois possuem um efeito estabilizador, e portanto, reduzem a possibilidade de extinção. Earn et al. [10] ainda obtiveram um critério analítico para a estabilidade de oscilações sincronizadas, para um número arbitrário

de sítios acoplados. Silva e Giordani [30] obtiveram um critério para a sincronização considerando um mecanismo de migração dependente da densidade, generalizando os resultados de Earn et al. [10].

Heino et al. [16] verificou que a persistência da espécie está fortemente relacionada com a ausência da sincronização e que dinâmicas caóticas locais são uma maneira de levar à não sincronização. Segundo Silva, Castro e Justo [31], dinâmicas caóticas podem causar oscilações desenfreadas, e além disso, reduzir o grau de sincronia devido a separação exponencial de órbitas próximas.

No capítulo 2, abordamos alguns conceitos sobre sistemas dinâmicos, entre eles, o número de Lyapunov, o qual é um indicador de caoticidade em sistemas dinâmicos, e a função exponencial logística, que é utilizada para descrever a dinâmica local de cada sítio. Também são abordados alguns resultados da teoria ergódica, como o teorema de Birkhoff, necessários para validar o desenvolvimento analítico de nosso estudo.

No capítulo 3 apresentamos o modelo metapopulacional de n sítios distribuídos e obtemos um critério analítico para a sincronização, o qual é determinado por dois parâmetros distintos: o número de Lyapunov L que depende da dinâmica local e Λ que depende do processo migratório. O produto desses dois parâmetros é denominado de número de Lyapunov transversal, o qual nos diz quando uma metapopulação está sincronizada ($L\Lambda < 1$) ou há impossibilidade de sincronia ($L\Lambda > 1$) para a mesma. Apresentamos o critério para a estabilidade do estado síncrono com a taxa de reprodutividade dependente do tempo.

No capítulo 4 são feitas diversas simulações numéricas com r dependente do tempo através de medidas de probabilidade, afim de compararmos cada medida. Analisamos o comportamento do modelo e a verificação do critério analítico para a sincronização. Em todas as simulações foi utilizado o *software MATLAB® R2010a*.

2 CONCEITOS EM SISTEMAS DINÂMICOS

Na metade da década de 70, após séculos de estudo, cientistas do mundo todo perceberam que existia um comportamento diferente dos movimentos já estudados até tal época. A teoria dos sistemas dinâmicos, que descreve fenômenos comuns a física e a biologia, tinha seu foco de estudos voltado a movimentos estacionários e periódicos, até a descoberta de um novo comportamento, o qual hoje chamamos de caos (Alligood et al. [3]). Atualmente, o comportamento caótico pode ser observado em experimentos nos mais diversos campos científicos, beneficiando a teoria dos sistemas dinâmicos pela colisão de ideias vindas da matemática, além de outras ciências.

Na seção 2.1 apresentamos o Número de Lyapunov, que é uma ferramenta útil no estudo de padrões caóticos, uma vez que é um indicador de caoticidade do sistema. Na seção 2.2 analisamos a função utilizada para descrever a dinâmica local da metapopulação, e na seção 2.3 abordamos alguns conceitos sobre a teoria ergódica, como o conceito de permanência de uma órbita num conjunto, o teorema de Birkhoff e os seus resultados para a presente dissertação.

2.1 Números de Lyapunov

Os números de Lyapunov ou expoentes característicos de Lyapunov são utilizados para medir a taxa de divergência de trajetórias, e portanto para quantificar a dependência sensível às condições iniciais. No caso de uma dimensão, os números de Lyapunov medem a taxa de separação ou contração de pontos próximos ao longo da reta real. Em dimensões maiores, como no nosso caso, o qual estamos trabalhando com n sítios e portanto n dimensões, o comportamento local da dinâmica pode variar com cada direção. Pontos próximos podem se mover para longe em uma direção e para perto em outra (Alligood et al. [3]).

Definimos $\{x, f(x), f^2(x), \dots\}$ como a órbita de x pela transformação f . A partir de certo instante de tempo, uma órbita pode apresentar um comportamento regular. Isso ocorre quando um dos elementos da órbita (digamos x_0) é um ponto k -periódico de f , ou seja, k é o menor inteiro que satisfaz $f^k(x_0) = x_0$. Quando $k = 1$, x_0 é ponto fixo da transformação f e nesse caso a órbita atinge um estado estacionário. Se $k > 1$, a órbita oscila periodicamente entre k pontos.

A estabilidade local de pontos fixos ou periódicos é fortemente ligada a derivada da função. Se x_0 é um ponto k -periódico da $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ de classe C^1 a qual representa um sistema dinâmico discreto e $\{x_0, x_1, \dots, x_{k-1}\}$ sua órbita, então x_0 será estável se

$$|(f^k)'(x_0)| = |f'(x_{k-1})f'(x_{k-2})\dots f'(x_0)| < 1, \quad (2.1)$$

e instável se

$$|(f^k)'(x_0)| = |f'(x_{k-1})f'(x_{k-2})\dots f'(x_0)| > 1. \quad (2.2)$$

Por exemplo, se $k = 1$ e $|f'(x_0)| = b < 1$, então a órbita de cada ponto próximo de x_0 irá se aproximar de x_0 com uma taxa constante multiplicativa b por iteração. Se $b > 1$, a órbita de cada ponto próximo de x_0 irá se afastar de x_0 por uma constante multiplicativa b por iteração.

Chamamos de padrão caótico aquele que continuamente apresenta comportamentos instáveis, não podendo ser caracterizado como estacionário ou periódico (Alligood et al. [3]). Os números de Lyapunov são indicadores de caoticidade de sistemas dinâmicos. Para um ponto x_0 de período k de uma função $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ de classe C^1 , o número de Lyapunov de f no ponto x_0 é

$$L(x_0) = |(f^k)'(x_0)|. \quad (2.3)$$

Para órbitas não periódicas, o número de Lyapunov $L(x_0)$ da órbita $\{x_0, x_1, \dots\}$ é definido por

$$L(x_0) = \lim_{t \rightarrow \infty} (|f'(x_0)||f'(x_1)|\dots|f'(x_{t-1})|)^{\frac{1}{t}} \quad (2.4)$$

se esse limite existir. O expoente de Lyapunov $h(x_0)$ é definido por

$$h(x_0) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} (\ln(|f'(x_0)|) + \ln(|f'(x_1)|) + \dots + \ln(|f'(x_{t-1})|)) \quad (2.5)$$

se esse limite existir. Note que $L(x_0)$ existe se e somente se $h(x_0)$ existir e $\ln L(x_0) = h(x_0)$.

Diferentes condições iniciais geram diferentes números de Lyapunov, uma vez que $L(x_0)$ fornece dependência sensitiva as condições iniciais. Exemplos são encontrados em Alligood et al. [3], Martelli [20] e Fiedler [11]. Segundo Alligood et al. [3], uma órbita $\{x, f(x), f^2(x), \dots\}$ é caótica se $L(x_0) > 1$ e se essa órbita não é assintoticamente periódica¹.

Em uma transformação $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ da classe C^n temos que o k -ésimo número de Lyapunov é dado por

$$L_k = \lim_{t \rightarrow \infty} (r_t^k), \quad (2.6)$$

se esse limite existir. Aqui r_t^k é o comprimento do k -ésimo eixo ortogonal do elipsóide $J_t U$ para uma órbita de ponto inicial v_0 , para todo $k = 1, 2, \dots, n$ onde $J_t = J^t(v_0)$ é a matriz jacobiana da t -ésima iteração de f e U é a esfera unitária centrada em v_0 . O valor r_t^k calcula a contração ou expansão da k -ésima órbita de v_0 durante as primeiras t iterações. O expoente de Lyapunov de v_0 é $h_k = \ln L_k$.

Nesta dissertação estamos trabalhando com n sítios ($n > 1$), ou seja, temos n dimensões e conseqüentemente n respectivos números de Lyapunov. Definimos como órbita caótica a órbita que apresenta pelo menos um número de Lyapunov maior que um ou o respectivo expoente de Lyapunov maior que zero. Em geral, quando a matriz Jacobiana não é constante, fazemos uso de algoritmos computacionais para o cálculo dos números de Lyapunov. O algoritmo computacional para o cálculo dos n Números de Lyapunov e respectivos expoentes de Lyapunov é encontrado no Apêndice A desta dissertação. O Método da Potência também pode ser utilizado para o cálculo do maior número de Lyapunov do sistema.

¹Seja f uma transformação contínua. Uma órbita $\{x_0, x_1, \dots\}$ é assintoticamente periódica se existe uma órbita periódica $\{y_0, y_1, \dots\}$ tal que $\lim_{n \rightarrow \infty} |x_n - y_n| = 0$.

2.2 A Função Exponencial Logística

Há um número considerável de funções utilizadas para representar dinâmicas locais. Murray [23] e Alligood et al. [3] dão exemplos de funções e seus respectivos diagramas de bifurcação. Em Earn et al. [10] a função utilizada para descrever a dinâmica populacional é a função logística, dada por $f(x) = rx(1 - x)$. Outra função bastante utilizada por estudiosos da área é a função exponencial logística, que assim como a função logística, possui a característica de capturar fatos essenciais do meio ambiente (May [22]). A função utilizada para descrever a dinâmica populacional nesse trabalho será a função exponencial logística.

A função exponencial logística é dada por

$$f(x) = xe^{r(1-x)}, \quad (2.7)$$

onde r é a taxa de reprodução intrínseca da população. Neste trabalho r terá dependência sazonal, ou seja, r dependerá do tempo através de uma medida de distribuição, a qual estudaremos em detalhes nos capítulos seguintes.

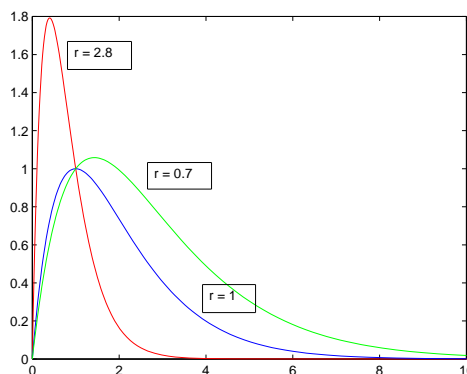


Figura 2.1: Gráfico da Função Exponencial Logística para $r = 0,7$, $r = 1$ e $r = 2,8$.

A medida em que aumentamos os valores do parâmetro r , obtemos soluções da f do tipo ponto fixo estável, pontos periódicos e caos.

Cálculos simples nos fornecem que o único ponto fixo (ponto de equilíbrio) positivo da função exponencial logística é $x^* = 1$. De fato,

$$f(x) = x \iff x = 1.$$

O critério de estabilidade, dado em Alligood et al. [3], nos diz que

$$|f'(x^*)| < 1 \implies x^* \text{ é estável,}$$

$$|f'(x^*)| > 1 \implies x^* \text{ é instável.}$$

Segue que

$$|f'(x)| = |e^{r(1-x)}(1-rx)| \implies |f'(x^*)| = |1-r| < 1 \iff 0 < r < 2.$$

Analisando o sistema desacoplado, ou seja, de um único sítio isolado, a transformação exponencial logística é dada por

$$x_{t+1} = x_t e^{r(1-x_t)}, \quad (2.8)$$

cuja solução após linearização na vizinhança de um equilíbrio x^* , onde $w_t = x_t - x^*$ é uma pequena perturbação, e fazendo uso de série de Taylor, pode ser expressa pela forma

$$w_{t+1} \approx f'(x^*)w_t. \quad (2.9)$$

Considerando $\zeta = f'(x^*) = 1 - r$, temos que

$$\begin{aligned} w_1 &= \zeta w_0 \\ w_2 &= \zeta w_1 = \zeta^2 w_0 \\ &\vdots \\ w_{t+1} &= \zeta^{t+1} w_0. \end{aligned} \quad (2.10)$$

Quando $0 < \zeta < 1$, a perturbação w_t decai de forma exponencial. Com isso, o sistema se aproxima do equilíbrio monotonicamente se $0 < r < 1$. Se $1 < r < 2$ o sistema se aproxima do equilíbrio de forma oscilatória, já que w_t decai de forma exponencial oscilando quando $-1 < \zeta < 0$.

Observando o diagrama de bifurcação, notamos que no modelo da função exponencial logística podemos encontrar dinâmicas variadas. O ponto fixo que existe para baixos valores de r deixa de ser estável para $r > 2$ (este ponto deixa de ser atrator e passa a ser repulsor) e dá lugar para uma órbita de período 2 no ponto $r = 2$ e conforme aumentamos a taxa de reprodução intrínseca r , a órbita vai duplicando os períodos (períodos 2-estáveis, 4-estáveis) até $r \approx 2,57\dots$. Após esse valor a dinâmica possui um comportamento caótico entremeadado por janelas de periodicidade (Fiedler [11]). O estágio caótico é determinado por apresentar dependência sensível nas condições iniciais e por não apresentar regularidade.

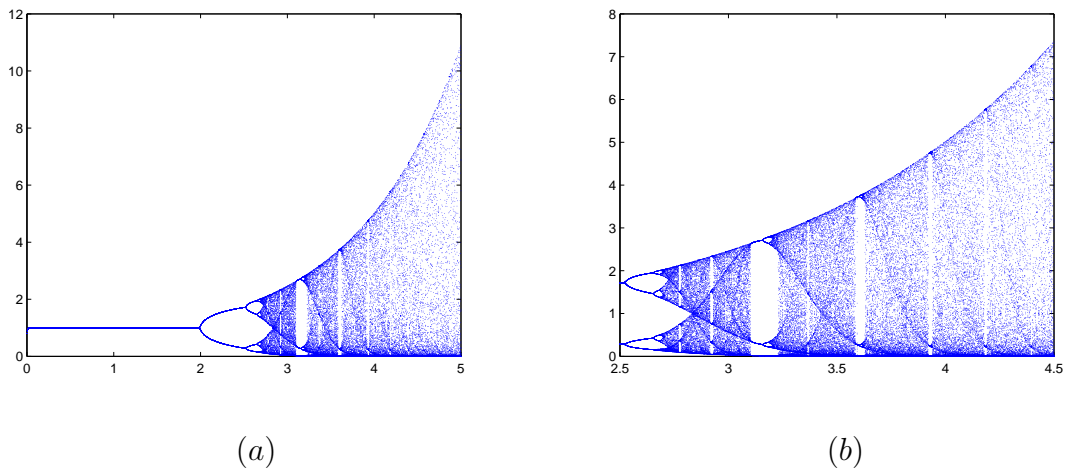


Figura 2.2: Diagrama de Bifurcação da Função Exponencial Logística. (a) $0 < r < 5$; (b) $2,5 < r < 5$.

Abaixo, são plotados os Números de Lyapunov da Função Exponencial Logística. Para todos os valores de parâmetro r em que o número de Lyapunov é maior que 1, obtemos comportamento caótico nessa dinâmica (Alligood et al. [3]).

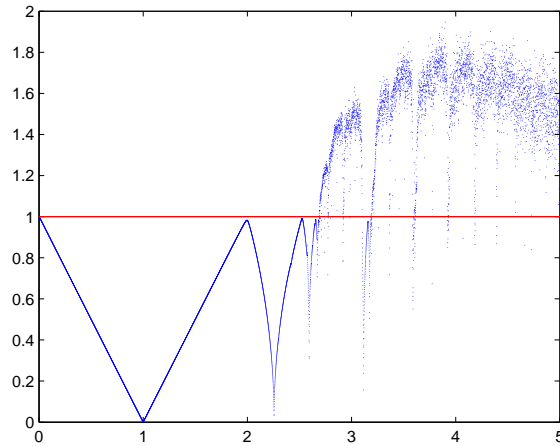


Figura 2.3: Números de Lyapunov da Função Exponencial Logística.

2.3 Um Estudo sobre a Teoria Ergódica

A teoria ergódica de sistemas dinâmicos foi criada devido a necessidade de compreender e entender sistemas dinâmicos caóticos. Um resultado clássico na teoria Ergódica é o Teorema de Birkhoff, o qual nos diz que para qualquer subconjunto mensurável e para quase todo o ponto, existe um tempo médio de permanência da órbita do ponto nesse conjunto.

