

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

**Distribuição Populacional e Sincronização
em um Modelo Metapopulacional com
Sítios Distribuídos em Duas Escalas
Geográficas**

por

Vanderlei Manica

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

Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro da Silva
Orientador

Porto Alegre, Abril de 2014.

CIP - CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

Manica, Vanderlei

Distribuição Populacional e Sincronização em um Modelo Metapopulacional com Sítios Distribuídos em Duas Escalas Geográficas / Vanderlei Manica.—Porto Alegre: PPGMAP da UFRGS, 2014.

153 p.: il.

Tese (Doutorado) —Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Porto Alegre, 2014.

Orientador: Silva, Jacques Aveline Loureiro da

Tese: Matemática Aplicada

Metapopulação, duas escalas geográficas, número de Lyapunov

Distribuição Populacional e Sincronização em um Modelo Metapopulacional com Sítios Distribuídos em Duas Escalas Geográficas

por

Vanderlei Manica

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

Doutor em Matemática Aplicada

Linha de Pesquisa: Sistemas Não Lineares e Ecologia Matemática

Orientador: Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro da Silva

Banca examinadora:

Prof^ª. Dr^ª. Flávia Tereza Giordani
DM – UFSC

Prof. Dr. Hyun Mo Yang
DMA – UNICAMP

Prof. Dr. José Afonso Barrionuevo
PPGMAp – UFRGS

Prof. Dr. Luiz Alberto Díaz Rodrigues
DM – UFSM

Tese apresentada e aprovada em
Abril de 2014.

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

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais Eleodoro Manica e Tereza Corbellini Manica e meus irmãos Rogério, Denise e Samuel pelo apoio incondicional e pela amizade.

Agradeço a minha noiva Franciny da Rocha Oliveira pelo carinho, atenção e companheirismo durante esses quatro anos de doutorado.

A todos os amigos e colegas, especialmente ao pessoal do futebol.

Ao professor Jacques A. L. da Silva pela orientação, apoio e incentivo no desenvolvimento deste trabalho.

Aos professores do PPGMAp e pela infraestrutura oferecida. Agradeço à CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior) e ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelo apoio financeiro. Agradeço também a Doutora Fu Xiuju pela orientação durante meu intercâmbio em Cingapura e ao ARAP (*A*STAR* Programa de Treinamento à Pesquisa) pelo apoio financeiro durante minha permanência em Cingapura.

Sumário

AGRADECIMENTOS	iv
RESUMO	viii
ABSTRACT	ix
1 INTRODUÇÃO	1
2 NOÇÕES SOBRE SISTEMAS DINÂMICOS	6
2.1 Famílias Unidimensionais de Funções	6
2.2 Pontos Fixos e Estabilidade	8
2.3 Conjunto Atrator	12
2.4 Medida Natural e Teorema de Birkhoff	13
2.5 Mapeamentos Multidimensionais e Teorema Multiplicativo de Oseledec	18
2.6 Modelo Epidemiológico	21
3 ESTUDO DE UMA METAPOPOPULAÇÃO	26
3.1 Modelo Metapopulacional	26
3.2 Estabilidade Transversal do Estado Sincronizado	28
3.3 Formas de Dispersão e Acoplamento entre as Populações	32
3.4 Migração Independente da Densidade e do Tempo	36
3.5 Migração Dependente da Densidade	43
3.6 Migração Dependente do Tempo e da Densidade	48
3.6.1 Migração Dependente do Tempo	49
3.7 Dinâmica Local dada pelo Modelo SIS	53
3.8 Discussão	56

4 SISTEMA METAPOPOPULACIONAL COM SÍTIOS DISTRIBUÍDOS EM DUAS ESCALAS GEOGRÁFICAS	58
4.1 Modelo Metapopulacional	59
4.1.1 Modelo Metapopulacional na Escala Local	60
4.1.2 Modelo Metapopulacional em Duas Escalas Geográficas	60
4.2 Sincronização e Estabilidade Transversal	66
4.2.1 Sincronização nas Duas Escalas	69
4.3 Discussão	71
5 SIMULAÇÕES NUMÉRICAS DO MODELO EM DUAS ESCALAS	73
5.1 Simulações Numéricas com dois Sítios em cada Grupo	75
5.1.1 Distribuição Preferencial	76
5.1.2 Distribuição Uniforme	88
5.1.3 Distribuição com Movimento Preferencial a um Sítio	94
5.1.4 Distribuição Triangular	97
5.1.5 Distribuição com Mudança de Sítio	100
5.2 Sincronização nas Duas Escalas	103
5.3 Distribuição com Migração Interna entre os Sítios	105
5.3.1 Distribuição Preferencial com Migração Interna entre os Sítios	105
5.3.2 Distribuição Uniforme com Migração Interna entre os Sítios	107
5.4 Grupos com um Número Arbitrário de Sítios	108
5.4.1 Distribuição Preferencial	108
5.4.2 Distribuição Uniforme	111
5.5 Discussão	113
6 SISTEMA METAPOPOPULACIONAL EM DUAS ESCALAS COM MULTI-ESPÉCIES	115

6.1	Modelo Metapopulacional	116
6.1.1	Modelo Metapopulacional na Escala Local	116
6.1.2	Modelo Metapopulacional em Duas Escalas Geográficas	117
6.2	Sincronização e Estabilidade Transversal do Modelo Local . .	119
6.3	Sincronização e Estabilidade Transversal do Modelo em Duas Escalas	121
6.4	Simulações Numéricas considerando um Modelo Hospedeiro-Parasitóide	123
6.4.1	Dinâmica de um Grupo de Sítios	125
6.4.2	Modelo com Grupos de Sítios	128
6.4.2.1	Distribuição Preferencial	128
6.4.2.2	Distribuição Uniforme	134
6.5	Simulações Numéricas considerando um Modelo de Competição	139
6.6	Discussão	142
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	145

RESUMO

Neste trabalho, um modelo metapopulacional composto por sítios distribuídos em duas escalas geográficas é proposto de modo a estudar a estabilidade de dinâmicas sincronizadas. Na escala local, grupos de sítios conectados por processo de dispersão de curta distância são formados. Na escala regional, dispersão de longo alcance é responsável por conectar os sítios que estão em diferentes grupos. A cada geração, consideramos que existem 3 processos envolvidos na dinâmica populacional: a) a dinâmica local, que consiste de reprodução e sobrevivência; b) a dispersão de indivíduos entre os sítios que formam um grupo por processo de dispersão de curta distância; e c) a dispersão de indivíduos entre os grupos por processo de dispersão de longo alcance. Analisamos a sincronização do modelo em duas escalas geográficas. Apresentamos um critério analítico para a sincronização onde todos os grupos de sítios evoluem com a mesma densidade. Analisamos também a possibilidade de um sincronismo total onde todos os sítios da rede seguem a mesma dinâmica. A existência desse estado nem sempre é garantida, mesmo considerando que todos os sítios tem a mesma dinâmica local. Através de simulações numéricas, discutimos os diferentes modos dos grupos de sítios sincronizarem. Isso depende de como os indivíduos são distribuídos nos sítios que compõem o habitat durante o processo de migração na escala regional.