Um conjunto de medida não nula e condições iniciais arbitrárias que fornece órbitas que visitam com frequência e proximidade aleatória um certo conjunto de pontos é chamado de atrator. Para medirmos as distribuições das órbitas em um atrator, supondo que a maioria das órbitas de um mesmo sistema tende para esse atrator, fazemos uso de um método que calcula com que frequência a órbita de x por f visita um determinado conjunto mensurável S .

Considere um espaço de probabilidade $(\mathbb{X}, \mathcal{F}, \nu)^2$. A frequência com que a órbita de x por f visita o subconjunto S é dada por

$$F_t(S, x) = \frac{\#\{f^i(x) \in S : 0 < i \leq t - 1\}}{t}, \quad (2.11)$$

² \mathbb{X} é um conjunto, \mathcal{F} uma σ -álgebra definida em \mathbb{X} e ν é uma medida definida em $(\mathbb{X}, \mathcal{F})$.

onde S é um conjunto mensurável tal que $S \subset \mathbb{X}$, $x \in \mathbb{X}$ e $\#S$ representa a cardinalidade do conjunto S .

A equação (2.11) equivale a

$$F_t(S, x) = \frac{1}{t} \sum_{i=0}^{t-1} \chi_S(f^i(x)), \quad (2.12)$$

onde χ_S é a função característica do conjunto S , i.é,

$$\chi_S = \begin{cases} 1, & \text{se } x \in S \\ 0, & \text{se } x \notin S \end{cases} \quad (2.13)$$

Tomando o limite com $t \rightarrow \infty$ em (2.12) temos que o tempo médio de permanência da órbita (Eckamn [9]) de x em S é dado por:

$$F(S, x) = \lim_{t \rightarrow \infty} F_t(S, x), \quad (2.14)$$

quando o limite existe. Segundo Oliveira [24] e Diaz [8], nem sempre esse limite existe. Entretanto, quando conseguimos calcular (2.14) obtemos uma medida de probabilidade f -invariante³ descrevendo uma distribuição assintótica de x por f no conjunto S (Generalì [12]).

Apresentaremos agora o Teorema de Birkhoff. A demonstração desse teorema pode ser encontrada em Oliveira [24] e Diaz [8].

Teorema 2.3.1. *(Teorema Ergódico de Birkhoff) Seja $f : \mathbb{X} \rightarrow \mathbb{X}$ uma transformação mensurável que preserva a medida de probabilidade ν . Então para qualquer função ψ integrável, existe f_ψ integrável e f -invariante que verifica as seguintes propriedades:*

- Para ν -quase todo ponto $x \in \mathbb{X}$ se verifica

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \sum_{i=0}^{t-1} \psi(f^i(x)) = f_\psi; \quad (2.15)$$

³Uma transformação mensurável $f : \mathbb{X} \rightarrow \mathbb{X}$ é f -invariante, ou preserva medida ν se para todo conjunto $A \in \mathcal{F}$, temos $\nu(A) = \nu(f^{-1}(A))$.

•

$$\int_{\mathbb{X}} \psi d\nu = \int_{\mathbb{X}} f_\psi d\nu. \quad (2.16)$$

Além disso, se ν é ergódica⁴ com respeito a f , então f_ψ é constante ν -q.t.p., em particular,

•

$$\int_{\mathbb{X}} \psi d\nu = f_\psi, \quad (2.17)$$

para quase todo ponto $x \in \mathbb{X}$.

Como resultado do Teorema de Birkhoff, garantimos que se f preserva medida- ν , então o limite $F(S, x)$ existe (a menos de um conjunto de medida nula ν) e pode ser estendido a uma função F integrável tal que

$$\int_{\mathbb{X}} F(S, x) d\nu = \nu(S). \quad (2.18)$$

Ainda temos do teorema acima que se a medida é ergódica, então o limite é exatamente a medida de S , i.é,

$$F(S, x) = \nu(S), \quad (2.19)$$

para quase todo $x \in \mathbb{X}$.

Por fim, outra consequência do teorema de Birkhoff é que se ν é f -invariante e ergódica, então a média no tempo e a média no espaço são iguais (Eckmann [9]), ou seja, o Número de Lyapunov não depende da condição inicial (a menos de um conjunto de medida nula) e pode ser calculado da seguinte maneira:

$$L = \exp \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \ln |f'(x_t)| \right) = \exp \left(\int_0^\infty \ln |f'(x)| d\nu(x) \right). \quad (2.20)$$

⁴Uma medida ν é ergódica para f se para todo o subconjunto f -invariante $E \in \mathcal{F}$, tem-se $\nu(E) = 0$ ou $\nu(E) = 1$.

3 SINCRONISMO EM UMA METAPOPOPULAÇÃO

Dinâmicas síncronas estão diretamente relacionadas com a extinção da população. Allen et al. [2] verificaram que, apesar de baixas densidades levarem a uma extinção mais frequente a nível local, efeitos decorrentes de oscilações caóticas reduzem o grau de sincronia. Desta maneira, reduz-se a probabilidade de todas as populações serem simultaneamente extintas.

Neste capítulo, analisamos a estabilidade transversal da solução caótica sincronizada em redes de populações acopladas, com migração independente da densidade, desenvolvendo um critério para estabilidade do atrator síncrono. Através desse critério analítico, faremos simulações que nos permitem analisar quando o sistema irá sincronizar ou não, utilizando a taxa de reprodução intrínseca da população dependente do tempo através de uma medida natural de distribuição.

Earn et al. [10] e Rohani [26] estabeleceram resultados analíticos e numéricos sobre a estabilidade de atratores sincronizados, em redes de mapas acoplados, e migração dependente e independente da densidade populacional. Não encontramos na literatura trabalhos cuja taxa de reprodução intrínseca da população tenha dependência sazonal, onde r varia através de medidas de probabilidade. Logo, o estudo a ser desenvolvido nesse capítulo complementa os resultados já obtidos.

Na seção 3.1, definimos o modelo da dinâmica metapopulacional descrevendo suas características. Na seção 3.2 estabelecemos um critério para a estabilidade do estado síncrono. Na seção 3.3 investigamos o critério de estabilidade do estado síncrono com a taxa de reprodução dependente do tempo. Na seção 3.4 apresentamos as conclusões do capítulo.

3.1 O Modelo

Considere n sítios numerados de 1 a n . Em cada um desses sítios existe uma população de uma única espécie a qual denotamos de população local, ou subpopulação. Esses sítios estão cercados por um ambiente hostil e inadequado para a sobrevivência e persistência da espécie. A cada geração (a cada passo de tempo), essas populações passam por dois processos distintos: a dinâmica local, composta pela reprodução e sobrevivência e a dispersão ou migração. Supomos que a dinâmica local precede a migração.

Seja x_t^i a população do sítio i no tempo t . Suponha que os sítios estejam isolados. Na ausência de migração entre os sítios os mesmos evoluem de forma independente, e a dinâmica local é dada por

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

$t \geq 0, i = 1, \dots, n$, onde f representa uma função suave definida em $[0, \infty)$.

Alguns exemplos biologicamente relevantes poder ser encontrados em Hassell [15]. Aqui a função responsável pela dinâmica local de todos os sítios é a mesma. Exemplos de f são dados em Alligood et al. [3] e Hassell [15]. A separação do processo migratório e da dinâmica local são essenciais, uma vez que a falha na separação desses processos pode acarretar em resultados improváveis do ponto de vista biológico (Giordani [13]). Estabelecemos ligações entre as subpopulações, ou seja, a possibilidade dos indivíduos migrarem de um sítio para outro. O conjunto dos possíveis sítios para onde os indivíduos do sítio i poderão migrar é chamado de vizinhança do sítio i e é denotado por $Viz(i)$.

Após transcorrido o processo de reprodução e sobrevivência, temos o início do processo migratório. A cada tempo t , após a dinâmica local, uma fração μ de indivíduos deixa um dado sítio e migra para outros sítios mais próximos. Trabalharemos com a fração migratória independente da densidade tal que $0 \leq \mu \leq 1$.

Consideramos $C = [c_{ji}]$ a matriz de acoplamento dos sítios, onde c_{ji} indica a proporção de indivíduos que sai do sítio i e chega no sítio j . Temos que $0 \leq c_{ji} \leq 1$, $i = 1, \dots, n$. O processo migratório é 100% eficaz, ou seja, não ocorrem mortes de indivíduos durante a migração e assim $\sum_{j=1}^n c_{ji} = 1$, portanto, todos os indivíduos que saem do sítio i chegam a algum sítio de destino j . Consideramos $c_{ii} = 0$, ou seja, não há migração para o próprio sítio.

Definimos abaixo, os operadores de migração e de dinâmica local.

Dinâmica Local:

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

$$(x^1, x^2, \dots, x^n) \rightarrow (f(x^1), f(x^2), \dots, f(x^n)).$$

Migração:

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

$$(x^1, x^2, \dots, x^n) \rightarrow (M_1(x^1, x^2, \dots, x^n), \dots, M_n(x^1, x^2, \dots, x^n)),$$

onde

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

com $k = 1, \dots, n$.

Notamos que o operador da dispersão é composto de duas partes: a densidade de indivíduos que permanece num sítio k e a soma das densidades das diversas vizinhanças do sítio k . Seja $G : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ dada por $G = M \circ F$, uma vez que a dinâmica local precede a migração, e $X_t = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^n)^T$ um vetor populacional. A dinâmica da metapopulação é dada por

$$X_{t+1} = G(X_t) = \begin{bmatrix} (1 - \mu)f(x_t^1) + \sum_{j=1}^n c_{1j}\mu f(x_t^j) \\ \vdots \\ (1 - \mu)f(x_t^n) + \sum_{j=1}^n c_{nj}\mu f(x_t^j) \end{bmatrix}. \quad (3.2)$$

que é equivalente a

$$x_{t+1}^i = (1 - \mu)f(x_t^i) + \sum_{j \in \text{Viz}(i)} c_{ij} \mu f(x_t^j), \quad (3.3)$$

onde $\text{Viz}(i)$ denota a vizinhança do sítio i , $i, j = 1, \dots, n$.

O primeiro termo do lado direito da equação (3.3) representa os indivíduos que permanecem no sítio i no tempo t , enquanto que o segundo termo representa a soma de todos os imigrantes do sítio i . A matriz $C = [c_{ij}]$ depende da vizinhança ($\text{Viz}(i)$) a ser escolhida, com isso, precisamos definir a topologia da rede. Para evitar efeitos de fronteira, trabalhamos com condições de contorno periódicas, que podem ser redes em formas de anéis cíclicos ou superfícies toroidais. Ruxton [28], Silva et al. [31] e Rempel [25] utilizam essa topologia. Segundo Silva et al. [31], a vizinhança de um sítio i em redes em forma de anéis cíclicos é definida por

$$\text{Viz}(i) = \{1 + [(i + j - 1) \bmod n] : i = -N, \dots, N; i \neq 0\}, \quad (3.4)$$

onde N é o raio da vizinhança. O número de vizinhos de um sítio i é dada por $\#\text{Viz}(i) = 2N$. Com isso é permitida migração somente para os $2N$ sítios mais próximos com o sítio 1 ligando o sítio n , formando um anel.

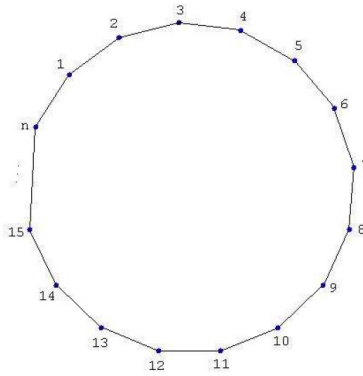


Figura 3.1: Vizinhança do tipo anel cíclico com $N = 1$. Conexão Local.

Quando $N = 1$ só há migração para os dois vizinhos adjacentes ao sítio i , e denotamos conexão local. Quando temos migração para todos os sítios vizinhos ao sítio i , dizemos que a conexão é global e $N = \frac{n-1}{2}$ se n é ímpar e $N = \frac{n}{2}$ se n é par.

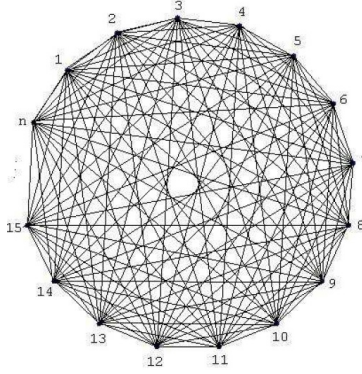


Figura 3.2: Vizinhança do tipo anel cíclico. Conexão Global.

Definimos $M = [m_{ij}]$ a matriz de dispersão, em que $m_{ij} = c_{ji}\mu$ é a fração de indivíduos que migra do sítio i para o sítio j . A matriz M é definida para ambas conexão local e global. Formalmente falando os elementos da matriz M são definidos por Earn et al. [10] como

$$m_{ij} = \begin{cases} \frac{\mu}{n-1} & \text{se } i \neq j \\ 1 - \mu & \text{se } i = j \end{cases}. \quad (3.5)$$

Definimos neste trabalho a matriz de iteração simétrica, ou seja, $m_{ij} = m_{ji}$. Com isso, $c_{ji} = c_{ij}$ (a fração que migra do sítio i para o sítio j é a mesma que migra do sítio j para o sítio i). A matriz não necessariamente precisa ser simétrica (Earn et al. [10]), porém se não for, M terá uma estrutura em geral muito complicada. Por exemplo, pode ser mais fácil migrar em uma direção (ventos predominantes ou mudanças de altitudes), e taxas de dispersão podem ser mais altas em algumas áreas do que em outras (tempo local, topografia).

Definimos a matriz de conexão local como sendo a matriz C tal que

$$C = \begin{bmatrix} 0 & \frac{1}{2} & 0 & \dots & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & & & & & \\ \vdots & & & \ddots & & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \dots & 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{bmatrix}, \quad (3.6)$$

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

Definimos a matriz de conexão global como sendo C tal que

$$C = \begin{bmatrix} 0 & \frac{1}{n-1} & \frac{1}{n-1} & \cdots & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & 0 & \frac{1}{n-1} & \cdots & \frac{1}{n-1} \\ \vdots & & \ddots & & \vdots \\ \frac{1}{n-1} & \cdots & \frac{1}{n-1} & 0 & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & \cdots & & \frac{1}{n-1} & 0 \end{bmatrix}. \quad (3.7)$$

Notamos pelas somas das linhas da matriz acoplamento C (local e global) que não temos perda de indivíduos durante a migração, ou seja, $\sum_{i=1}^n c_{ij} = 1$, $\forall j = 1, \dots, n$.

3.2 Estabilidade do Estado Síncrono

Considere o modelo estudado na seção anterior

$$x_{t+1}^i = (1 - \mu)f(x_t^i) + \sum_{j=1}^n c_{ij}\mu f(x_t^j), \quad (3.8)$$

para todo tempo e para $i = 1, \dots, n$ onde $C = [c_{ij}]$ é uma matriz $n \times n$ duplamente estocástica, isto é, $\forall i, j$, $\sum_{j=1}^n c_{ij} = \sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$, $c_{ii} = 0$. Definimos também a migração independente da densidade μ , onde $0 \leq \mu \leq 1$. Estamos utilizando o fato de que todas as populações evoluem no tempo com a mesma função de reprodução e sobrevivência f da dinâmica local, explicitada em (2.7).

Uma sincronização é perfeita ou total se todos os sítios apresentarem a mesma densidade populacional em cada tempo t , isto é,

$$x_t^i = x_t, \quad (3.9)$$

$i = 1, \dots, n$.

Substituindo (3.9) em (3.8), obtemos

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

Como $f(x_t)$ não depende mais de j , podemos tirá-la do somatório. Então

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

e como C é duplamente estocástica, $\sum_{j=1}^n c_{ij} = 1$, e portanto

$$x_{t+1} = f(x_t), \tag{3.10}$$

$i = 1, \dots, n, \forall t$.

Portanto, concluímos que a dinâmica de cada sítio no estado sincronizado satisfaz $x_{t+1} = f(x_t)$ que é exatamente a dinâmica de um sítio isolado. Portanto, se houver sincronização, todas as populações estarão oscilando conforme o modelo local. A mesma ideia é utilizada para outros comportamentos da dinâmica local, como por exemplo, ciclos periódicos e órbitas caóticas, as quais garantirão a existência de soluções periódicas e caóticas sincronizadas.

Segundo Earn et al. [10] para a função Exponencial Logística e para a função Logística, sincronia sempre é possível de ocorrer em regimes não-caóticos. Sendo assim, neste trabalho, daremos mais ênfase na análise da estabilidade local assintótica das soluções caóticas sincronizadas. Como a extinção está relacionada com a sincronização de espécies (Earn et al. [10]), soluções caóticas reduzem a chance sincronização, e logo, aumentam a possibilidade de não ocorrer extinção global de espécies.

Em termos matemáticos, sincronização significa que a dinâmica do sistema descrita pela equação (3.8) está restrita a um subespaço invariante, que neste caso, é a diagonal do espaço de fase. No \mathbb{R}^3 , por exemplo, onde temos as populações x^1 , x^2 e x^3 , o subespaço invariante é a diagonal do diagrama de fase $x^1 = x^2 = x^3$ (diagonal do cubo). Uma órbita iniciada nessa reta, permanece nela ao longo do tempo.

Seja $X_t^* = (x_t, \dots, x_t)^T \in \mathbb{R}^n$ uma órbita sincronizada. Estudaremos a estabilidade local assintótica das soluções sincronizadas, ou seja, determinaremos se órbitas que iniciam próximas do estado sincronizado serão atraídas ou repelidas para esse estado (Arsego [4]).

Para estudarmos a estabilidade local assintótica das soluções sincronizadas linearizamos o sistema (3.2), dado por $X_{t+1} = G(X_t)$, em torno da órbita sincronizada (ver Apêndice C), e obtemos

$$\Delta_{t+1} = J(X_t^*)\Delta_t, \quad (3.11)$$

onde $J(X_t^*)$ é a Jacobiana do sistema aplicada na órbita síncrona e Δ_t representa uma pequena perturbação do estado sincronizado. Calculando a matriz Jacobiana, obtemos

$$J(X_t) = \begin{pmatrix} (1 - \mu)f'(x_t^1) & c_{12}\mu f'(x_t^2) & \dots & c_{1n}\mu f'(x_t^n) \\ c_{21}\mu f'(x_t^1) & (1 - \mu)f'(x_t^2) & \dots & c_{2n}\mu f'(x_t^n) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ c_{n1}\mu f'(x_t^1) & c_{n2}\mu f'(x_t^2) & \dots & (1 - \mu)f'(x_t^n) \end{pmatrix}, \quad (3.12)$$

e aplicando a órbita sincronizada X_t^* em $J(X_t)$, encontramos

$$J(X_t^*) = f'(x_t) \begin{pmatrix} (1 - \mu) & c_{12}\mu & \dots & c_{1n}\mu \\ c_{21}\mu & (1 - \mu) & \dots & c_{2n}\mu \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ c_{n1}\mu & c_{n2}\mu & \dots & (1 - \mu) \end{pmatrix}. \quad (3.13)$$

Podemos ainda escrever $J(X_t^*)$ da seguinte forma:

$$J(X_t^*) = f'(x_t)(I - \mu B), \quad (3.14)$$

onde I é a matriz identidade e $B = I - C$ é matriz definida como

$$B = I - C = \begin{pmatrix} 1 & -c_{12} & \dots & -c_{1n} \\ -c_{21} & 1 & \dots & -c_{2n} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ -c_{n1} & -c_{n2} & \dots & 1 \end{pmatrix}. \quad (3.15)$$

Notamos que B depende do modo de como a conexão dos sítios é feita, ou seja, $C = [c_{ji}]$ é matriz de conexão global ou local.

Sem perda de generalidade, supomos que na conexão entre os sítios não exista nenhum conglomerado isolado, isto é, não exista nenhum subconjunto de sítios desconectados dos demais agindo como uma metapopulação em si mesma. Então, a matriz C é dita irredutível¹. Se $C = [c_{ij}]$ fosse redutível, então pela propriedade de matrizes redutíveis (Marcus [19]) essa matriz seria soma direta de duas matrizes duplamente estocásticas. Em termos metapopulacionais, significa que poderíamos estudar cada conglomerado separadamente.

A matriz C definida em (3.6) (acoplamento local) e (3.7) (acoplamento global) tem a soma das linhas bem como a soma das colunas iguais a 1. Como C é matriz simétrica, então todos seus autovalores são reais. Pelo teorema de Gershgorin (Lancaster [17]) (ver Apêndice D), todo autovalor de C está no disco

$$\{z : |z| \leq 1\},$$

com z no plano complexo. Portanto, o autovalor dominante da matriz C é $\lambda = 1$. Pelo Teorema de Perron-Frobenius (Lancaster [17]) (ver Apêndice D), a matriz irredutível C possui $\lambda = 1$ como seu autovalor simples associado ao autovetor $v = (1, 1, \dots, 1)^T$. Com isso, a matriz B tem a soma das linhas e das colunas iguais a zero e $\lambda_1 = 0$ é autovalor de $B = I - C$. Desta forma, podemos decompor $\mathbb{R}^n = v \oplus Y$, onde Y é um subespaço C -invariante de dimensão $n - 1$. Com estas particularidades, a matriz B pode ser representada como:

$$B = Q \begin{bmatrix} 0 & \dots & 0 \\ \vdots & & \\ 0 & & A \end{bmatrix} Q^{-1}, \quad (3.16)$$

¹Uma matriz não-negativa é dita redutível se existir uma partição do conjunto de índices $1, \dots, n$ em conjuntos disjuntos não-vazios I_1 e I_2 tal que $a_{ij} = 0$ toda a vez que $i \in I_1$ e $j \in I_2$. Caso contrário, a matriz é dita irredutível.

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

$$I - \mu B = Q \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & & & \\ \vdots & & & \\ 0 & & I - \mu A & \end{bmatrix} Q^{-1} \quad (3.17)$$

possui um autovalor $\lambda = 1$ que está associado ao autovetor $v = (1, \dots, 1)^T$ o qual é diagonal do espaço de fase, isto é, é o subespaço invariante que se restringe a movimentos síncronos. Qualquer perturbação poderá ocorrer nesse subespaço que ainda assim continuará no mesmo. Entretanto, as perturbações em $I - \mu A$ são transversais a diagonal de fase e deverão tender a zero para que possamos verificar a estabilidade do estado síncrono.

Com a finalidade de estudar o crescimento das perturbações transversais à órbita sincronizada, analisamos a evolução da equação perturbação transversal. Seja

$$\bar{\Delta}_{t+1} = f'(x_t)(I - \mu A)\bar{\Delta}_t, \quad (3.18)$$

onde $\bar{\Delta}$ é um vetor perturbação no \mathbb{R}^{n-1} .

Escolhendo aleatoriamente um $\bar{\Delta}_0$, teremos

$$\begin{aligned} \bar{\Delta}_1 &= f'(x_0)(I - \mu A)\bar{\Delta}_0 \\ \bar{\Delta}_2 &= f'(x_1)(I - \mu A)\bar{\Delta}_1 = f'(x_1)(I - \mu A)f'(x_0)(I - \mu A)\bar{\Delta}_0 \\ &\vdots \\ \bar{\Delta}_t &= f'(x_{t-1})\dots f'(x_0)(I - \mu A)\dots(I - \mu A)\bar{\Delta}_0 \end{aligned} \quad (3.19)$$

Logo, a perturbação transversal $\bar{\Delta}$ se aproximará de zero, se e somente se

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \|Q_{t-1}\dots Q_1 Q_0\|^{1/t} < 1, \quad (3.20)$$

onde $Q_t = (I - \mu A)f'(x_t)$, para todos autovalores de A . Deste modo, as perturbações transversais ao subespaço invariante tendem a zero. Lembramos que as perturbações paralelas podem ocorrer livremente pois sempre estarão no estado síncrono.

Podemos escrever

$$\begin{aligned} \|Q_{t-1} \dots Q_1 Q_0\| &= \|(I - \mu A)f'(x_{t-1}) \dots (I - \mu A)f'(x_1)(I - \mu A)f'(x_0)\| \\ &= \|(I - \mu A) \dots (I - \mu A)\| \prod_{t=0}^{t-1} |f'(x_t)| \\ &= \|(I - \mu A)^t\| \times \prod_{t=0}^{t-1} |f'(x_t)|. \end{aligned} \quad (3.21)$$

Portanto, temos que

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|Q_{\tau-1} \dots Q_1 Q_0\|^{1/\tau} = L(x_0)\Lambda, \quad (3.22)$$

onde

$$L(x_0) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t)|^{1/\tau} \quad (3.23)$$

é o número de Lyapunov com órbita iniciando em x_0 , enquanto Λ é o raio espectral de $(I - \mu A)$, ou seja,

$$\Lambda = \max_{i=2, \dots, n} \lim_{\tau \rightarrow \infty} (|1 - \mu\lambda_i|)^\tau)^{1/\tau} = \max_{i=2, \dots, n} (|1 - \mu\lambda_i|). \quad (3.24)$$

Para cada $i = 2, \dots, n$, $L(x_0)|1 - \mu\lambda_i|$ representa um número de Lyapunov Transversal, e $i = 1$ representa o número de Lyapunov Paralelo, que somado com os anteriores resultam nos n números de Lyapunov associados ao sistema (3.8). Portanto se quisermos obter estabilidade assintótica consideramos apenas o maior valor do número de Lyapunov transversal, uma vez que este corresponde à direção da maior expansão $L(x_0)\Lambda > 1$ ou menor contração $L(x_0)\Lambda < 1$ das órbitas (Manica [21]).

Suponha que f preserva medida natural ρ , e suponha que ρ ergódica. Aplicando o logaritmo natural em $\prod_{t=0}^{t-1} |f'(x_t)|^{1/t}$ e utilizando o Teorema de Birkhoff,

temos

$$\begin{aligned} L &= \exp \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \ln |f'(x_t)| \right) \\ &= \exp \left(\int_0^\infty \ln |f'(x)| d\rho(x) \right). \end{aligned} \quad (3.25)$$

Na expressão acima, quando calculamos L , se optarmos por retirar a dependência da condição inicial x_0 , precisamos integrar L com respeito a medida que deixa a função f invariante. Com isso, a expressão que é representada por um somatório de t dependendo de x_0 , vira uma integral agora dependendo da condição inicial. Entretanto, o cálculo de Λ não pode ser expresso por uma integral, uma vez que não há variáveis independentes para a equação (3.24).

A menos de conjuntos de medida ρ nula, podemos eliminar a dependência do Número de Lyapunov em x_0 e estabelecer o critério para estabilidade local assintótica:

$$\begin{aligned} L\Lambda > 1 &\Rightarrow \text{Instabilidade Local do Estado Síncrono} \\ L\Lambda < 1 &\Rightarrow \text{Estabilidade Local do Estado Síncrono} \end{aligned}$$

Earn et al. [10] em seus estudos sobre dispersão independente da densidade consideram $L\Lambda < 1$ como a região de Possibilidade de Sincronia, enquanto que $L\Lambda > 1$ é descrita como região de Impossibilidade de Sincronia. O valor $L\Lambda$ é denominado Número de Lyapunov Transversal do Atrator Caótico Sincronizado. L depende apenas da dinâmica local do sítio, enquanto que Λ depende apenas do processo migratório. Silva e Giordani [29], [13] obtiveram um critério para estabilidade local assintótica considerando um mecanismo de migração dependente da densidade, generalizando o resultado acima.

Os sítios oscilam conforme a dinâmica local quando estão sincronizados. Para obtermos caos sincronizado, basta supormos $L > 1$ para oscilação de um sítio desacoplado ser caótica, e para que essas oscilações sejam sincronizadas ($L\Lambda < 1$), precisaremos de $\Lambda < \frac{1}{L}$.

3.3 Taxa de Reprodutividade Intrínseca da População Dependente do Tempo

Nesta seção, o objetivo é mostrar ao leitor o que muda na dinâmica metapopulacional quando o sistema possui dependência temporal na taxa de reprodução intrínseca da população para encontrarmos o critério de estabilidade local assintótica das órbitas sincronizadas. Alguns cálculos são omitidos, uma vez que são análogos ao da seção anterior.

Neste trabalho, r depende do tempo, ou seja, r está variando em relação ao tempo através de uma função suave g descrita pela lei $r_{t+1} = g(r_t)$, onde r é a taxa de reprodutividade intrínseca da população. Logo, a função f (definida na seção 2.2) que incorpora os processos de reprodução e sobrevivência possui duas variáveis dependentes do tempo, a saber, x e r , e é definida como

$$x_{t+1} = f(x_t; r_t) = x_t e^{r_t(1-x_t)}. \quad (3.26)$$

Portanto, a dinâmica da população pode ser representada como

$$G(X_t) = x_{t+1}^i = (1-\mu)f(x_t^i; r_t) + \sum_{j=1}^n c_{ij}\mu f(x_t^j; r_t), \quad (3.27)$$

para $i, j = 1, \dots, n$. Notamos que r_t depende apenas do tempo, e não dos sítios envolvidos.

Uma sincronização é perfeita ou total se, e só se,

$$x_t^i = x_t, \quad (3.28)$$

$i = 1, \dots, n$.

Considere $X_t = (x_t^1, \dots, x_t^n)$. Definimos por $X_t^* = (x_t, \dots, x_t)^T \in \mathbb{R}^n$ uma órbita sincronizada. Analogamente a seção anterior, aplicamos a órbita sincronizada no sistema (3.27), e obtemos

$$x_{t+1} = f(x_t; r_t), \quad (3.29)$$

$i = 1, \dots, n, \forall t$. Logo, a dinâmica de cada sítio no estado sincronizado satisfaz $x_{t+1} = f(x_t; r_t)$ que é exatamente a dinâmica de um sítio isolado.

A Jacobiana associada ao sistema (3.27) é dada por

$$J(X_t) = \frac{\partial G(X_t)}{\partial (x_t^1, \dots, x_t^n)}. \quad (3.30)$$

De (3.30), podemos definir

$$f'(x_t; r_t) = \frac{\partial f(x_t; r_t)}{\partial x_t}, \quad (3.31)$$

ou seja, derivamos f somente em relação a x , e não a r .

Realizando analogamente todos os cálculos e manipulações matemáticas da seção anterior, afim de encontrarmos a estabilidade transversal da órbita sincronizada, temos que a perturbação transversal se aproximará de zero, se e somente se

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \|Q_{t-1} \dots Q_1 Q_0\|^{1/t} < 1 \quad (3.32)$$

onde $Q_t = (I - \mu A)f'(x_t; r_t)$, para todos autovalores da matriz A (ver seção anterior). Deste modo, as perturbações transversais ao subespaço invariante tendem a zero. Lembramos que as perturbações paralelas podem ocorrer livremente pois sempre estarão no estado síncrono.

Temos que

$$\begin{aligned} \|Q_{t-1} \dots Q_1 Q_0\| &= \|(I - \mu A)f'(x_{t-1}; r_{t-1}) \dots (I - \mu A)f'(x_1; r_1)(I - \mu A)f'(x_0; r_0)\| \\ &= \|(I - \mu A) \dots (I - \mu A)\| \prod_{t=0}^{t-1} |f'(x_t; r_t)| \\ &= \|(I - \mu A)^t\| \times \prod_{t=0}^{t-1} |f'(x_t; r_t)|. \end{aligned} \quad (3.33)$$

Portanto,

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|Q_{\tau-1} \dots Q_1 Q_0\|^{1/\tau} = L(x_0; r_0)\Lambda, \quad (3.34)$$

onde

$$L(x_0; r_0) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t; r_t)|^{1/\tau} \quad (3.35)$$

é o número de Lyapunov com órbita iniciando em x_0 e com taxa de reprodutividade inicial r_0 , enquanto Λ é dado por

$$\Lambda = \max_{i=2, \dots, n} (|1 - \mu \lambda_i|). \quad (3.36)$$

As funções f e g que utilizamos têm a propriedade de serem invariantes com respeito a uma medida natural². Com efeito, podemos integrá-las em relação a uma medida natural que é absolutamente contínua a medida de Lebesgue (Alligood et al. [3]).