ABSTRACT

In this work, a metapopulation model composed of patches distributed in two spatial scales is proposed in order to study the stability of synchronous dynamics. In a local scale, clusters of patches connected by short-range dispersal are assumed to be formed. In a regional scale, long distance dispersal is responsible to link patches that are in different clusters. During each time step, we assume that there are three processes involved in the population dynamics: a) the local dynamics, which consists of reproduction and survival; b) short-range dispersal of individuals between the patches of each cluster; and c) the movement between the clusters. We analyze the synchronization of the model in the two geographical scales. We present an analytic criterion for synchronization where only the cluster of patches in the regional scale evolve with the same dynamics, we then discuss the possibility of a full synchronism, where all patches in the network follow the same time evolution. The existence of such a state is not always ensured, even considering that all patches have the same local dynamics. Through numerical simulations, we discuss the different synchronization modes. It depends on how the individuals are distributed in the local patches that compose a habitat after migration takes place in the regional scale.

1 INTRODUÇÃO

Uma rede é um conjunto de itens que chamamos de vértices com conexões entre eles. Sistemas que tem a forma de redes (também chamados de grafos) estão presentes em abundância. Exemplos incluem redes sociais [5], redes neurais [87], redes para analisar a dispersão de uma determinada doença em diferentes áreas [72, 80], entre outros. Numa rede pode existir mais de um tipo de vértice ou mais de um tipo de conexão. Por exemplo, numa rede social de pessoas, os vértices podem ser representados por homens ou mulheres e as conexões podem representar amizade ou distância geográfica. Além disso, as conexões podem carregar pesos representando a intensidade da ligação entre dois vértices [61].

Neste trabalho, analisamos o comportamento de uma rede de populações composta por ambientes denominados sítios, sendo as conexões entre os sítios feitas por processos migratórios, ou seja, estudamos metapopulações. O termo metapopulação foi dado por Levins [47] em 1969 que assumiu um habitat subdividido em sítios iguais e conectados por processo de dispersão para descrever a dinâmica de insetos em campos agrícolas, o qual denominou “população de populações”. A partir deste conceito, diversos trabalhos foram realizados para estudar a importância da dispersão nas dinâmicas populacionais. O mapeamento logístico acoplado, “the Coupled Map Lattice”, que considera populações acopladas cuja dinâmica local é dada por um mapeamento logístico, mostrou que a dispersão pode ter um efeito estabilizante na dinâmica populacional [18, 35, 42, 48, 86]. Isto significa que a migração pode simplificar a trajetória populacional tornando-a um ciclo periódico ou um estado de equilíbrio mesmo quando a dinâmica local da população possui um comportamento caótico.

Um fenômeno relacionado ao processo migratório é a dinâmica sincronizada onde as densidades populacionais em todos os sítios evoluem com a mesma amplitude

e fase [55] e possui importância do ponto de vista ecológico e epidemiológico [21]. Em Ecologia, sincronização possui importância na persistência de populações, pois se a metapopulação não está em sincronia e uma população local é extinta, essa população pode ser colonizada por indivíduos que migram de sítios vizinhos, favorecendo a persistência da população [8, 9]. Em Epidemiologia, a sincronização pode ser útil no controle de uma doença. Na Tailândia [13], análises de séries temporais de casos de dengue entre 1984 e 1996 mostraram uma sincronização espacial no número de casos de dengue entre as cidades, indicando que o aumento no número de casos de dengue numa cidade pode ser refletida sobre todo o país. Outro exemplo é a dinâmica sazonal do vírus da gripe cuja epidemia ocorre anualmente com alta atividade durante os meses de inverno [88].

Sistemas de equações discretas são frequentemente usados para modelar metapopulações [3, 20, 36, 77, 79]. Um modelo metapopulacional com sítios conectados por migração e sujeito a perturbações externas foi considerado em Allen et al. [3]. O modelo é dado por um sistema de equações discretas no tempo composto por uma única espécie onde uma fração de indivíduos dispersa a cada geração. Através de simulações numéricas foi mostrado que caos pode prevenir extinção global quando ocorre pouca dispersão entre os sítios. Em Heino et al. [36], os sítios foram conectados considerando a distância entre eles e concluiu-se que esse fator reduzia as chances de sincronização, assim como caos. Em Earn et al. [20] foi estabelecida uma correlação positiva entre o grau de coerência das oscilações em cada sítio e o risco de extinção da metapopulação. Obtiveram também um resultado analítico para a estabilidade de trajetórias sincronizadas considerando um modelo com um número arbitrário de sítios conectados por dispersão. Um resultado analítico examinando um caso especial de dispersão dependente da densidade foi obtido em Silva et al. [79], concluindo que esse mecanismo reduz as regiões de estabilidade de soluções sincronizadas. Estudos considerando dispersão simétrica, assimétrica [18, 35, 42, 44, 48] e dependente da densidade [71, 78, 79, 86] foram feitos de modo a mostrar as tendências populacionais e suas implicações na persistência e

conservação de espécies. Na natureza, fatores como dispersão independente da densidade são observados na dispersão de alguns insetos, enquanto dispersão dependente da densidade é observada em populações de gafanhotos e caramujos [31].

Outro processo de dispersão entre sítios e de importância biológica envolve dois processos, dispersão de curta distância e de longa distância [74]. Dispersão com curta distância refere-se a movimentos para outros sítios numa escala local e é geralmente feita por indivíduos com seu próprio meio de transporte como voo ou nado. A dispersão em longa distância ocorre numa escala regional e geralmente é dada por um meio passivo de transporte como vento, fluxo de água, pássaros ou transporte artificial. Exemplos de dispersão longa foram observados em insetos [50, 56, 57], e invertebrados aquáticos [26, 43]. Dispersão de longo alcance pode ser rara, mas é crucial para a persistência de populações desde que isso permite a recolonização em ambientes fragmentados [83]. Em [40], a estrutura genética de uma espécie de mosca, *C. capitata*, na África do Sul foi analisada e aproximações genéticas foram empregadas para obter estimativas da habilidade de dispersão em três escalas espaciais. Os resultados em [40] sugerem que a estrutura observada na África do Sul pode ser o resultado das interações na escala local (dispersão de curta distância) e em escalas regionais (formas de dispersão de longo alcance).

Neste trabalho, propomos um modelo de uma rede de populações com sítios distribuídos em duas escalas e conectados por processo de dispersão curta e de longo alcance [51] (ver Figura 1.1). Na escala local, os sítios são conectados por processo de dispersão de curta distância formando grupos, ou conglomerados. Supomos que os grupos estão relativamente longe para serem conectados por processo de dispersão de curta distância. Portanto, na escala regional, os sítios de diferentes grupos são conectados por processo de dispersão de longo alcance. A Figura 1.1 é apenas uma representação esquemática, mas lembra verdadeiras topologias de rede [41]. Em [41], a topologia da rede mostra grupos de sítios obtidos com dados do gafanhoto *S. grossum* distribuído em campos agrícolas fragmentados. A Figura 1.1 lem-

bra também redes cujos nós caem em grupos, ou comunidades, onde cada grupo possui os vértices fortemente conectados com somente algumas conexões entre os grupos [60, 62]. Além disso, poderia ser visto também como um processo migratório de indivíduos entre bairros e cidades [52].