Suponha que f preserva medida natural ρ , e que δ é uma medida de probabilidade g -invariante associada ao sistema $r_{t+1} = g(r_t)$. Suponha que ρ e δ são ergódicas. Aplicando o logaritmo natural em $\prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t)|^{1/t}$ e utilizando o Teorema de Birkhoff, temos

$$\begin{aligned} L &= \exp \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \ln |f'(x_t; r_t)| \right) = \exp \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \ln |e^{r_t(1-x_t)}(1-r_t x_t)| \right) \\ &= \exp \left(\int_{[0,+\infty) \times [0,+\infty)} \ln |e^{r(1-x)}(1-rx)| d(\delta \times \rho)(r, x) \right). \end{aligned} \quad (3.37)$$

E portanto, pelo teorema de Fubini (Apêndice D),

$$L = \exp \left(\int_0^\infty \int_0^\infty \ln |e^{r(1-x)}(1-rx)| d\delta(r) d\rho(x) \right). \quad (3.38)$$

Na expressão acima, quando calculamos L , se optarmos por retirar a dependência da condição inicial r_0 , precisamos integrar L com respeito a medida que deixa a função g invariante. Com isso, a expressão que é representada por um somatório de t dependendo de r_0 , vira uma integral agora dependendo da condição

²Uma medida invariante ρ é dita medida natural para uma função f se $\rho = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{i=1}^{\tau-1} \delta_{x_i}$, $\forall x$ a menos de um conjunto de medida de Lebesgue nula, onde δ é função de Dirac (Thunberg [34]).

inicial. O processo é análogo para a remoção da dependência na condição inicial de x_0 , da função f . Logo, temos uma integral dupla para o cálculo de L em (3.37). Entretanto, o cálculo de Λ não pode ser expresso por uma integral, uma vez que não há variáveis independentes para a equação (3.24).

Para resultados mais gerais, pode ser um tanto complicado trabalhar com essas definições de L sem um prévio conhecimento das medidas naturais de probabilidade ρ e δ . As medidas ρ e δ normalmente trazem características singulares como em Eckman e Ruelle [9]. Um exemplo de transformação que deixa a medida invariante é a transformação de Gauss, cuja medida é chamada medida de Gauss. Em Alligood et al. [3], para a função logística com $r = 4$, temos uma medida que deixa f invariante. Para outros parâmetros de r , Alligood et al. [3] apenas comentam que existe uma medida invariante, mas não a especificam.

Rempel [25], Arsego [4] e Stroschein [33] em seus trabalhos possuem variáveis independentes no cálculo de Λ , e assim, através de algumas hipóteses, podem calcular Λ como uma integral de uma medida natural. Isso se deve ao fato de Rempel [25] trabalhar com a migração dependendo da densidade populacional, Arsego [4] trabalhar com a migração dependendo da densidade e com acoplamento de sítios por combinação convexa e Stroschein [33] trabalhar com a migração dependente do tempo. Contudo, em nenhum desses trabalhos encontramos r com dependência sazonal. Neste trabalho, como a dependência temporal está na taxa de reprodução que se encontra na dinâmica local, obtemos integrais de medidas apenas para o cálculo de L , e não de Λ .

A menos de conjuntos de medida ρ e δ nula, podemos eliminar a dependência da condição inicial do Número de Lyapunov em x_0 e r_0 , e estabelecer o critério para estabilidade local assintótica:

$$L\Lambda > 1 \Rightarrow \text{Instabilidade Local do Estado Síncrono}$$

$$L\Lambda < 1 \Rightarrow \text{Estabilidade Local do Estado Síncrono}$$

3.4 Conclusões do capítulo

No capítulo 3, apresentamos o modelo da metapopulação estudado nesse trabalho. O modelo metapopulacional de uma única espécie está dividido em populações, as quais denominados por sítios. Essas populações apresentam em sua dinâmica dois processos distintos: a dinâmica local (reprodução e sobrevivência) e a dispersão.

Definimos a vizinhança do tipo anel cíclico com acoplamento por conexão global e local. Em cada passo de tempo, após a dinâmica local ocorre a migração de um sítio para os outros sítios vizinhos, dependendo de seu acoplamento. Definimos a função que representa a dinâmica local do modelo, a saber, a função exponencial logística apresentada na seção 2.2, e supomos a migração independente da densidade populacional e do tempo.

Além disso, fizemos um estudo sobre a sincronia entre os sítios baseados nos artigos de Silva et al. [30] e Silva e Giordani [29], retomando o critério desenvolvido em Silva et al. [30], analisando a estabilidade local assintótica das soluções caóticas sincronizadas.

Definimos a ocorrência de sincronismo quando todos os sítios de uma metapopulação apresentam a mesma densidade populacional em cada tempo t . Vimos que cada sítio no estado sincronizado satisfaz a dinâmica de um sítio isolado. A partir daí, comentamos sobre subespaço invariante, no qual a sincronização está restrita, e analisamos as perturbações transversais a diagonal de fase (subespaço invariante), as quais devem ir a zero, uma vez que queremos verificar a estabilidade do estado síncrono.

Após certas manipulações matemáticas, conseguimos estabelecer um critério analítico para a estabilidade local assintótica, definindo número de Lyapunov Transversal ($L\Lambda$), onde L depende da dinâmica local, e Λ está relacionado à migração.

Como a taxa de reprodução intrínseca da população depende do tempo, consideramos r variando no tempo através de uma função g . Supondo ainda g ergódica, para o cálculo de L , integramos r com respeito a uma medida que deixa g invariante. Com isso, na expressão (3.37) o somatório vira uma integral, pelo teorema de Birkhoff, independentemente da condição inicial e agora para tempo infinito. No próximo capítulo, apresentamos simulações sobre o estudo da variação de r com o tempo seguindo distribuições de probabilidade, e a partir daí, verificamos quando o sistema encontra-se em sincronia.

O sincronismo pode ser perigoso podendo levar algumas espécies à extinção (Earn et al. [10]), uma vez que se todos os sítios estão sincronizados, eles estão oscilando conforme o modelo local, e uma pequena perturbação (*e.g.* fatores climáticos, ataque de predadores) levar um sítio a extinção, então como o sistema está sincronizado, todos os sítios irão à extinção. No entanto, o critério de sincronismo exposto nesse capítulo pode ser aplicado mesmo se desejarmos exterminar uma espécie ao invés de preservá-la.

Em certos casos, pode ser vantajoso promover, ao invés de prevenir sincronia. No caso humano, de doenças infecciosas, campanhas de vacinação tem tido um efeito dramático na sincronia de epidemias (Earn et al. [10]). Se quisermos extinguir certas espécies, tal critério de sincronia pode nos permitir identificar estratégias de imunização que sincronizam epidemias, e portanto, aumentam a probabilidade de erradicação global.

4 SIMULAÇÕES NUMÉRICAS

Da seção 4.1 à seção 4.7, apresentamos algumas simulações numéricas utilizando o critério de estabilidade do capítulo anterior, o qual nos diz quando uma sincronização é possível ou impossível, para cada valor da fração migratória μ , com r variando através de medidas de distribuição de probabilidade. Comentamos resultados obtidos ao fazermos comparações entre as medidas de distribuição. Por fim, na seção 4.8, discutimos as conclusões do capítulo.

4.1 Simulações Numéricas

Nesta seção apresentamos simulações numéricas com o objetivo de exemplificar resultados das seções 3.2 e 3.3 do capítulo anterior. Calculamos os Números de Lyapunov Transversais do sistema (3.8) em uma metapopulação de n sítios, onde a função f que representa a dinâmica local é definida por ser a equação exponencial logística (2.7), e μ é descrita como sendo a fração de migração com $0 \leq \mu \leq 1$. Damos uma maior ênfase para o acoplamento em forma de anel cíclico no qual há uma fração de migração igual para todos os sítios vizinhos do sítio i (conexão global) (3.7). Também comentamos resultados obtidos para o acoplamento onde só há migração para os vizinhos adjacentes ao sítio i (conexão local) (3.6). Para esses dois tipos de acoplamento, consideramos C é matriz de iteração simétrica. Utilizamos o *software MATLAB[®] R2010a* para construir os gráficos.

As condições iniciais do sistema são escolhidas aleatoriamente próximas ao estado síncrono, ou seja,

$$X_0 = (x_0 \pm 0.01\epsilon_1, x_0 \pm 0.01\epsilon_2, \dots, x_0 \pm 0.01\epsilon_n), \quad (4.1)$$

onde $X_0 \in \mathbb{R}^n$, $x_0 = 1$ é o ponto de equilíbrio homogêneo não-trivial do sistema e ϵ_i , $i = 1, \dots, n$, são valores aleatórios escolhidos entre $[-1, 1]$.

Calculamos numericamente Lambda (Λ) através da equação

$$\Lambda = \max_{j=2,\dots,n} |1 - \mu\lambda_j|, \quad (4.2)$$

onde λ_j são os autovalores da matriz B , definida em (3.16).

O número de Lyapunov L é dado pela seguinte expressão

$$L = \exp \int_0^\infty \int_0^\infty \ln |e^{r(1-x)}(1-rx)| d\delta(r) d\rho(x). \quad (4.3)$$

Como estamos interessados em analisar a extinção da metapopulação, que está relacionada com a sincronização de órbitas caóticas, daremos maior ênfase em valores de r que façam a dinâmica local gerar oscilações caóticas, não apenas escolhendo $r > 2,5$, mas também dando atenção para não escolhermos valores que se encontrem nas janelas de periodicidade. Portanto, estamos interessados apenas onde a função exponencial logística comporta-se de forma caótica, que segundo o critério estudado na seção anterior, será o comportamento de toda a metapopulação em caso de sincronia.

O cálculo de L , neste caso em que r depende do tempo, envolve o cálculo de uma integral dupla, dada em (3.37), a qual exige medidas de probabilidade naturais. Para a distribuição dos valores em r foram escolhidas 5 medidas a serem usadas como exemplos, a saber:

- a)** A Medida de Dirac no ponto $r = r_0$;
- b)** Medida de Probabilidade Centrada em dois pontos r_1, r_2 (período 2);
- c)** Medida de Probabilidade Centrada em quatro pontos r_1, r_2, r_3 e r_4 (período 4);
- d)** Medida de Probabilidade distribuída contínua e uniformemente num intervalo $[a, b]$;
- e)** Medida de Probabilidade de Gauss no intervalo $[0, \infty)$.

4.2 Medida de Dirac no ponto $r = r_0$

Para calcular a medida de Dirac no ponto $r = r_0$, (4.3) nos dá

$$\begin{aligned} L &= \exp \left(\int_0^\infty \int_0^\infty \ln \left| e^{r(1-x)} (1-rx) \right| d\delta(r) d\rho(x) \right) \\ &= \exp \left(\int_0^\infty \ln \left| e^{r_0(1-x)} (1-r_0x) \right| d\rho(x) \right). \end{aligned} \quad (4.4)$$

Para calcularmos numericamente (4.4), transformamos a integral da medida ρ num somatório, fazendo uso da condição inicial para x_0 :

$$L = \exp \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \ln \left| e^{r_0(1-x_t)} (1-r_0x_t) \right| \right), \quad (4.5)$$

e assim, podemos calcular $L\Lambda$ para diversos valores de r_0 .

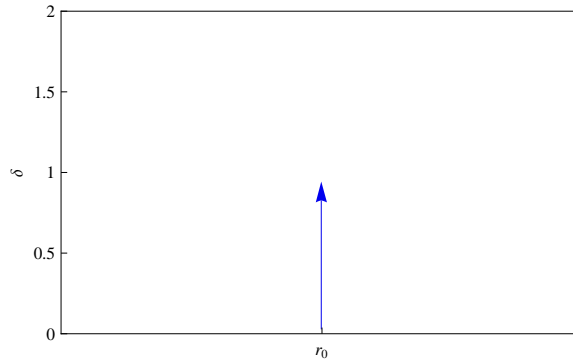


Figura 4.1: Medida de Dirac no ponto $r = r_0$. A medida é 1 se o intervalo contém o ponto r_0 , ou zero, caso contrário.

O caso em que r é expressa como medida de Dirac, equivale ao caso em que temos r constante no sistema (3.8), ou seja, a medida $r = r_0$ não varia (possui período 1).

4.3 Medida de Probabilidade Centrada em dois pontos r_1, r_2

Calculamos a medida δ dividida em dois valores iguais de probabilidade $\frac{1}{2}$ nos pontos $r = r_1$ e $r = r_2$. Aplicando tal situação em (4.3), obtemos

$$\begin{aligned}
 L &= \exp \left(\int_0^\infty \left[\int_0^\infty \ln \left| e^{r(1-x)}(1-rx) \right| d\delta(r) \right] d\rho(x) \right) \\
 &= \exp \left(\int_0^\infty \left[\frac{1}{2} \ln \left| e^{r_1(1-x)}(1-r_1x) \right| + \frac{1}{2} \ln \left| e^{r_2(1-x)}(1-r_2x) \right| \right] d\rho(x) \right) \\
 &= \exp \left(\int_0^\infty \left[\ln \left| e^{r_1(1-x)}(1-r_1x) e^{r_2(1-x)}(1-r_2x) \right|^{\frac{1}{2}} \right] d\rho(x) \right)
 \end{aligned} \tag{4.6}$$

Ao calcularmos numericamente (4.6), reescrevemos o somatório ao invés da integral da medida natural ρ , fazendo uso da condição inicial para x_0 :

$$L = \exp \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \ln \left| e^{r_1(1-x_t)}(1-r_1x_t) e^{r_2(1-x_t)}(1-r_2x_t) \right|^{\frac{1}{2}} \right). \tag{4.7}$$

Através da equação (4.7) podemos calcular numericamente $L\Lambda$ para diferentes valores $r = r_1$ e $r = r_2$.

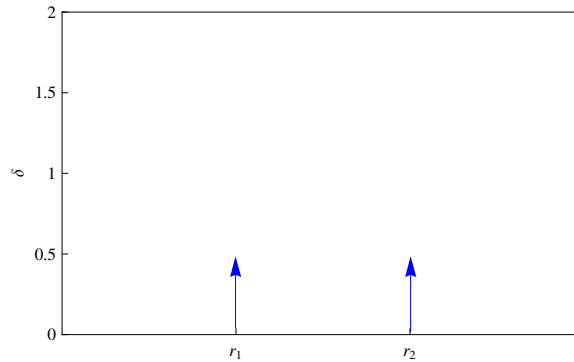


Figura 4.2: Medida de Probabilidade centrada em dois pontos r_1 e r_2 . A medida é $\frac{1}{2}$ se o intervalo contém o ponto r_1 ou o ponto r_2 , ou zero, caso contrário.

Neste exemplo, r expressa uma medida de distribuição de período 2. Isso ocorre quando a taxa de reprodução intrínseca de uma população oscila entre

dois valores para certos períodos de tempo (Hanski [14]). Por exemplo, por fatores climáticos ou de predadorismo, podem haver períodos na vida de espécies em que a taxa de reprodutividade é mais expressiva em certas épocas (em que não há predadores, verão) do que em outras (quando há predadores, inverno rigoroso).

4.4 Medida de Probabilidade Centrada em quatro pontos

$\mathbf{r_1, r_2, r_3 \text{ e } r_4}$

Neste caso, tomamos 4 valores diferentes para r em que a medida de probabilidade δ concentra-se em valores iguais a $\frac{1}{4}$ nesses pontos. Calculando L , obtemos

$$\begin{aligned} L &= \exp \left(\int_0^{\infty} \left[\frac{1}{4} \ln \left| e^{r_1(1-x)}(1-r_1x) \right| + \frac{1}{4} \ln \left| e^{r_2(1-x)}(1-r_2x) \right| + \right. \right. \\ &\quad \left. \left. + \frac{1}{4} \ln \left| e^{r_3(1-x)}(1-r_3x) \right| + \frac{1}{4} \ln \left| e^{r_4(1-x)}(1-r_4x) \right| \right] d\rho(x) \right) \\ &= \exp \left(\int_0^{\infty} \ln \left| e^{r_1(1-x)}(1-r_1x) \dots e^{r_4(1-x)}(1-r_4x) \right|^{\frac{1}{4}} d\rho(x) \right), \end{aligned} \quad (4.8)$$

Ao calcularmos numericamente (4.8), reescrevemos a integral da medida natural de $\rho(x)$ como um somatório:

$$L = \exp \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \alpha_t \right), \quad (4.9)$$

onde

$$\alpha_t = \left(\ln \left| e^{r_1(1-x_t)}(1-r_1x_t) \dots e^{r_4(1-x_t)}(1-r_4x_t) \right|^{\frac{1}{4}} \right).$$

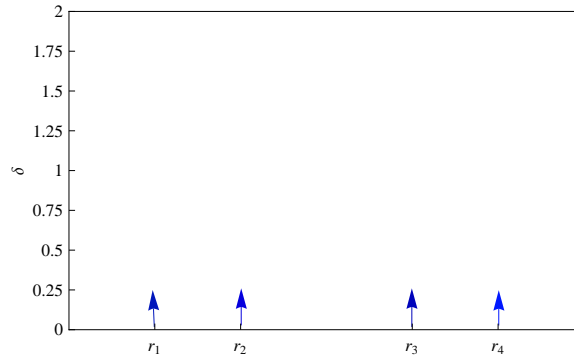


Figura 4.3: Medida de Probabilidade centrada em quatro pontos r_1, r_2, r_3 e r_4 .