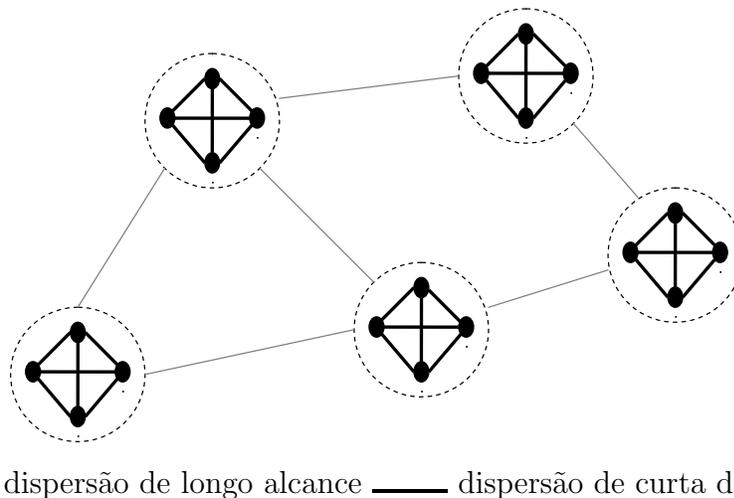


Figura 1.1: Representação esquemática da rede com sítios distribuídos em duas escalas geográficas com 5 grupos e 4 sítios em cada grupo.

A cada geração, consideramos que existem três processos envolvidos na dinâmica populacional: a) a dinâmica local, que consiste de reprodução e sobrevivência e depende da escolha da função para calcular a densidade de cada sítio; b) a dispersão de indivíduos entre os sítios da escala local por processo de dispersão de curta distância; e c) a dispersão de indivíduos entre os grupos por processo de dispersão de longo alcance. Nosso objetivo é analisar o fenômeno de sincronização no modelo metapopulacional com sítios distribuídos em duas escalas. Nesse caso, a sincronização ocorre se a densidade de todos os grupos de sítios segue a mesma densidade populacional, sendo que os correspondentes sítios não necessariamente possuem o mesmo número de indivíduos. Esta análise é feita linearizando-se as equações do modelo ao redor de trajetórias sincronizadas e decompondo-se os vetores de perturbação em componentes na variedade sincronizada e transversal a ele, obtendo-se um critério para sua estabilidade local. O critério é obtido a partir da decomposição por blocos da matriz

Jacobiana [12, 66] que apresenta um papel fundamental no estudo do estado sincronizado. Um dos blocos corresponde à matriz variacional das equações que ditam a dinâmica das trajetórias sincronizadas, enquanto os demais blocos correspondem às direções transversais e ditam a sua estabilidade assintótica local.

No capítulo 2, apresentamos famílias de funções unidimensionais que são utilizadas para descrever a dinâmica local de cada sítio e um modelo epidemiológico. Apresentamos também os conceitos de ponto fixo e de sua estabilidade. Além disso, definimos o número de Lyapunov que é uma ferramenta útil no estudo de padrões caóticos e alguns resultados da teoria ergódica e de como esses se relacionam com o conceito de permanência de uma órbita num conjunto.

No capítulo 3, consideramos um modelo metapopulacional que considera um número arbitrário de sítios conectados por processo migratório. O modelo é análogo aos descritos em [3, 20, 78, 79]. Analisamos o fenômeno de sincronização, ou seja, todas as populações evoluindo com a mesma densidade. Apresentamos resultados analíticos para a estabilidade de soluções sincronizadas e analisamos os diferentes comportamentos do modelo ao considerarmos diferentes formas de dispersão entre os sítios.

No capítulo 4, propomos um modelo de uma rede de populações conectadas por processo de dispersão curta distância e de longo alcance. Obtemos um critério analítico para a estabilidade de soluções sincronizadas. No capítulo 5, discutimos os diferentes modos dos grupos sincronizarem que dependem de como os indivíduos são distribuídos nos sítios que compõem o grupo. Finalizamos com o capítulo 6 considerando a dinâmica local dada por modelos que consideram a interação entre multi-espécies e apresentamos a importância que o processo migratório em duas escalas exerce sobre a dinâmica local desses sistemas.

2 NOÇÕES SOBRE SISTEMAS DINÂMICOS

Durante séculos cientistas em todo o mundo analisaram um tipo de trajetória que não apresentava um comportamento estacionário ou periódico e que, em 1975, foi chamado de caos (Alligood e Yorke [4]). Observou-se que comportamentos caóticos ocorriam em experimentos práticos e em modelos computacionais nas mais diversas áreas da ciência, o principal requerimento era que o sistema apresentasse uma não-linearidade. A teoria dos sistemas dinâmicos descreve comportamentos que são comuns à física e à biologia e tem sido beneficiada por ideias vindas da matemática e dessas outras ciências.

Neste capítulo, apresentamos as famílias de funções unidimensionais que são utilizadas para descrever a dinâmica local de cada sítio, assim como os conceitos de ponto fixo e de sua estabilidade. Além disso, definimos o número de Lyapunov que é uma ferramenta útil no estudo de padrões caóticos, alguns resultados da teoria ergódica e de como esses se relacionam com o conceito de permanência de uma órbita¹ num conjunto.

2.1 Famílias Unidimensionais de Funções

O objetivo desta seção é apresentar mapeamentos unidimensionais tais como a família quadrática, a família de Ricker e a família Hassell de funções e dar uma descrição dos comportamentos típicos de tais sistemas, isto é, algo que acontece para quase todas as condições iniciais e quase todos os parâmetros.

¹Considerando uma função f , a órbita de um ponto x é dada por $\{x, f(x), f^2(x), \dots, f^t(x), \dots\}$, onde f^t representa a t -ésima composta da f .

Um sistema unidimensional num intervalo I , com evolução discreta no tempo, é dada por um mapeamento $f : I \rightarrow I$, tal que no tempo $t + 1$, obtemos

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

onde x_t é o valor no tempo t . A órbita da f começando em x_0 é dada por $\{x_0, x_1, \dots\}$.

Um exemplo de mapeamento unidimensional e unimodal² bem estudado é a família quadrática, ou mapeamento logístico quadrático, dado por

$$f(x) = rx(1 - x), \quad 0 < r \leq 4, \quad (2.2)$$

um mapeamento do intervalo $[0, 1]$ em $[0, 1]$ (May (1974) [53], May and Lloyd (1976) [54], Hans Thunberg (2001) [82]).

Outros mapeamentos utilizados em dinâmicas populacionais são a família Ricker

$$f(x) = rx \exp(-\beta x), \quad r > 1, \beta > 0, \quad (2.3)$$

e a família Hassell

$$f(x) = \frac{rx}{(1+x)^\beta}, \quad r > 1, \beta > 1. \quad (2.4)$$

As famílias de funções apresentadas acima são usadas para descrever dinâmicas populacionais em modelagem matemática [3, 20, 53, 79, 86]. Por exemplo, são utilizadas para descrever o comportamento de populações de roedores em [30] e para encontrar relações de estoque-recrutamento de piranhas nos rios Baía e Paraná em [1].

Nestas famílias de funções (quadrática, Ricker e Hassell), a dinâmica determinística é bem entendida e existem muitos teoremas que são relevantes para as aplicações. Pode-se calcular pontos fixos e analisar a sua estabilidade, além disso, determinam-se conjuntos atratores e medidas naturais que descrevem a distribuição assintótica das órbitas sobre estes atratores.

²Mapeamentos definidos em intervalos finitos e com um único máximo.

2.2 Pontos Fixos e Estabilidade

Robert May (1974) [53] foi o primeiro a chamar a atenção para a complexidade da dinâmica produzida pela função logística. Esta complexidade é percebida quando se varia o parâmetro r (ver figura 2.1). Dependendo dos valores de r , uma órbita dada por f pode exibir comportamentos de ponto fixo³, periódicos ou caóticos.

Os pontos fixos da função logística são as soluções de

$$x^* = rx^*(1 - x^*), \quad (2.5)$$

ou seja, $x_0^* = 0$ e $x_1^* = 1 - 1/r$.

Usando o critério de estabilidade dado por

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

temos que $x_0^* = 0$ é instável para $r > 1$ e $x_1^* = 1 - 1/r$ é estável no intervalo $1 < r < 3$.

Para $r > 3$, o ponto fixo não trivial não é mais estável. Por outro lado, a figura 2.1 fornece uma pista, observe que temos um ciclo de período 2 e são necessárias duas iterações para se retornar ao ponto original. Assim, sejam x_2^* e x_3^* os novos pontos depois da bifurcação em $r = 3$. Após transientes desprezados, obtém-se

$$\begin{aligned} x_3^* &= f(x_2^*) = f(f(x_3^*)) = f^2(x_3^*), \\ x_2^* &= f(x_3^*) = f(f(x_2^*)) = f^2(x_2^*). \end{aligned}$$

Portanto, os pontos x_2^* e x_3^* não são mais pontos fixos de $f(x)$, mas da composta f^2 . Calculado os pontos fixos da composta da f , obtém-se $x_0^* = 0$, $x_1^* = 1 - 1/r$,

³Define-se como ponto fixo o ponto que não é alterado por um mapeamento, isto é, todo ponto $x^* \in I$ tal que $f(x^*) = x^*$.

$x_{2,3}^* = \frac{(1+1/r) \pm ((1-1/r)^2 - 4/r^2)^{1/2}}{2}$. O ponto x_1^* passa a ser instável, enquanto x_2^* e x_3^* são estáveis. A condição para estabilidade de x_2^* e x_3^* é dada por: $|f'(x_2^*)f'(x_3^*)| < 1$, pois $(f^2(x_2^*))' = f'(f(x_2^*))f'(x_2^*) = f'(x_3^*)f'(x_2^*)$, resultando que x_2^* e x_3^* são estáveis se $3 < r < 1 + \sqrt{6}$. Para $r > 1 + \sqrt{6}$, o processo se repete, isto é, os dois pontos fixos da f^2 não são mais estáveis, mas f passa a ter um ciclo de período 4. Portanto, são necessárias 4 iterações para retornar ao ponto original.

Generalizando, a t -ésima bifurcação gera um ciclo limite atrativo de período 2^t de $f^t(x)$ que é conhecida como cascata de bifurcação. Os valores do parâmetro r nos quais as bifurcações ocorrem formam uma série crescente rapidamente convergente em direção a um ponto de acumulação $r_\infty = 3,56994$. À medida que r se aproxima de r_∞ a direita, constata-se a existência de ciclos limites ruidosos de período 2^L , $L \rightarrow \infty$ quando $r \rightarrow r_\infty$, trata-se de uma dinâmica na qual as iterações visitam sequencialmente um conjunto de 2^L segmentos disjuntos no intervalo $(0, 1)$. Depois de 2^L iterações, encontramos-nos novamente no mesmo segmento, entretanto, o comportamento dentro de cada segmento é completamente aleatório, ou seja, não apresenta um comportamento fixo ou periódico. Além disso, ao aumentarmos o valor do parâmetro r , existem intervalos para os quais a dinâmica volta a apresentar um movimento periódico estável, conhecidas como janelas de periodicidade.

De maneira análoga, podemos calcular os pontos fixos e analisar a sua estabilidade para funções da família Ricker e da família Hassell (ver Figuras 2.2 e 2.3). Para o caso da seguinte função de Ricker

$$f(x) = xe^{r(1-x)}, \quad (2.6)$$

obtemos que para $0 < r < 2$, o ponto fixo de valor 1 é estável. Para $2 < r < 2,526$, o equilíbrio passa a ser um ciclo de período 2. À medida que aumentamos o valor de r , o comportamento é similar ao caso do mapeamento logístico (ver Figura 2.2).

Para determinarmos quando a órbita apresenta um padrão caótico, utiliza-se o número de Lyapunov que mede a velocidade média com que a órbita se separa e é,

portanto, um indicador de caoticidade de um sistema dinâmico [4, 17]. Considerando $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ função de classe C^1 , o número de Lyapunov da órbita $\{x_0, x_1, x_2, \dots\}$ é definido como

$$L(x_0) = \lim_{t \rightarrow \infty} (|f'(x_0)| \dots |f'(x_{t-1})|)^{1/t}, \quad (2.7)$$

se esse limite existir. No caso de $L(x_0) < 1$, a órbita converge para um ponto fixo ou um ciclo periódico. Se $L(x_0) > 1$, a órbita apresenta um comportamento caótico.

Outra maneira de medir a velocidade média com que as órbitas se separam é através do expoente de Lyapunov que é definido como

$$h(x_0) = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} (\ln(|f'(x_0)|) + \dots + \ln(|f'(x_{t-1})|)), \quad (2.8)$$

se esse limite existir. Note que $h(x_0)$ existe se e somente se $L(x_0)$ existe e $\ln L(x_0) = h(x_0)$. Assim, se $h(x_0) < 0$, a órbita converge para um ponto fixo ou um ciclo periódico. Se $h(x_0) > 0$, a órbita apresenta um comportamento caótico.

Nas Figuras 2.1b, 2.2b e 2.3b, apresenta-se os números de Lyapunov para a família logística, um caso da família Ricker e um caso da família Hassell de funções, cujo comportamento é mostrado em 2.1a, 2.2a e 2.3a, respectivamente. Podemos observar que nas regiões onde as órbitas são pontos fixos ou ciclos periódicos, o valor do número de Lyapunov é inferior a 1. Nas regiões onde o número de Lyapunov é maior que 1, as órbitas apresentam comportamento caótico.

É importante frisar que os números de Lyapunov fornecem uma medida da dependência sensitiva às condições iniciais, ou seja, diferentes condições iniciais geram diferentes números de Lyapunov. Exemplos de funções com dependência sensitiva às condições iniciais podem ser encontrados em [4]. Como veremos adiante, isso não ocorre para as famílias de funções mencionadas acima.

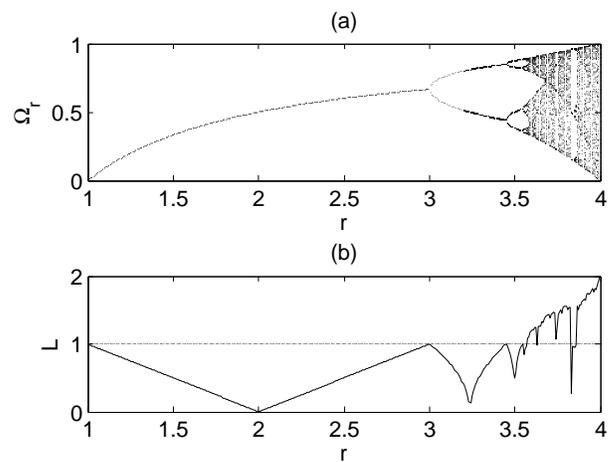


Figura 2.1: (a) diagrama de bifurcação, (b) números de Lyapunov em função do parâmetro r para a função logística: $f(x) = rx(1 - x)$.

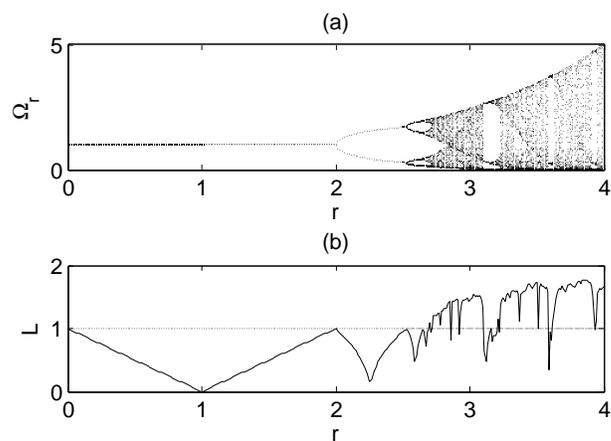


Figura 2.2: (a) diagrama de bifurcação, (b) números de Lyapunov em função de r para a função de Ricker: $f(x) = xexp(r(1 - x))$.