4.5 Medida de Probabilidade distribuída contínua e uniformemente num intervalo $[a, b]$

Para exemplificar a distribuição contínua e uniforme de δ num intervalo $[a, b]$, toma-se uma função constante, $r \rightarrow \frac{1}{b-a}$, $r \in [a, b]$.

O intervalo $[a, b]$ é suporte compacto de r em $[0, \infty)$. Então

$$\delta(r) = \int_a^b \frac{1}{b-a} dr \Rightarrow d\delta(r) = \frac{1}{b-a} dr. \quad (4.10)$$

Substituindo (4.10) em (4.3), obtemos

$$L = \exp \left(\int_0^\infty \int_a^b \left[\ln \left| e^{r(1-x)} (1-rx) \right| \left(\frac{1}{b-a} \right) dr \right] d\rho(x) \right), \quad (4.11)$$

que equivale a

$$L = \exp \left(\left(\frac{1}{b-a} \right) \int_0^\infty \left[\int_a^b \ln \left| e^{r(1-x)} \right| dr + \int_a^b \ln |(1-rx)| dr \right] d\rho(x) \right). \quad (4.12)$$

Integrando r em relação a Riemman, e reescrevendo a integral de $\rho(x)$ como um somatório, obtemos

$$L = \exp \left(\frac{1}{b-a} \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} [\varsigma \pm \varpi] \right), \quad (4.13)$$

onde

$$\varsigma = \int_a^b \ln \left| e^{r(1-x_t)} \right| dr = \frac{1}{2} (1-x_t) (b^2 - a^2), \quad (4.14)$$

e

$$\varpi = \int_a^b \ln |1 - rx_t| dr = \frac{1}{x_t} [(1 - bx_t)(\ln|1 - bx_t| - 1) - (1 - ax_t)(\ln|1 - ax_t| - 1)], \quad (4.15)$$

onde ϖ tem sinal positivo em (4.13) quando $r > \frac{1}{x_t}$ e sinal negativo quando $r < \frac{1}{x_t}$. Essa condição é devido a integração de $\ln|1 - rx_t|$ (logaritmo do módulo).

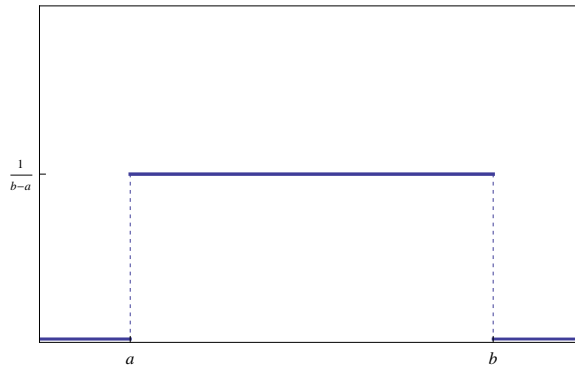


Figura 4.4: Medida Distribuída Contínua e Uniformemente no intervalo $[a, b]$.

Escolhemos valores de a e b tais que r gere oscilações caóticas, uma vez que investigamos sincronismo nessas oscilações. Nesse exemplo de distribuição, r assume um valor aleatório em $[a, b]$, a cada passo de tempo, seguindo uma distribuição contínua e uniforme, ou seja, a probabilidade de r ser qualquer um dos valores dentro desse intervalo é igual.

4.6 Medida de Probabilidade segundo a distribuição de Gauss

Para exemplificar a distribuição Gaussiana de δ no intervalo $[0, \infty)$, tomemos a função de Gauss, definida como

$$g(r) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{\left(\frac{-(r - m)^2}{2\sigma^2}\right)}, \quad (4.16)$$

onde σ é o desvio padrão e m é a média. Estamos estudando a função no intervalo $[0, \infty)$, pois a taxa de reprodutividade é $r > 0$. Entretanto, quando o domínio da função g é $(-\infty, \infty)$, $\sigma = 1$ e $m = 0$, temos a distribuição normal padrão. Neste exemplo, tomaremos $r_0 = m > 2,5$, uma vez que investigamos sincronismo em oscilações caóticas.

Como $g(r)$ é suave, podemos integrá-la em relação a Riemman. Além disso, temos que

$$\delta(r) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} \int_0^\infty e^{\left(-\frac{(r-m)^2}{2\sigma^2}\right)} dr \Rightarrow d\delta(r) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} e^{\left(-\frac{(r-m)^2}{2\sigma^2}\right)} dr. \quad (4.17)$$

Utilizando o fato de (4.17), obtemos

$$L = \exp \left(\frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} \int_0^\infty \int_0^\infty \left[\ln \left| e^{r(1-x)} (1-rx) \right| e^{\left(-\frac{(r-m)^2}{2\sigma^2}\right)} dr \right] d\rho(x) \right), \quad (4.18)$$

que equivale a

$$L = \exp \left(\frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} \int_0^\infty \left[\int_0^\infty \ln \left| e^{r(1-x)} \right| e^{\left(-\frac{(r-m)^2}{2\sigma^2}\right)} dr + \int_0^\infty \ln |(1-rx)| e^{\left(-\frac{(r-m)^2}{2\sigma^2}\right)} dr \right] d\rho(x) \right). \quad (4.19)$$

Integrando r em relação a Riemman, e reescrevendo a integral de $\rho(x)$ como um somatório, obtemos

$$L = \exp \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} [\xi + \omega] \right), \quad (4.20)$$

onde

$$\xi = \int_0^\infty \ln \left| e^{r(1-x_t)} \right| e^{\left(-\frac{(r-m)^2}{2}\right)} dr = \int_0^\infty (r - rx_t) e^{\left(-\frac{(r-m)^2}{2}\right)} dr, \quad (4.21)$$

e

$$\omega = \int_0^\infty \ln|(1 - rx_t)| e\left(-\frac{(r - m)^2}{2}\right) dr. \quad (4.22)$$

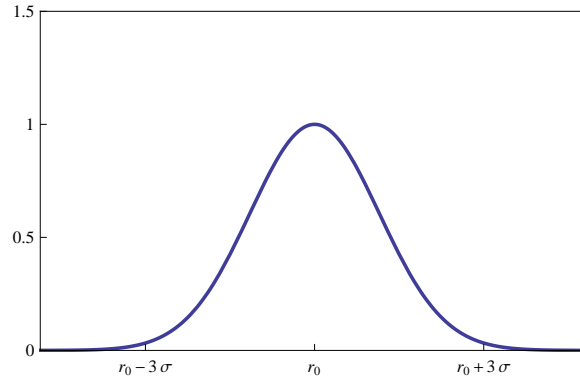


Figura 4.5: Medida de Probabilidade segundo a Distribuição Gaussiana.

A distribuição normal tem muitas propriedades convenientes. Variáveis aleatórias com distribuições desconhecidas são frequentemente assumidas como normais. É geralmente uma boa aproximação devido a um resultado conhecido como o teorema do limite central. Este teorema afirma que a média de qualquer conjunto de variáveis com qualquer distribuição tendo uma média finita e variância, tende a uma distribuição normal (Adams [1]). Exemplos dessa distribuição são trabalhos especialmente na física e astronomia. Algumas características como resultados de scores e altura seguem a distribuição normal, com poucos membros nas extremidades alta e baixa, e muitos no meio.

Abaixo, após exaustivas simulações de todos os exemplos de medida de distribuição, expomos alguns resultados relevantes acerca da estabilidade do estado síncrono. Tais resultados, embora plotados apenas para a distribuição de Dirac no ponto $r = r_0$, seguem um padrão para todos os exemplos de distribuição, no que diz respeito a redução de intervalos de sincronia quando o número de sítios aumenta, e quanto maior a conexão entre os sítios, maior a chance de sincronização, e por conseguinte, maior a chance de extinção da metapopulação.

Em (a), na figura (4.6), investigamos o comportamento de $L\Lambda$ em função da migração μ com o número de sítios igual a 15. Notamos que quando os sítios estão igualmente conectados (conexão global) eles estão mais suscetíveis a sincronização, enquanto que para a conexão local, temos que $L\Lambda > 1$ para todos valores da fração migratória, ou seja, para conexão local, os sítios se encontram na região de impossibilidade de sincronia. Foram investigados valores de $2,6 < r < 5$, e para tais valores, com conexão local, $L\Lambda > 1 \forall \mu$. Em (b), mostramos uma comparação entre $n = 4$ e $n = 15$ sítios, com acoplamento global, para $L\Lambda \times \mu$. Aumentando o número de sítios, notamos que a possibilidade de sincronização diminui.

Na figura (4.7), mostramos $L\Lambda \times r_0$ para δ , medida de Dirac em r_0 , para conexão global e local, ambos para $n = 15$. Vemos que para $\mu = 0,5$ todos os valores de $L\Lambda$ estão abaixo de 1 para o acoplamento global, ou seja, todos os valores de r_0 fazem o sistema sincronizar. Para a conexão local, vemos que $L\Lambda > 1$ para a maioria dos valores de r_0 .

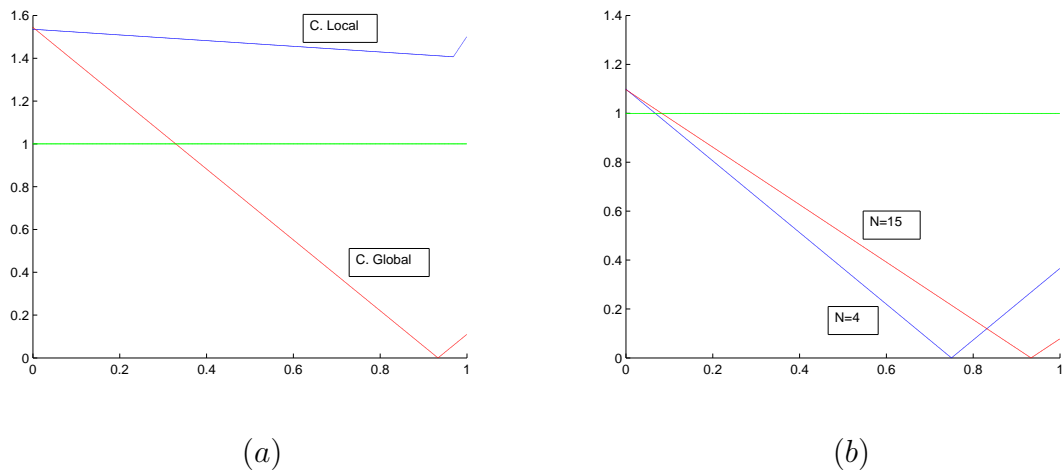


Figura 4.6: $L\Lambda \times \mu$ para a distribuição de Dirac no ponto $r = r_0$. (a) Comparação entre acoplamento Local e Global, com $n = 15$; (b) Comparação entre $n = 15$ e $n = 4$ sítios, para acoplamento Global. Todos os pontos abaixo da reta constante $L\Lambda = 1$ nos dizem que o sistema está assintoticamente localmente estável, ou seja, para esses valores obtemos sincronização.

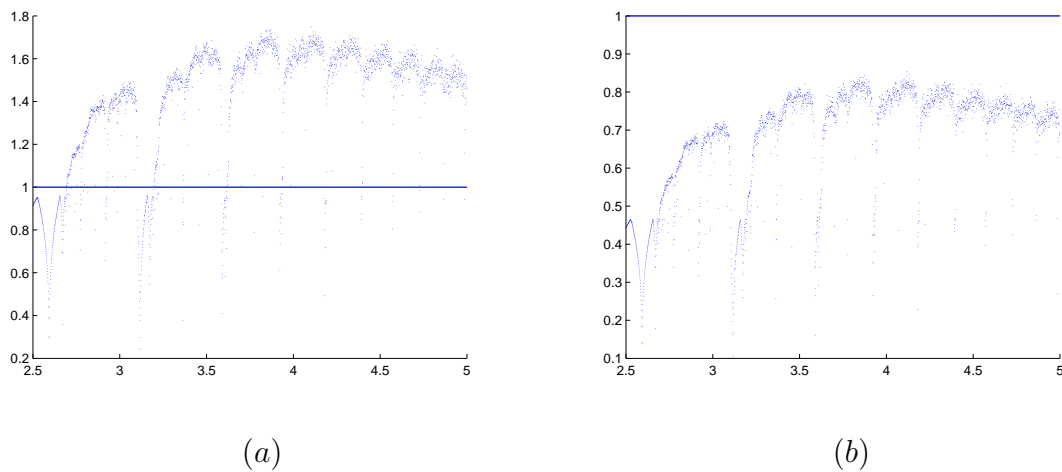


Figura 4.7: $L\Lambda \times r_0$ para δ , medida de Dirac em r_0 , $\mu = 0,5$, $n = 15$ e sítios acoplados em forma de anéis cíclicos considerando: (a) Acoplamento Local; (b) Acoplamento Global.

4.7 Comparando as Medidas de Distribuição de r

Nesta seção, nosso objetivo é comparar os 5 exemplos de medidas de distribuição da taxa de reprodutividade intrínseca da população r estudados nas seções anteriores. Investigamos $L\Lambda \times \mu$ através do critério de sincronia obtido no capítulo anterior, o qual nos diz se uma metapopulação sincroniza ou não. O critério para a comparação se dará do seguinte modo:

- Tomamos um r_0 , o qual utilizamos na distribuição de Dirac. Escolhemos r_0 de tal forma que faça o sistema oscilar caoticamente;

- Para a distribuição centrada em dois pontos, escolhemos $r_1 = r_0 - \beta$, $r_2 = r_0 + \beta$, onde β é uma variação próxima de r_0 ;

- Para a distribuição centrada em quatro pontos, definimos $r_1 = r_0 - 2\beta$, $r_2 = r_0 - \beta$, $r_3 = r_0 + \beta$ e $r_4 = r_0 + 2\beta$;

- Para a medida de probabilidade distribuída contínua e uniformemente num intervalo $[a, b]$, definimos $a = r_0 - 2\beta$ e $b = r_0 + 2\beta$;

- Para a medida de distribuição de Gauss, tomamos o desvio padrão $\sigma = \frac{2\beta}{3}$, assim, aproximadamente 97% das escolhas de r encontram-se dentro de $(r_0 - 3\sigma, r_0 + 3\sigma)$. Desta forma, temos uma probabilidade quase 1 de distribuição dos parâmetros de r para os quais a função exponencial logística apresenta comportamento caótico.