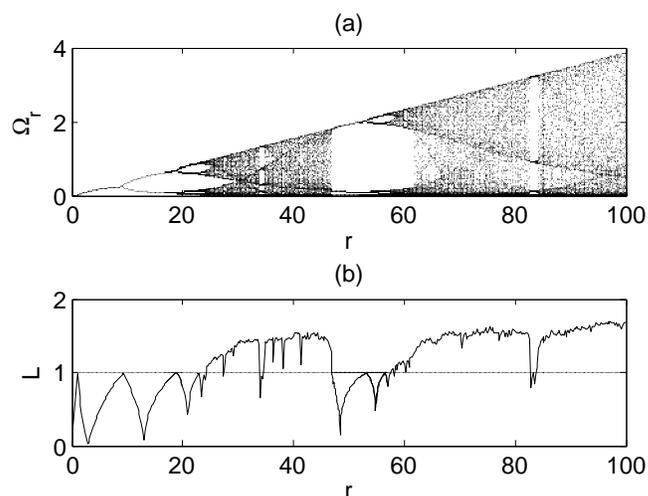


Figura 2.3: (a) diagrama de bifurcação, (b) números de Lyapunov em função de r para a função de Hassell: $f(x) = \frac{rx}{(1+x)^\beta}$, considerando $\beta = 10$.

2.3 Conjunto Atrator

Um atrator é um conjunto de comportamentos característicos para o qual um sistema dinâmico evolui, isto é, pontos que estão suficientemente próximos a ele, permanecem próximos mesmo fazendo-se pequenas perturbações. Por exemplo, considerando-se o mapeamento logístico e escolhendo-se uma condição inicial x_0 em $[0, 1]$, podemos determinar a sua órbita para cada parâmetro r , ou seja, $\{x_t(r)\}_{t=0}^\infty$, onde $x_t(r) := f_r^t(x_0)$.

O comportamento dessa sequência é o conjunto dos pontos de acumulação da órbita que inicia em x_0 . Denotando essa sequência por $w_r(x_0)$, após o descarte de transientes, é aceitável que para diferentes condições iniciais x_0 , teremos diferentes órbitas assintóticas, mas isso tipicamente não é o caso. Para cada r , existe um único atrator métrico Ω_r em $[0, 1]$, o atrator métrico de f_r , tal que $w_r(x_0) = \Omega_r$ para quase todo x_0 . Em outras palavras, se escolhermos uma condição inicial x_0 em $[0, 1]$, a órbita que inicia em x_0 será atraída e preencherá o atrator Ω_r com

probabilidade total. No caso do mapeamento logístico, Ω_r em função de r é o diagrama de bifurcação apresentado na figura 2.1a.

Para as três famílias de funções consideradas, o atrator Ω possui três comportamentos típicos diferentes: (1) um ciclo periódico; (2) um conjunto atrator de Cantor com medida de Lebesgue zero; e (3) uma união finita de intervalos. Caos é somente possível quando temos um atrator que é um intervalo (Thunberg [82]).

2.4 Medida Natural e Teorema de Birkhoff

Sabendo que para um dado sistema quase todas as órbitas tendem para o mesmo atrator, queremos determinar como diferentes órbitas se distribuem sobre o atrator. Para isso, atribui-se pontos de massa e normaliza-se para obter uma medida de probabilidade. Essa medida é chamada de medida natural (física, observável, SRB, SBR, etc) e existe para quase todos os parâmetros das famílias unidimensionais citadas acima, a menos de um conjunto de medida de Lebesgue nula (Thunberg [82]).

No caso de órbitas periódicas de período t , a frequência com que um determinado valor da órbita x_k , $k \in \{0, 1, \dots, t-1\}$, se distribui sobre o atrator de período t é dada por

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{\#\{0 \leq i \leq t-1 : f^i(x) = x_k\}}{t}, \quad (2.9)$$

onde $\#A$ denota o número de elementos de A . Nesse caso, a frequência não depende de x_k e é dada por $1/t$.

No caso de órbitas não periódicas, o atrator é uma união de intervalos e para saber como diferentes órbitas se distribuem sobre o atrator, a resposta é mais complicada. Para isso, define-se o tempo médio de permanência de uma órbita num conjunto. Considerando um espaço de probabilidade $(\mathbb{X}, \mathcal{F}, \nu)$ ⁴, uma transformação

⁴ \mathbb{X} é um conjunto, \mathcal{F} é uma σ -álgebra definida em \mathbb{X} e ν é uma medida definida em $(\mathbb{X}, \mathcal{F})$.

$f : \mathbb{X} \rightarrow \mathbb{X}$ e um ponto $x \in \mathbb{X}$, queremos determinar com que frequência a órbita x por f visita um conjunto mensurável E , isto é, queremos calcular

$$\rho_t(x) = \frac{\#\{0 \leq i \leq t-1 : f^i(x) \in E\}}{t}. \quad (2.10)$$

Observe que isso é o mesmo que

$$\rho_t(x) = \frac{1}{t} \sum_{i=1}^{t-1} \chi_E(f^i(x)), \quad (2.11)$$

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

Fazendo o número de iterações t tender a infinito e calculando

$$\rho(x) = \lim_{t \rightarrow \infty} \rho_t(x), \quad (2.12)$$

esse limite, quando existe, é o tempo médio que a órbita de um ponto x permanece no conjunto E (Díaz e Jorge [17]).

Uma consequência do Teorema de Birkhoff, que enunciaremos abaixo, é que o limite (2.12) existe a menos de um conjunto de medida ν nula e é uma função integrável verificando

$$\int_{\mathbb{X}} \rho(x) d\nu = \nu(E). \quad (2.13)$$

Outra consequência do teorema de Birkhoff é que se a medida é ergódica⁵, então o limite (2.12) é exatamente a medida de E , isto é,

$$\rho(x) = \nu(E), \quad (2.14)$$

para ν -quase todo ponto $x \in \mathbb{X}$, ou seja, ν é a medida natural para f cuja definição é dada a seguir (Thunberg [82]).

⁵Dizemos que a medida ν é ergódica para f se para todo subconjunto f -invariante $E \in \mathcal{F}$, se verifica que $\nu(E) = 0$ ou $\nu(E) = 1$.

Definição. (*Medida Natural*) Uma medida invariante⁶ ν é chamada de medida natural para f se

$$\nu = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \sum_{i=1}^{t-1} \delta_{f^{(i)}(x)}, \quad (2.15)$$

para todo x em um conjunto de medida de Lebesgue positiva (δ_x denota a função delta de Dirac em x).

Apresenta-se a seguir, o Teorema Ergódico de Birkhoff cuja demonstração e enunciado podem ser encontradas em Díaz e Jorge [17].

Teorema 2.1. (*Teorema Ergódico de Birkhoff*) Considerando um espaço de probabilidade $(\mathbb{X}, \mathcal{F}, \nu)$ e uma transformação $f : \mathbb{X} \rightarrow \mathbb{X}$ que preserva a medida ν . Então, para qualquer função φ integrável, existe uma função f_φ integrável e f -invariante que verifica as seguintes propriedades:

- para ν -quase todo ponto $x \in \mathbb{X}$ se verifica $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \sum_{i=0}^{t-1} \varphi(f^i(x)) = f_\varphi$;
- $\int_{\mathbb{X}} \varphi d\nu = \int_{\mathbb{X}} f_\varphi d\nu$.

Além disso, se a medida ν é ergódica (respeito a f), então f_φ é constante ν -q.t.p., em particular,

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \sum_{i=0}^{t-1} \varphi(f^i(x)) = \int_{\mathbb{X}} \varphi d\nu \text{ para } \nu\text{-quase todo ponto } x \in \mathbb{X}.$$

A existência e unicidade de medidas naturais para quase todos os parâmetros das famílias de funções logística, de Ricker e de Hassell é garantida para quase todos os parâmetros e todas as condições iniciais a menos de um conjunto de medida de Lebesgue nula [82]. Do ponto de vista operacional, a medida natural dada em (2.15) pode ser calculada através de funções delta de Dirac, cada uma delas definida num

⁶ Considerando uma transformação mensurável $f : \mathbb{X} \rightarrow \mathbb{X}$. A medida ν é f -invariante, ou f preserva a medida ν , se para todo conjunto $A \in \mathcal{F}$, se verifica $\nu(f^{-1}(A)) = \nu(A)$.

ponto x_t visitado pelo sistema num dado instante, onde $x_t = f^t(x_0)$ representa a evolução temporal de um dado sistema dinâmico.

Apresentam-se agora alguns exemplos para descrever a distribuição de órbitas sobre atratores. Considerando que o sistema evolui de acordo com o seguinte mapeamento logístico $x_{t+1} = rx_t(1 - x_t)$. Para $r = 2$, o valor do número de Lyapunov é 0 e a órbita converge para um ponto fixo de valor 0,5. Assim, pode-se definir (2.15) como: $\rho = 1$ para $x_0^* = 0,5$, (ver Figura 2.4(a)). Para $r = 3,1$, o número de Lyapunov é aproximadamente $L \approx 0,772$, o que caracteriza um comportamento não caótico. Nesse caso, o mapeamento possui um ciclo de período 2 de valores $x_0^* = 0,558$ e $x_1^* = 0,7646$. Assim, pode-se definir (2.15) como (ver Figura 2.4(b))

$$\rho = \begin{cases} 0,5, & \text{para } x_0^* = 0,558 ; \\ 0,5, & \text{para } x_1^* = 0,7646. \end{cases} \quad (2.16)$$

De modo geral, se a órbita não possui um ciclo periódico, construir medidas invariantes analiticamente é difícil. No caso da função logística ser dada por $x_{t+1} = 3,8x_t(1 - x_t)$, o número de Lyapunov é aproximadamente $L \approx 1,5576$ caracterizando um comportamento caótico. Nesse caso, podemos calcular numericamente a distribuição das órbitas sobre o atrator dividindo o intervalo $[0,1]$ em subintervalos e calculando a frequência que a órbita visita cada um desses subintervalos, ver Figura 2.4(c).

Para $x_{t+1} = 4x_t(1 - x_t)$, o número de Lyapunov é 2, que caracteriza um comportamento caótico (ver Figura 2.4(f)). Esse é um caso onde pode-se calcular uma medida de probabilidade invariante analiticamente [4], que é dada por

$$\rho(x) = \nu(E) = \int_E \frac{dx}{\pi \sqrt{x(1-x)}}, \quad (2.17)$$

onde $E \subseteq [0,1]$.

Outro fator importante a ser observado é que aplicando o logaritmo natural na definição do número de Lyapunov dado em (2.7) e supondo que $\ln(|f'(x)|)$ é

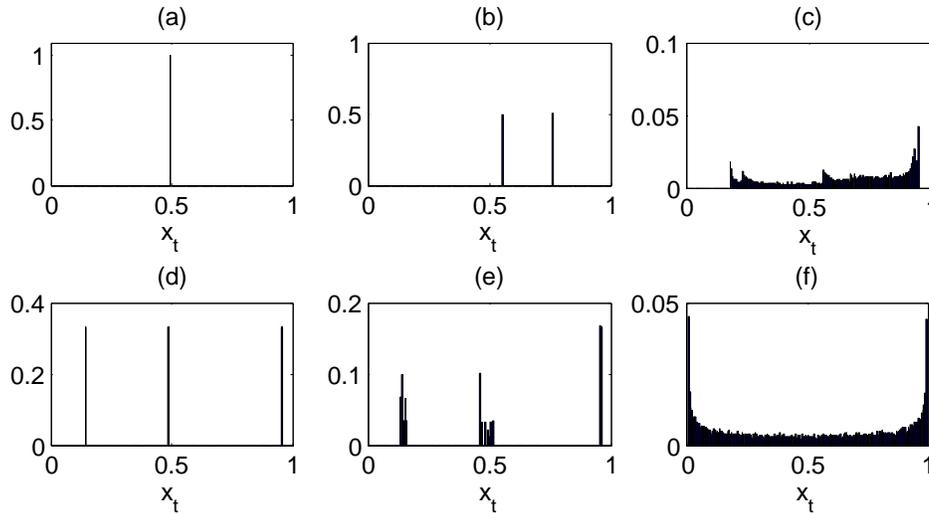


Figura 2.4: Histograma da distribuição de órbitas para a função logística. Divide-se o intervalo $[0,1]$ em 200 subintervalos e calcula-se a frequência relativa que a órbita visita cada subintervalo. (a) $r = 2$, (b) $r = 3, 1$, (c) $r = 3, 8$, (d) $r = 3, 84$, (e) $r = 3, 85$, (f) $r = 4$.

integrável, podemos utilizar o Teorema de Birkhoff e escrever (2.7) na forma

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} (\ln(|f'(x_0)|) + \dots + \ln(|f'(x_{\tau-1})|)) = \int_0^1 \ln |f'(x)| d\rho(x), \quad (2.18)$$

para todo x_0 a menos de um conjunto de medida ρ nula, onde f é invariante com respeito à medida ρ . Portanto, o número de Lyapunov independe da condição inicial x_0 e é dado por

$$L = \exp \int_0^1 \ln |f'(x)| d\rho(x). \quad (2.19)$$

2.5 Mapeamentos Multidimensionais e Teorema Multiplicativo de Oseledec

Um sistema multidimensional num espaço \mathbf{M} , com evolução discreta no tempo, é dada por um mapeamento $\mathbf{f} : \mathbf{M} \rightarrow \mathbf{M}$, tal que no tempo $t + 1$ obtemos o valor

$$\mathbf{x}_{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_t). \quad (2.20)$$

O cálculo de expoentes de Lyapunov em mapas multidimensionais é mais complicado do ponto de vista numérico. Em mapas m -dimensionais tem-se m expoentes de Lyapunov que correspondem às direções linearmente independentes do espaço de fases nas quais o elemento de volume inicial pode expandir ou contrair (ver Figura 2.5).

Considera-se $\mathbf{f} : R^m \rightarrow R^m$ de classe C^1 . Seja $T_t = D\mathbf{f}_t(\mathbf{x}_0)$ e r_k^t o comprimento do k -ésimo maior eixo ortogonal do elipsóide $T_t U$ para uma órbita inicial \mathbf{x}_0 , onde U é a esfera de raio 1 e $k = 1, \dots, m$. Então, r_k^t mede a contração ou expansão da órbita de \mathbf{x}_0 durante as t primeiras iterações. O k -ésimo número de Lyapunov de \mathbf{x}_0 é definido por

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

se esse limite existir. O k -ésimo expoente de Lyapunov de \mathbf{x}_0 é $h_k = \ln L_k$.