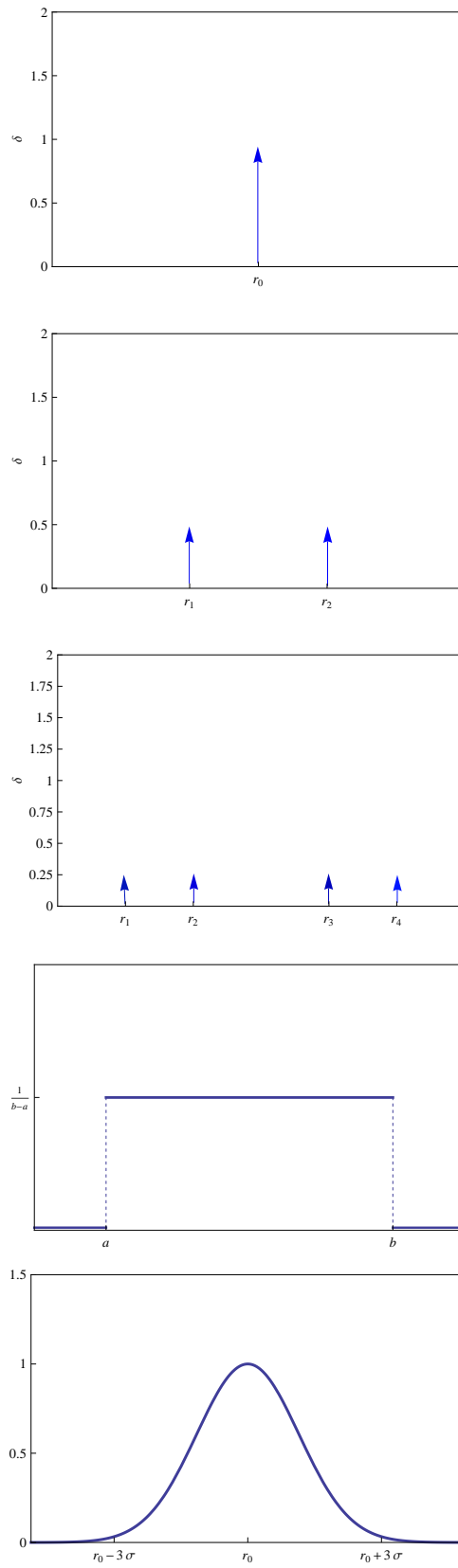


Figura 4.8: Distribuições utilizadas para a comparação das medidas de probabilidade.

A legenda dos gráficos é definida como:

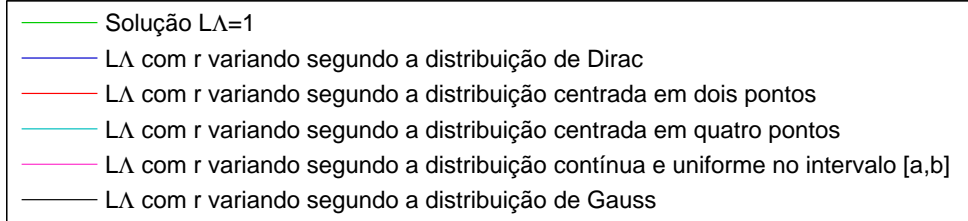


Figura 4.9: Legenda dos gráficos das comparações de cada medida de distribuição.

Nas figuras (4.10), (4.11) e (4.12) apresentamos os gráficos de $L\Lambda \times \mu$ para os 5 exemplos de medida de probabilidade estudados, a saber, medida de Dirac no ponto $r = r_0$, medida centrada em dois pontos r_1 e r_2 , medida centrada em quatro pontos r_1, r_2, r_3 e r_4 , medida distribuída contínua e uniforme no intervalo $[a, b]$ e medida de distribuição normal. Para estas simulações, utilizamos acoplamento por conexão global com o número de sítios $n = 15$. A reta constante equivale a $L\Lambda = 1$, ou seja, qualquer valor acima dessa reta ($L\Lambda > 1$) indica que nosso sistema não é localmente assintoticamente estável (está na região de impossibilidade de sincronia) para tais valores da fração migratória μ .

Os gráficos do lado direito das figuras (4.10), (4.11) e (4.12), são ampliações dos gráficos do lado esquerdo, respectivamente. O objetivo dessas ampliações é o de facilitar a comparação entre as medidas de distribuição. Notamos que para valores menores de fração migratória μ , encontramos impossibilidade de sincronia para todas as medidas de distribuição, enquanto que para valores maiores de taxa migratória isso não ocorre.

Na figura (4.10), no caso (a), investigamos a possibilidade de sincronia para $r_0 = 3$ e $\beta = 0,05$. O sistema em que a taxa de reprodução varia através da medida centrada em dois pontos nos dá uma região com maior possibilidade de sincronia, em comparação com as outras distribuições, sincronizando para $\mu > 0,0820$. A segunda distribuição que possui maior possibilidade de sincronia neste

caso é a distribuição centrada em quatro pontos. Tal distribuição sincroniza para valores de $\mu > 0,27$. As outras três distribuições de parâmetro r sincronizam para $\mu \simeq 0,3$. A distribuição de Dirac nos dá a menor possibilidade de sincronia, seguida pela distribuição de Gauss, e a distribuição contínua e uniforme, respectivamente.

No caso (b) da figura (4.10), observamos que todas as medidas de distribuição já possuem uma região de sincronia menor comparada ao caso anterior. Isso se dá pelo aumento de r_0 . À medida que a taxa de reprodutividade r_0 aumenta, conseqüentemente L aumenta, e portanto, encontramos uma região menor de sincronia, para todas as medidas de distribuição. A distribuição centrada em dois pontos continua com maior possibilidade de sincronia em relação as outras, sincronizando para $\mu \simeq 0,19$. As 4 distribuições restantes possuem regiões de sincronia numericamente próximas umas das outras, e sincronizam aproximadamente a partir de $\mu \simeq 0,35$. A distribuição centrada em quatro pontos nos dá uma menor possibilidade de sincronia, seguida pela distribuição contínua e uniforme, pela distribuição de Gauss e pela distribuição de Dirac, respectivamente.

Nos casos (a) e (b) da figura (4.11) observamos que tanto para $r_0 = 3,75$ (caso (a)) quanto para $r_0 = 4,3$ (caso (b)), utilizando $\beta = 0,05$, obtemos padrões de sincronia similares aos da figura anterior. Para ambos os casos (a) e (b) encontramos a distribuição centrada em dois pontos como a distribuição de maior possibilidade de sincronia. Essa distribuição, sincroniza no caso (a) para valores de $\mu > 0,245$ e no caso (b) para valores de $\mu > 0,3$. Notamos novamente que ao aumentarmos o valor da taxa de reprodutividade intrínseca da população, obtemos um número de Lyapunov mais expressivo, e por conseqüência, aumentamos a região de impossibilidade de sincronia.

Ainda investigando as simulações mostradas na figura (4.11), no caso (a), a distribuição de r centrada em quatro pontos é a segunda maior região de sincronia. As outras distribuições permanecem com possibilidade de sincronia aleatoriamente próximas. A distribuição de Dirac possui menor possibilidade de sincronia, e a mesma ocorre para $\mu > 0,37$, seguida pela distribuição de Gauss e pela dis-

tribuição contínua uniforme, respectivamente. No caso (b), exceto a distribuição centrada em dois pontos, todas as medidas estão aleatoriamente próximas umas das outras. A medida de Dirac possui menor possibilidade de sincronia, ocorrendo para $\mu > 0,385$ seguida pela distribuição de Gauss, pela distribuição contínua e uniforme, e pela distribuição centrada em quatro pontos, sendo essa última, a segunda maior região de possibilidade de sincronia.

Na figura (4.12) investigamos a possibilidade de sincronia para $r_0 = 3,8$ (caso (a)) e para $r_0 = 4,3$ (caso (b)) com variação $\beta = 0,1$. Com a variação um pouco maior que a utilizada anteriormente, observamos que o sistema que varia segundo a distribuição centrada em dois pontos é mais suscetível a sincronia, comparado com os demais, para ambos os casos. No caso (a), a medida de Dirac possui a menor região de possibilidade de sincronia, seguida pela distribuição de Gauss, pela distribuição centrada em quatro pontos, e pela distribuição contínua e uniforme, respectivamente. Em (b), a distribuição de Dirac permanece como a que possui região de menor possibilidade de sincronia, seguida pela distribuição de Gauss, pela distribuição contínua e uniforme e pela distribuição centrada em quatro pontos, respectivamente.

Com a taxa de reprodutividade intrínseca da população variando no tempo através de medidas de distribuição, encontramos números de Lyapunov diferentes para cada exemplo de medida, uma vez que a taxa de reprodutividade é um parâmetro da dinâmica local. Na distribuição centrada em dois pontos, por exemplo, temos que os números de Lyapunov são bem menores do que nas outras distribuições. No entanto, como o número de sítios não se altera, e em nossas comparações utilizamos somente acoplamento por conexão global, temos que o valor de Λ , dado em (4.2), é sempre o mesmo (constante), para cada medida de distribuição, para cada valor de μ . Portanto, nossa análise se dá propriamente para L , porém, como estamos interessados em sincronia, fazemos uso do critério estudado no capítulo 3, o qual analisa o produto de L e Λ .

Não expomos os gráficos com conexão local, pois para todos esses casos de distribuição temos $L\Lambda > 1$ para todo valor da fração migratória μ , ou seja, nunca obtemos sincronização nessa conexão, com tais valores de r_0 e $n = 15$. Para conexão global, sempre encontramos algum valor de μ que torna possível a sincronização.

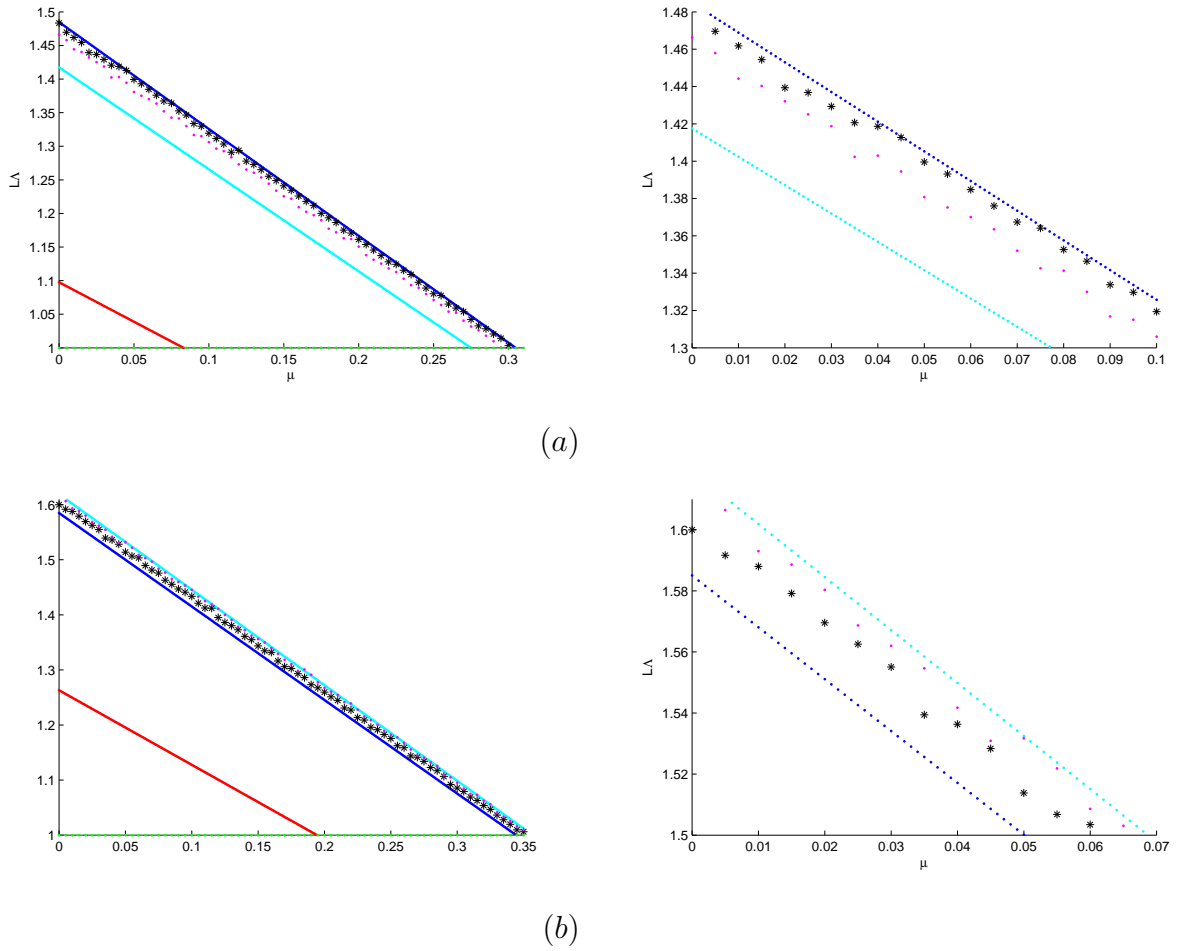


Figura 4.10: Gráficos de $L\Lambda \times \mu$ para os 5 exemplos de medida de probabilidade estudados: Medida de probabilidade de Dirac no ponto r_0 , Medida centrada em dois pontos r_1 e r_2 , Medida centrada em quatro pontos r_1, r_2, r_3 e r_4 , Medida distribuída contínua e uniforme no intervalo $[a, b]$ e Medida de distribuição Normal. Acoplamento por Conexão Global com $n = 15$. A reta constante equivale a $L\Lambda = 1$, qualquer valor acima dessa reta ($L\Lambda > 1$) indica que nosso sistema não é localmente assintoticamente estável (está na região de impossibilidade de sincronia) para valores da fração migratória μ . (a) $r_0 = 3$, $\beta = 0,05$; (b) $r_0 = 3,4$, $\beta = 0,05$.

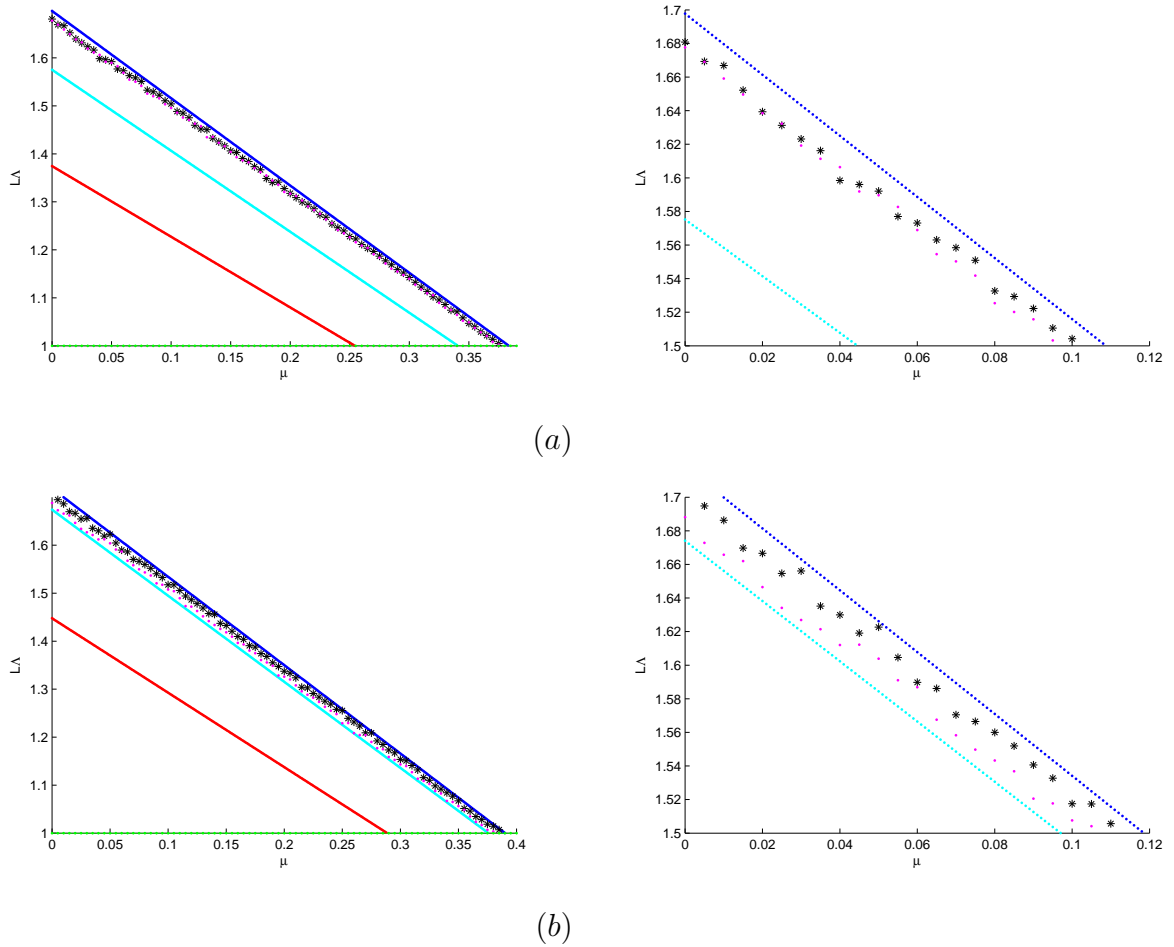


Figura 4.11: Gráficos de $L\Lambda \times \mu$ para os 5 exemplos de medida de probabilidade estudados: Medida de probabilidade de Dirac no ponto r_0 , Medida centrada em dois pontos r_1 e r_2 , Medida centrada em quatro pontos r_1, r_2, r_3 e r_4 , Medida distribuída contínua e uniforme no intervalo $[a, b]$ e Medida de distribuição Normal. Acoplamento por Conexão Global com $n = 15$. A reta constante equivale a $L\Lambda = 1$, qualquer valor acima dessa reta ($L\Lambda > 1$) indica que nosso sistema não é localmente assintoticamente estável (está na região de impossibilidade de sincronia) para valores da fração migratória μ . (a) $r_0 = 3,75$, $\beta = 0,05$; (b) $r_0 = 4,3$, $\beta = 0,05$.