Observe que $T_t = D\mathbf{f}_t(\mathbf{x}_0) = \prod_{i=0}^{t-1} D\mathbf{f}(\mathbf{x}_i)$, ou seja, T_t é o produto das matrizes Jacobianas da \mathbf{f} aplicadas em \mathbf{x}_i . Esse cálculo apresenta problemas. Em geral, mesmo para um número t de iterações pequenas, os elementos da matriz T_t tornam-se muito grandes, causando problemas de “overflow” que inviabilizam o cálculo numérico. Para calcular os expoentes de Lyapunov, utiliza-se um algoritmo descrito

em [4, 75] que calcula a expansão de órbitas em m direções ortonormais usando o processo de ortonormalização de *Gram – Schmidt*.

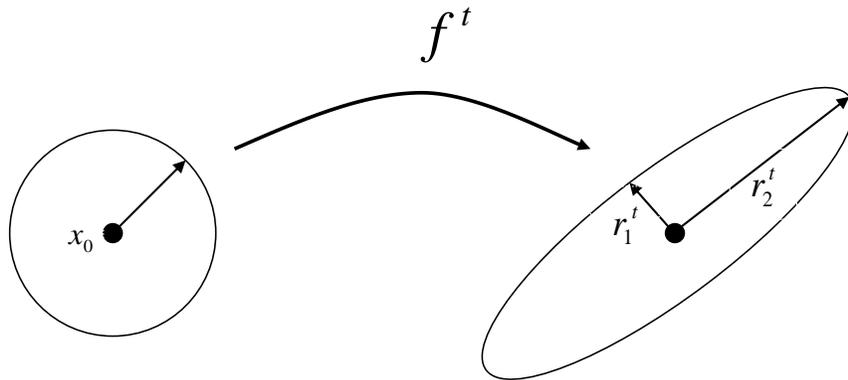


Figura 2.5: Depois de t iterações, a esfera de raio 1 é mapeada na elipse. Cada r_k^t mede a contração ou expansão da órbita de \mathbf{x}_0 em direções ortogonais.

Segundo Alligood e Yorke [4], define-se como caótico o sistema que possuir pelo menos um número de Lyapunov maior que um, ou o seu correspondente expoente de Lyapunov maior que zero.

Novamente, queremos saber como as órbitas se distribuem sobre atratores no caso multidimensional. A idéia é análoga ao caso unidimensional. A distribuição das órbitas sobre os atratores gerados pelo mapeamento \mathbf{f} é dado pela medida natural ρ e a distribuição das órbitas e os valores dos números de Lyapunov é dada pelo *Teorema Multiplicativo de Oseledec* [22].

Teorema 2.2. : (*Teorema Multiplicativo de Oseledec*) *Seja ρ uma medida de probabilidade no espaço \mathbf{M} . Seja $\mathbf{f}: \mathbf{M} \rightarrow \mathbf{M}$ um mapeamento preservando a medida ρ ergódica. Seja $T: \mathbf{M} \rightarrow \text{Matrizes}_{m \times m}$ um mapeamento mensurável tal que*

$$\int \log^+ \|T(\mathbf{x})\| \rho(d\mathbf{x}) < \infty, \quad (2.22)$$

onde $\log^+ u = \max(0, \log u)$. *Seja $T_t(\mathbf{x}) = T(\mathbf{f}^{t-1}(\mathbf{x})) \dots T(\mathbf{f}(\mathbf{x}))T(\mathbf{x})$. Então, a menos de um conjunto de medida ρ nula, o seguinte limite existe:*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} (T_t^*(\mathbf{x})T_t(\mathbf{x}))^{\frac{1}{2n}} = \Lambda_{\mathbf{x}}. \quad (2.23)$$

Os autovalores da matriz Λ_x são os números de Lyapunov, enquanto os logaritmos são os expoentes de Lyapunov.

Apresentamos a seguir um exemplo de um mapeamento bidimensional e calculamos os números de Lyapunov. Seja

$$\mathbf{x}_{t+1} = \begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f(x_t^1) - 0,5\mu f(x_t^1) + 0,5\mu f(x_t^2) \\ f(x_t^2) - 0,5\mu f(x_t^2) + 0,5\mu f(x_t^1) \end{pmatrix}, \quad (2.24)$$

onde $0 \leq \mu \leq 1$ e f é dada pela seguinte função de Ricker: $f(x) = x \exp(r(1-x))$. Observe que esse mapeamento bidimensional representa duas populações conectadas por movimentos migratórios. Os valores x_t^1 e x_t^2 representam o número de indivíduos em cada população e μ representa a taxa de indivíduos que migram entre as populações.

Devido a simetria nas equações (2.24), poderíamos esperar que x_t^1 e x_t^2 convergissem ao mesmo estado após o descarte de transientes, mas isso não é o que ocorre. Para $r = 3,1$, cuja órbita apresenta uma dinâmica caótica com número de Lyapunov aproximadamente $L = 1,3276$, as trajetórias apresentam 3 comportamentos distintos (ver Figura 2.6). Para valores de $0,09 < \mu < 0,27$, o comportamento é periódico e fora de fase, ou seja, $x_t^1 = x_{t+1}^2$. Para μ maior que $0,27$, a trajetória está sobre a diagonal $x_t^1 = x_t^2$, e a dinâmica do modelo (2.24) é exatamente a mesma de uma população isolada, ou seja, $x_{t+1}^i = f(x_t^i)$, $i = 1, 2$. Enquanto para valores da taxa de migração menores que $0,09$, x_1^t e x_2^t possuem um comportamento aleatório.

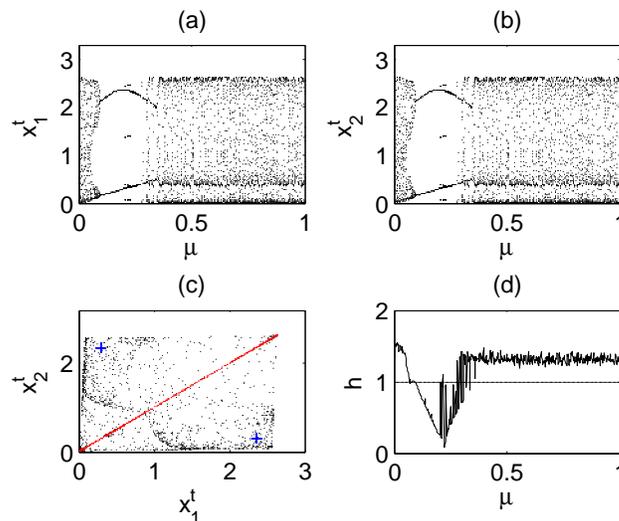


Figura 2.6: Comportamento da equação (2.24), sendo f dada pela função de Ricker: $f(x) = x \exp(r(1 - x))$, com $r = 3,1$, cujo número de Lyapunov é aproximadamente $L \approx 1,3276$. (a) x_1^t vs μ ; (b) x_2^t vs μ ; (c) x_2^t vs x_1^t para $\mu = 0,05$ (preto.), $\mu = 0,2$ (azul+), e $\mu = 0,5$ (vermelho.); (d) maior número de Lyapunov vs μ .