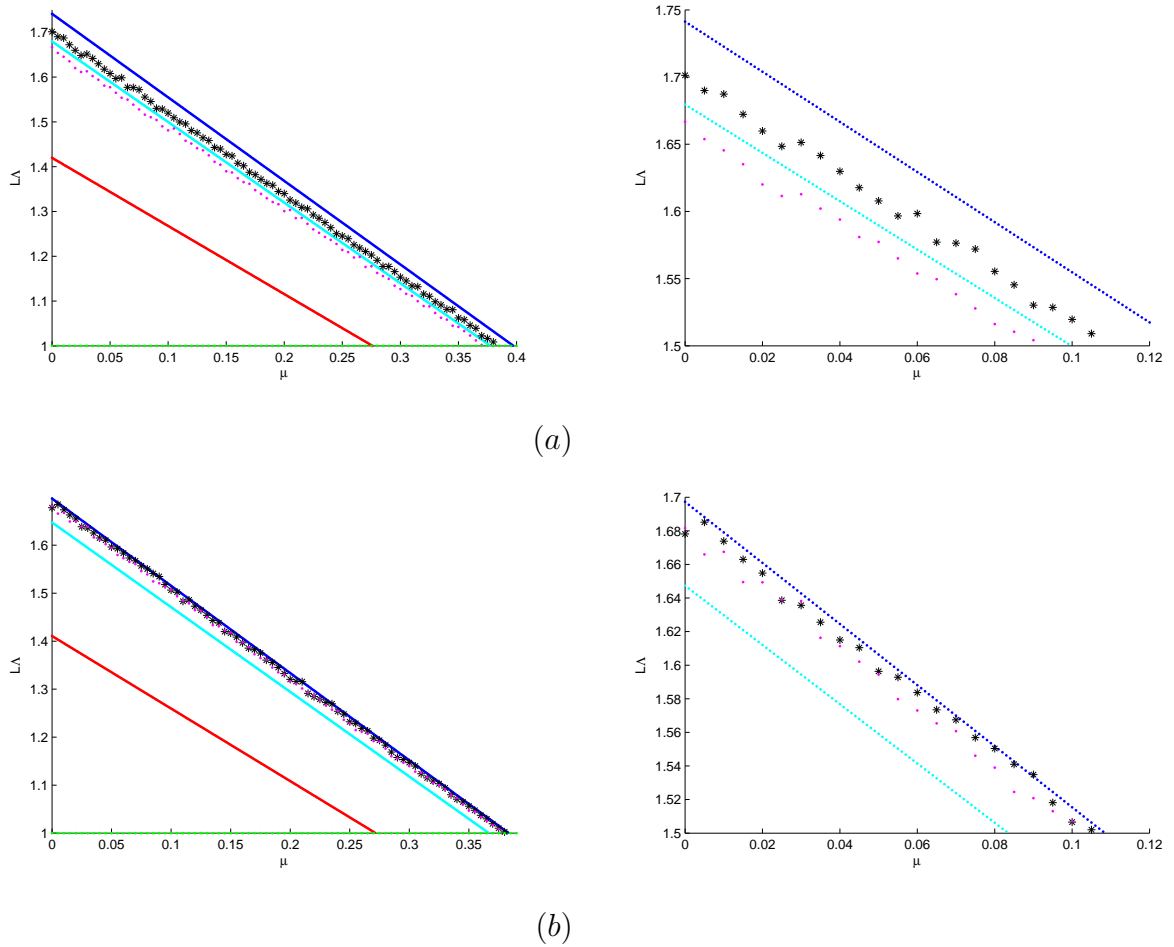
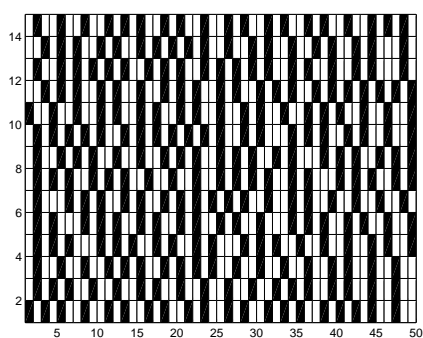


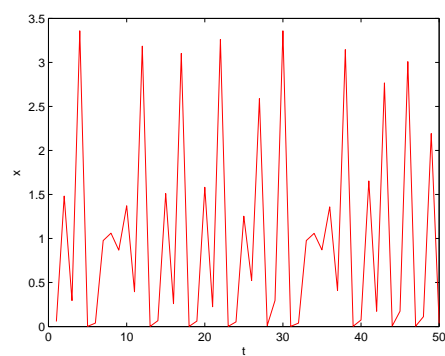
Figura 4.12: Gráficos de $L\Lambda \times \mu$ para os 5 exemplos de medida de probabilidade estudados: Medida de probabilidade de Dirac no ponto r_0 , Medida centrada em dois pontos r_1 e r_2 , Medida centrada em quatro pontos r_1, r_2, r_3 e r_4 , Medida distribuída contínua e uniforme no intervalo $[a, b]$ e Medida de distribuição Normal. Acoplamento por Conexão Global com $n = 15$. A reta constante equivale a $L\Lambda = 1$, qualquer valor acima dessa reta ($L\Lambda > 1$) indica que nosso sistema não é localmente assintoticamente estável (está na região de impossibilidade de sincronia) para valores da fração migratória μ . (a) $r_0 = 3, 8$, $\beta = 0, 1$; (b) $r_0 = 4, 3$, $\beta = 0, 1$.

Abaixo observamos os gráficos Espaço \times Tempo e Densidade \times Tempo para o caso em que $r_0 = 3,75$ na figura (4.11). Para este processo, escolhemos uma condição inicial próxima do atrator sincronizado, e perturbamos. Se o Número de Lyapunov Transversal for menor que 1, o sistema sincroniza. A partir do momento que o sistema não sincroniza, a órbita pode ser atraída para um atrator 2-periódico, 4-periódico e assim por diante, mas com os sítios não sincronizando.

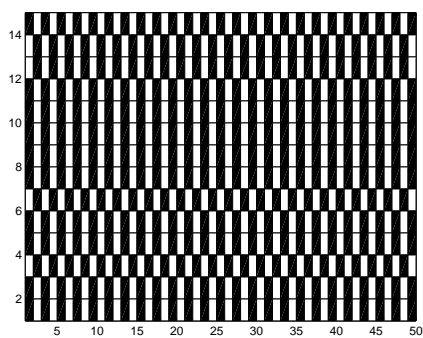
Em (a) e (b), vemos o sistema não sincronizado, na ausência da migração (somente dinâmica local), gerando oscilações caóticas para os sítios. Em (c) e (d), vemos que o sistema oscila periodicamente e não sincroniza, para $\mu = 0,2$. Para valores de $\mu < 0,23$, o sistema não sincroniza. Em (e) e (f), todos os sítios sincronizam gerando oscilações caóticas, para $\mu \simeq 0,3$, para todo tempo t , ou seja, todos os sítios possuem a mesma densidade para todo o tempo. Foram plotados os 50 últimos tempos, após o descarte de $t = 34950$.



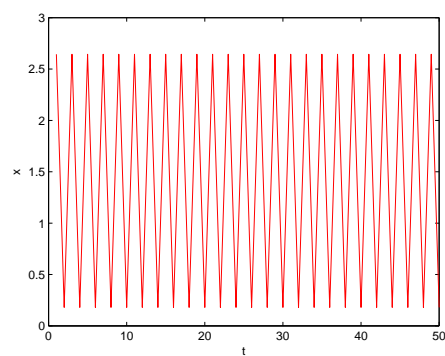
(a)



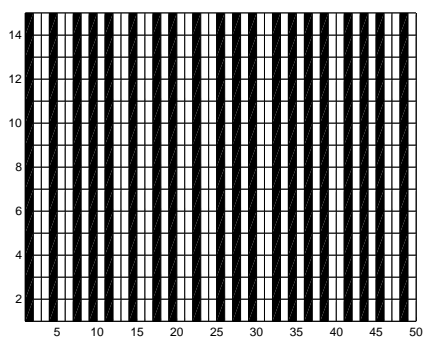
(b)



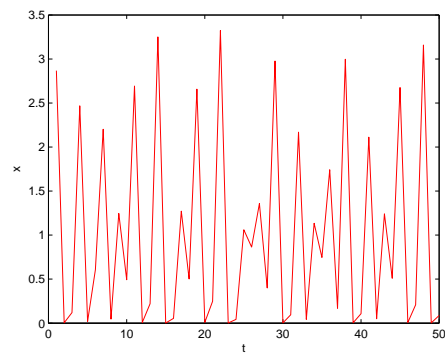
(c)



(d)



(e)



(f)

Figura 4.13: Gráficos Sítio \times Tempo em (a), (c) e (e) para distribuição centrada em dois pontos, com $r_0 = 3,75$ e $\beta = 0,05$. Acoplamento Global. (a) $\mu = 0$; (c) $\mu = 0,2$; (e) $\mu = 0,3$; Gráficos Densidade \times Tempo em (b), (d) e (f).

4.8 Conclusões do capítulo

Neste capítulo, trabalhamos com exemplos de medida de distribuição para a taxa de reprodutividade intrínseca da população variando com o tempo. Para cada exemplo de medida, calculamos numericamente os números de Lyapunov Transversais afim de investigar quando ocorre sincronização no sistema, através do critério estabelecido por (3.34), no capítulo anterior, e comparamos cada exemplo. Os exemplos de medida de distribuição de r estudados foram: a distribuição de Dirac, a distribuição centrada em dois pontos, distribuição centrada em quatro pontos, distribuição contínua e uniforme em um intervalo $[a, b]$ e a distribuição de Gauss.

Ao comparar os 5 casos estudados, notamos que o sistema cuja taxa de reprodução intrínseca da população varia através da distribuição centrada em dois pontos possui uma maior possibilidade de sincronização, para todos os parâmetros de r_0 estudados nas simulações. Portanto, a metapopulação em que r varia através dessa medida possui uma maior possibilidade de sincronização, i.é, esta mais suscetível a extinção global comparada com outras distribuições para esse mesmo sistema. Uma espécie que tem sua taxa de reprodutividade variando no tempo através de dois valores (2-periódico), (inverno ou verão, precipitações e etc.), possui uma probabilidade maior de extinção comparada com a mesma espécie seguindo a distribuição de Dirac (r constante), ou comparada a outros exemplos de distribuição abordados nessa dissertação.

Observamos que a distribuição centrada em quatro pontos foi a segunda distribuição que obteve uma maior possibilidade de sincronia, na maioria dos casos, mas não obteve um padrão. Quando não era a segunda distribuição com maior com possibilidade de sincronia, notamos que todas as distribuições se encontravam aleatoriamente próximas, exceto a distribuição centrada em dois pontos. As medidas de distribuição de Gauss, de Dirac e a medida de distribuição contínua e uniforme, somadas em alguns casos com a distribuição centrada em quatro pontos, obtiveram o valor de $L\Lambda$ relativamente próximos umas das outras, uma vez que a região de

possibilidade de sincronia dessas distribuições possui uma diferença numericamente sutil.

Concluimos que quanto maior é a iteração entre os sítios, maior é a possibilidade de sincronização, ou seja, encontramos mais possibilidade de sincronização para conexão global comparada com a conexão local. Quando aumentamos o número de sítios obtemos uma redução de intervalos de sincronização. A partir disso, optamos por usar apenas $n = 15$. Aumentos no parâmetro r nos dão uma menor possibilidade de sincronização, i.é, aumento na taxa de reprodução nos dá uma menor possibilidade de extinção de espécies.

O aumento do Número de Lyapunov Transversal está relacionado com o aumento de r , o qual faz L aumentar. Se aumentarmos o número de sítios, fazemos Λ aumentar o seu valor, tendendo a 1 quando o número de sítios cresce para infinito. Entretanto, como nossas simulações abrangem apenas conexão global, e $n = 15$, temos que Λ é sempre constante, para cada μ , e logo, o que difere cada região de sincronia é essencialmente o Número de Lyapunov L .

Obtivemos resultados novos e outros conhecidos, uma vez que a análise de sincronia de LA ainda não havia sido estudada na dinâmica local, com dependência sazonal em r , através de medidas de probabilidade. Arsego [4] e Stroschein [33] estudaram a análise do número de Lyapunov transversal com a dispersão dependente do tempo.

Através das simulações numéricas, concluimos que aumentos na fração migratória μ levam a uma maior chance de sincronização, i.é, quanto maior for a fração de indivíduos que migra de um sítio para outros, maior será a possibilidade de sincronia. Esse resultado vai de acordo com os estudos de Earn et al. [10] e Rohani [26]. A migração tem um papel fundamental na sincronização da população, pois quanto mais conexões são estabelecidas entre os sítios, mais propenso à sincronização o sistema se torna (Arsego [4]).

5 CONCLUSÕES E SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS

Há um número considerável de estudos sobre a sincronização de metapopulações, como pode ser verificado em Cazelles [6], Earn et al. [10], Silva [29], Silva e Giordani [30], Allen [2] entre outros. Segundo Earn et al. [10], o sincronismo está fortemente relacionado com a extinção de metapopulações, desta forma, quanto mais estudos propormos nessa área, maior a chance de encontrarmos resultados mais eficientes para tentar evitá-lo. Focamos este trabalho na análise da sincronia de um modelo metapopulacional com taxa de reprodutividade intrínseca da população dependente do tempo, com r variando através de medidas de distribuição.

Não temos conhecimento de trabalhos que abordem o mecanismo da dinâmica local (reprodução e sobrevivência) dada pela função exponencial logística, com a taxa de reprodutividade intrínseca da população r variando com o tempo através de medidas invariantes de distribuição. Através desses exemplos de medidas de distribuição, ligados a fatores externos, tais como temperatura, precipitação e sazonalidade, temos uma ideia mais realista de como a taxa de reprodução pode variar. Por exemplo, r pode variar em períodos, ou até mesmo variar seguindo uma outra distribuição, por conta da variação desses fatores externos.

Consideramos uma metapopulação de uma única espécie formada por um número arbitrário de sítios, com migração independente da densidade populacional e independente do tempo, com iteração entre os sítios por conexão global, e obtemos um critério de estabilidade do estado síncrono (Silva [29]), o qual é definido através de dois parâmetros distintos: o número de Lyapunov L que depende da dinâmica local e Λ que depende do processo migratório. O produto desses dois parâmetros é denominado o número de Lyapunov transversal, o qual nos diz quando uma metapopulação tem possibilidade de sincronizar ($L\Lambda < 1$) ou há impossibilidade de sincronia ($L\Lambda > 1$) para a mesma.

O sistema em que r varia através da distribuição centrada em dois pontos possui uma maior possibilidade de sincronização, comparado com os outros exemplos de distribuição de r , para todos os valores de r_0 simulados. Portanto, a metapopulação em que r varia através dessa medida está mais suscetível a extinção global comparada com outras distribuições. A distribuição centrada em quatro pontos obteve uma segunda maior possibilidade de sincronia, na maioria dos casos, porém não obteve um padrão. Quando essa distribuição não possuía a segunda maior possibilidade de sincronia, todas as outras distribuições possuíam uma região de possibilidade de sincronia aleatoriamente próximas. Portanto, a região de possibilidade de sincronia dessas três (em alguns casos quatro) distribuições é praticamente a mesma, uma vez que L difere numericamente na casa dos centesimais.

Diversas simulações foram plotadas com o objetivo de investigarmos e verificarmos o critério de sincronização. Utilizamos exemplos de r dependente do tempo através de medidas invariantes de distribuição e comparamos seus resultados. Observamos que há uma probabilidade maior de sincronia para valores menores de parâmetro r e que há maior possibilidade de sincronia quando tivermos acoplamento global em comparação ao acoplamento local. Notamos que há uma probabilidade maior de ocorrer sincronia para valores maiores de r , tanto para conexão local, quanto global, e quando o número de sítios aumenta, a sincronização diminui.

Para trabalhos futuros alguns novos fatores podem ser considerados. Outras medidas invariantes podem ser usadas como exemplos da distribuição da taxa de reprodutividade intrínseca da população r , a fim de modelar comportamento de metapopulações de uma maneira mais realística. Também podemos considerar modelos com mais de uma espécie, com vizinhanças assimétricas, com estrutura etária, e inclusive modelos que apresentem morte durante a migração. Fizemos o estudo somente para redes em forma de anéis cíclicos, podendo ser considerada no caso de redes bidimensionais em forma de superfície toroidal. Podemos estudar também modelos epidemiológicos com o objetivo de erradicar certas doenças, investigando fatores que levem o sistema a sincronia.

Apêndice A CÁLCULO NUMÉRICO DOS EXPOENTES DE LYAPUNOV

Seja U uma esfera centrada em $v_0 \in \mathbb{R}^m$ (em que v_0 é o primeiro ponto da órbita) de raio pequeno, f uma função suave em \mathbb{R}^m associada ao sistema dinâmico e seja $J(v_0)$ a matriz Jacobiana aplicada em v_0 .

Considere $J_n = J^n(v_0)$ a matriz Jacobiana iterada n vezes da f . Com isso, temos que $J_n U$ é um elipsóide com m eixos ortogonais (Alligood et al. [3]). Quando os eixos possuem comprimento maior que 1, há uma expansão na direção de $f^n(v_0)$, e quando o comprimento é menor que 1 há uma contração. No caso em que o elipsóide possui direções contraídas e expandidas, o mesmo será mais extenso e mais fino, para valores grandes de n . A taxa de expansão média multiplicativa dos m eixos ortogonais são os números de Lyapunov.

Normalmente, a matriz $J_n U$ é difícil de ser determinada para n grande, como no caso desse trabalho. Logo, aproximamos $J_n U$ por:

$$J_n U = J(v_{n-1})J(v_{n-2})\dots J(v_0)U \quad (\text{A.1})$$

e para isso, precisamos de um algoritmo computacional (Alligood et al. [3]) como o descrito abaixo:

Tomamos uma base ortonormal $\{w_1^0, w_2^0, \dots, w_m^0\}$ de \mathbb{R}^m . A base utilizada nesse trabalho foi a base canônica. Computamos os vetores z_1, z_2, \dots, z_m do seguinte modo:

$$\begin{aligned} z_1 &= J(v_0)w_1^0, \\ z_2 &= J(v_0)w_2^0, \\ &\vdots \\ &\vdots \\ &\vdots \\ z_m &= J(v_0)w_m^0. \end{aligned}$$

Estes vetores estão na nova elipse $J(v_0)U$, mas os mesmos não são necessariamente ortogonais. Para resolvermos esse problema, criamos um novo conjunto de vetores ortogonais $\{w_1^1, w_2^1, \dots, w_m^1\}$ que geram um elipsóide com o mesmo volume que $J(v_0)U$. Para isso, utilizamos o processo de ortogonalização de Gram-Schmidt, definindo:

$$\begin{aligned} y_1 &= z_1, \\ y_2 &= z_2 - \frac{z_2 \cdot y_1}{\|y_1\|^2} y_1, \\ y_3 &= z_3 - \frac{z_3 \cdot y_1}{\|y_1\|^2} y_1 - \frac{z_3 \cdot y_2}{\|y_2\|^2} y_2, \\ &\cdot \\ &\cdot \\ &\cdot \\ y_m &= z_m - \frac{z_m \cdot y_1}{\|y_1\|^2} y_1 - \frac{z_m \cdot y_2}{\|y_2\|^2} y_2 - \dots - \frac{z_m \cdot y_{m-1}}{\|y_{m-1}\|^2} y_{m-1} \end{aligned}$$

em que \cdot denota o produto escalar e $\|\cdot\|$ denota a norma euclidiana.

Com isso, temos $w_1^1 = y_1, w_2^1 = y_2, \dots, w_m^1 = y_m$.

Aplicando a matriz Jacobiana $J(v_1)$ no próximo ponto e reortogonalizando o conjunto $J(v_1)w_1^1, \dots, J(v_1)w_m^1$, produzimos o novo conjunto ortogonal $\{w_1^2, w_2^2, \dots, w_m^2\}$. Repetindo esse processo n vezes, encontramos o conjunto final $\{w_1^n, w_2^n, \dots, w_m^n\}$ de vetores que aproximam os eixos do elipsóide $J_n U$.

Logo, $r_n^i \approx \|y_n^i\| \|y_{n-1}^i\| \dots \|y_1^i\|$ denota a expansão ($r_n^i > 1$) ou contração ($r_n^i < 1$) total na i -ésima direção após n iterações ($i = 1, \dots, n$). Portanto, a estimativa conveniente para o i -ésimo número de Lyapunov após n iterações é

$$L_i = \lim_{n \rightarrow \infty} (r_n^i)^{\frac{1}{n}} \quad (\text{A.2})$$

se esse limite existir. Consequentemente, a estimativa para o correspondente expoente de Lyapunov no i -ésimo eixo do elipsóide depois de n passos de tempo é dada por

$$\frac{\ln \|y_n^i\| + \dots + \ln \|y_1^i\|}{n}. \quad (\text{A.3})$$

Apêndice B MATRIZES CIRCULANTES

Uma matriz circulante de ordem n é uma matriz quadrada da forma:

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

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

O conjunto das matrizes circulantes formam uma álgebra comutativa, pois para quaisquer duas matrizes circulantes A e B , a soma $A + B$ é circulante, o produto AB é circulante e $AB = BA$. (Davis [7])

As matrizes circulantes são diagonalizáveis por uma transformada de Fourier, ou seja, as equações lineares que contém matrizes circulantes podem ser resolvidas através de uma transformada de Fourier. Portanto,

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

onde $F = [f_{ij}]$ é uma matriz de Fourier, $i, j = 1, 2, \dots, n$, definida como $F = \frac{1}{\sqrt{n}}(z^{(i-1)(j-1)})$ no qual $z = \exp \frac{-2i\pi}{n}$, ou seja:

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

A matriz L é a matriz diagonal dos λ_k autovalores de C , $k = 1, \dots, n$, onde $\lambda_k = p(z^{k-1})$, e

$$p(x) = c_1 + c_2x + \dots + c_nx^{n-1}. \quad (\text{B.4})$$

Todas as matrizes circulantes são diagonalizáveis, e as colunas de F são autovetores para qualquer matriz circulante. Assim, se A e B são circulantes,

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

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

onde Θ e Φ são matrizes diagonais dos autovalores θ_i e ϕ_i , das matrizes A e B respectivamente, $i = 1, \dots, n$. Então

$$AB = F\Theta\Phi F^{-1}, \quad (\text{B.7})$$

com autovalores $\theta_i\phi_i$.

Apêndice C LINEARIZAÇÃO EM TORNO DO ESTADO SINCRONIZADO

Seja $G : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ uma transformação da classe C^1 tal que $X_{t+1} = G(X_t)$. Seja $X_t^* \in \mathbb{R}^n$ o estado sincronizado de G . Fazendo uma pequena perturbação Δ_t no estado sincronizado, $X_t = X_t^* + \Delta_t$, temos que

$$X_{t+1} = G(X_t) = G(X_t^* + \Delta_t). \quad (\text{C.1})$$

Expandindo em série de Taylor, temos

$$X_{t+1} = G(X_t^*) + J(X_t^*)\Delta_t + O(\Delta_t^2), \quad (\text{C.2})$$

onde $J(X_t^*)$ é a matriz jacobiana de G . Como $X_{t+1} = X_{t+1}^* + \Delta_{t+1}$, e pela equação acima, temos

$$\Delta_{t+1} \approx G(X_t^*) + J(X_t^*)\Delta_t - X_{t+1}^*. \quad (\text{C.3})$$

Logo, a linearização do estado sincronizado nos dá

$$\Delta_{t+1} \approx J(X_t^*)\Delta_t. \quad (\text{C.4})$$

Apêndice D TEOREMAS

Apresentamos abaixo, alguns teoremas utilizados neste trabalho, a saber, o Teorema de Gershgorin, o Teorema de Perron-Frobenius e o Teorema de Fubini. Abaixo segue o enunciado do Teorema de Gershgorin, cuja demonstração pode ser encontrada em Davis [7]:

Teorema D.0.1. *(Teorema de Gershgorin)* Se $A \in C^{n \times n}$ onde a_{jk} denota os elementos da matriz A para $j = 1, \dots, n$ e

$$\rho_j = \sum_k |a_{jk}|, \quad (\text{D.1})$$

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

$$\{z : |z - a_{jj}| \leq \rho_j\}, \quad (\text{D.2})$$

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

Enunciaremos agora uma versão adaptada do Teorema de Perron-Frobenius, que pode ser encontrado em Lancaster [17] e Davis [7]:

Teorema D.0.2. *(Teorema de Perron-Frobenius)* Seja A uma matriz $n \times n$ com entradas não negativas, ou seja, $a_{ij} \geq 0, \forall i, j$. Então:

- A possui um único autovetor x de norma 1, cujas componentes são, todas elas positivas;
- O autovalor λ^* associado ao autovetor x é positivo e, para qualquer outro autovalor $\lambda \in C$, temos que $|\lambda| < \lambda^*$;
- O autovalor λ^* é simples.

A seguir, enunciamos o Teorema de Fubini, encontrado em Adams [1]. Esse resultado fornece condições sob as quais é possível calcular uma integral dupla por meio de integrais iteradas. Como consequência o teorema permite a inversão da ordem de integração em integrais iteradas.

Teorema D.0.3. (Teorema De Fubini) Seja $f : X \times Y \rightarrow \mathbb{R}$ uma função integrável.

Então:

- Para cada $x \in X$, $f(x, y)$ é uma função integrável de y ;
- Para cada $y \in Y$, $f(x, y)$ é uma função integrável de x ;
- $\int_Y f(x, y) d\nu$ é uma função integrável de x ;
- $\int_X f(x, y) d\mu$ é uma função integrável de y ;

•

$$\begin{aligned} \int_X \left[\int_Y f(x, y) d\nu \right] d\mu &= \int_Y \left[\int_X f(x, y) d\mu \right] d\nu \\ &= \int_{X \times Y} f(x, y) d(\mu \times \nu). \end{aligned} \tag{D.3}$$

Referências Bibliográficas

- [1] ADAMS, M.; GUILLEMIN, V. *Measure Theory and Probability*. Birkhauser Boston, 1996.
- [2] ALLEN, J. C.; SCHAUFFER, W. M.; ROSKO, D. Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise in One-Dimensional Dynamics. *Nature* 364 (1993), 229-232.
- [3] ALLIGOOD, K.; SAUER, T. D.; YORKE, J. A. *Chaos An Introduction to Dynamical Systems*. Springer, 1996.
- [4] ARSEGO, S. Análise da sincronização em uma metapopulação com acoplamento por combinação convexa. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2010.
- [5] BARRIONUEVO, J. A. ; SILVA, J. A. L. Migração e sincronismo em certos modelos populacionais. *TEMA. Tendências em Matemática Aplicada e Computacional*, v. 7 (2006), 201-208.
- [6] CAZELLES, B.; BOTTANI, S.; STONE, L. Unexpected coherence and conservation. *Proc. R. Soc. Lond. B268* (2001), 2595-2602.
- [7] DAVIS, P. J. *Circulant Matrices.*, AMS Chelsea Publishing, 2009.
- [8] DIAZ L. J.; JORGE, D. R. *Uma Introdução aos Sistemas Dinâmicos via Frações Contínuas*. IMPA, 2007.
- [9] ECKMAN, J. P.; RUELLE, D. Ergodic theory of chaos and strange attractors. *Reviews of Modern Physics*, v.57, n.3, p.617-656, 1985.
- [10] EARN, D. J. D.; LEVIN, S. A.; ROHANI, P. Coherence and conservation. *Science* 290 (2000), 1360-1364.
- [11] FIEDLER-FERRARA, N.; CINTRA DO PRADO, C. P. *Caos Uma Introdução*. Edgard Blücher, 1994.

- [12] GENERALI, D. T. Sincronização em Metapopulações Heterogêneas. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2010.
- [13] GIORDANI, F. T. A instabilidade causada pela migração dependente da densidade em metapopulações. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2003.
- [14] HANSKI, I.; GILPIN, M. E. Metapopulation Biology: Ecology genetics and evolution. *London, Academic Press* (1997).
- [15] HASSELL, M.P. Density-dependence in single-species populations. *J. Anim., Ecology* 44 (1975) 283-295.
- [16] HEINO, M.; KAITALA, V.; RANTA, E.; LINDSTROM, J. Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations. *Prot. R. Soc. Lond.* (1997), 481-486.
- [17] LANCASTER, P.; TISMENETSKY, M. *The Theory of Matrices*. Academic Press, 1985.
- [18] LIEBHOLD, A.; KOENIG, W. D.; BJORNSTAD, O. N. Spatial synchrony in population dynamics. *Annual Review of Ecology Systems*. 35 (2004), 467-490.
- [19] MARCUS, M.; MINC, H. *A Survey of Matrix Theory and Matrix Inequalities*. Dover Publications, 1992.
- [20] MARTELLI, M. *Introduction to Discrete Dynamical Systems and Chaos*. John Wiley, 1999.
- [21] MANICA, V. Sincronização de Metapopulações em Duas Escalas Geográficas. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2008.
- [22] MAY, R. M., LLOYD, A. L. *Theoretical Ecology*. Blackwell Scientific Publications, 1976.

- [23] MURRAY, J. D. *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, 1989.
- [24] OLIVEIRA, K. *Um primeiro curso em Teoria Ergódica e Aplicações*. Departamento de Matemática, Universidade Federal de Alagoas, 2006.
- [25] REMPEL A. L. A instabilidade de *Turing* e o sincronismo em redes de populações acopladas. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2007.
- [26] ROHANI, P.; RUXTON, G. Dispersal and stability in metapopulations. *IMA. Journal of Mathematics Applied and Medicine and Biology* v.16 (1999), 297-306.
- [27] ROHANI, P.; MAY, R. M.; HASSELL, M. P. Metapopulations and equilibrium stability: The effects of spatial structure. *J. Theor. Biol.* (1996), 97-109.
- [28] RUXTON, G. Density-dependent migration and stability in a system of linked populations. *Bull. Math.* 58 (1996), 643-660.
- [29] SILVA, J. A. L.; GIORDANI, F. T. Density-dependent migration and synchronism in metapopulations. *Bull. Math. Biol.* 68 (2006), 451-465.
- [30] SILVA, J. A. L.; BARRIONUEVO, J. A.; GIORDANI, F. T. Synchronism in population networks with nonlinear coupling. *Nonlinear Analysis. Real World Applications*, v. 11 (2010), 1005-1016.
- [31] SILVA, J. A. L.; DE CASTRO, M. L.; JUSTO, D. A. R. Synchronism in a metapopulation model. *Bull. Math. Biol.* 62 (2000), 337-349.
- [32] SILVA, J. A. L.; DE CASTRO, M. L.; JUSTO, D. A. R. Stability in a metapopulation model with density-dependent dispersal. *Bull. Math. Biol.* 63 (2001), 485-505.
- [33] STROSCHEIN, S. D. Sincronização em um Modelo Metapopulacional com a migração dependendo do tempo. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2009.

- [34] THUNBERG, H. *Periodicity versus Chaos in One-Dimensional Dynamics*, J. SIAM Review, v.43, p.3-30, 2001.
- [35] YLIKARJULA, J.; ALAJA, S.; LAAKSO, J.; TESAR, D. Effects of patch number and dispersal patterns on population dynamics and synchrony. *J. Theor. Biol.* 207 (2000), 377-387.