2.6 Modelo Epidemiológico

Para a maioria das doenças, o seu mecanismo de transmissão é conhecido. A dengue é uma doença que ocorre em regiões tropicais e é transmitida pela picada do mosquito *Aedes* infectado [23, 24]. A síndrome mão-pé-boca é transmitida pelo vírus *coxsackie*. Essa síndrome é altamente infecciosa e contagiosa em crianças, principalmente abaixo de 5 anos de idade, e sua transmissão se dá pela via fecal oral, isto é, através da ingestão do vírus por mãos sujas, alimentos mal lavados ou mal cozidos que tiveram contato com fezes contaminadas [85].

Modelos matemáticos que procuram explicar a transmissão de doenças são baseados em indivíduos Suscetíveis-Infetados-Suscetíveis (SIS), Suscetíveis-Infetados-Recuperados (SIR) e Suscetíveis-Expostos-Infetados-Recuperados (SEIR). A análise desses modelos nos permite mostrar diversos cenários da evolução de uma

doença. O cálculo do número reprodutivo básico (\mathcal{R}_0) nos fornece informações sobre persistência ou não de uma determinada doença. Se o valor de $\mathcal{R}_0 < 1$, o sistema possui um equilíbrio livre da doença. Se $\mathcal{R}_0 > 1$, significa que a doença persiste e o modelo converge para um equilíbrio endêmico.

O comportamento de um modelo SIS, ou seja, interação entre indivíduos suscetíveis e infectados, foi estudado por Chavez e Yakubu [10] que consideraram um sistema de equações discretas no tempo e calcularam o número reprodutivo básico. Um modelo SIR para descrever o comportamento da dengue foi analisado por Esteva e Vargas [23] considerando a interação entre humanos e mosquitos. Novamente, a persistência ou não da dengue foi analisada calculando o número reprodutivo básico. Yang et al. [85] consideraram um modelo SEIR com a adição de que os indivíduos infectados ficam em quarentena para descrever o comportamento da síndrome mão-pé-boca. Além de calcularem \mathcal{R}_0 , formularam um problema de controle ótimo de modo a encontrar a melhor estratégia para combater a doença e aplicaram os resultados para descrever o comportamento de dados dessa síndrome em Mainland na China.

Agora, consideramos e descrevemos o comportamento do modelo SIS descrito por Chavez e Yakubu [10]. Denotando por S_t o número de indivíduos suscetíveis, I_t o número de indivíduos infectados e $T_t = S_t + I_t$ a população total, no passo de tempo t , o modelo epidemiológico SIS de equações discretas é dado por

$$\begin{aligned} S_{t+1} &= f(T_t) + \gamma g(y_t)S_t + \gamma(1 - \sigma)I_t \\ I_{t+1} &= \gamma(1 - g(y_t))S_t + \gamma\sigma I_t, \end{aligned} \tag{2.25}$$

onde $\gamma > 0$ é a taxa de sobrevivência (mortes a cada geração ocorrem com probabilidade $1-\gamma$), σ é a taxa que os indivíduos se recuperam. A função g é dada por

$$g(y) = G(y\alpha(y)), \tag{2.26}$$

onde $y = \frac{I}{T}$ e α é a taxa de transmissão da doença. A função $G : [0, \infty) \rightarrow [0, 1]$ é uma função de probabilidade decrescente com $G(0) = 1$, $G'(x) < 0$ e $G''(x) \geq 0$

para todo $x \in [0, \infty)$, e $\alpha : [0, 1] \rightarrow [0, \infty)$. Se $G(0) = 1$, temos que o número de infectados é nulo e, portanto, não ocorre infecção.

A partir do sistema de equações (2.25), consideramos que as taxas de infecção são dadas pela distribuição de Poisson, ou seja, a probabilidade de k sucessos (k indivíduos infectados) é dada por $p(k, x) = \frac{e^{-x}x^k}{k!}$, onde x é o número esperado de ocorrências num dado intervalo de tempo. Assim, considerando que um indivíduo suscetível não seja contaminado ($k = 0$), temos $p(0, x) = e^{-x}$. Portanto, a probabilidade de um indivíduo não ser infectado é dada por $G(x) = e^{-x}$. Observe que $G(0) = 1$, $G'(0) = -1 < 0$ e $G''(0) = 1 \geq 0$. Além disso, consideramos que a função f dada responsável pela reprodução e sobrevivência da população é dada pela seguinte função de Ricker

$$f(T) = T \exp(r(1 - T)), \quad (2.27)$$

onde r representa a taxa específica de crescimento populacional. A dinâmica de (2.27) é bem conhecida e exibe estado de equilíbrio, ciclos periódicos e caos dependendo da taxa de crescimento [53]. No caso do modelo dado em (2.25) não apresentar indivíduos infectados, temos que a dinâmica populacional é dada por

$$T_{t+1} = T_t \exp(r(1 - T_t)) + \gamma T_t. \quad (2.28)$$

Neste caso, podemos calcular um estado de equilíbrio que é dado por $T_\infty = 1 - \frac{\ln(1-\gamma)}{r}$ e será estável se $0 < r < \frac{2+(1-\gamma)\ln(1-\gamma)}{1-\gamma}$.

Com essas considerações, podemos escrever um caso particular do sistema de equações dado em (2.25) por

$$\begin{aligned} S_{t+1} &= T_t \exp(r(1 - T_t)) + \gamma e^{-\alpha y_t} S_t + \gamma(1 - \sigma) I_t, \\ I_{t+1} &= \gamma(1 - e^{-\alpha \frac{I_t}{T_t}}) S_t + \gamma \sigma I_t. \end{aligned} \quad (2.29)$$

Nosso interesse é calcular o número reprodutivo básico de (2.29), ou seja, o número esperado de casos secundários causados por uma infecção em uma população

suscetível. Para isso, a partir do momento que a população atinge seu equilíbrio T_∞ , queremos determinar para quais parâmetros a população continuará ou não infectada na invasão de uma doença.

Denotando por $E_0 = (S^*, 0)$ o equilíbrio livre de doença, podemos analisar sua estabilidade através do processo de linearização que consiste na análise dos autovalores da matriz Jacobiana de (2.29). A matriz Jacobiana aplicada em E_0 é dada por

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} \gamma & \gamma(-\alpha + (1 - \sigma)) \\ 0 & \gamma(\alpha + \sigma) \end{pmatrix}. \quad (2.30)$$

Calculando os autovalores da matriz acima, obtemos $\lambda_1 = \gamma$ e $\lambda_2 = \gamma(\alpha + \sigma)$. Para E_0 ser um equilíbrio estável, o valor absoluto do maior autovalor da matriz Jacobiana tem que ser inferior a 1. Observe que $|\lambda_1| < 1$ pois $0 < \gamma < 1$. Assim, considerando λ_2 e o fato que ele é positivo pois γ , σ e α são positivos, obtemos o seguinte valor para o número reprodutivo básico

$$\mathcal{R}_0 = \gamma(\alpha + \sigma). \quad (2.31)$$

- Se $\mathcal{R}_0 < 1$, então as soluções $(S_t, I_t) \rightarrow (S^*, 0)$, ou seja, um equilíbrio livre da doença.
- Se $\mathcal{R}_0 > 1$ então as soluções $(S_t, I_t) \rightarrow (\bar{S}, \bar{I})$, ou seja, um equilíbrio endêmico.

Observe em (2.31) e na Figura 2.7 que o aumento a taxa de transmissão da doença aumenta o valor de \mathcal{R}_0 . Por exemplo, se $\sigma = 0,5$ e $\gamma = 0,9$, obtemos que $\mathcal{R}_0 < 1$ se $\alpha < 0,555$. Além disso, o aumento de α faz o número de infectados aumentar. Podemos observar na Figura 2.8 que para $\alpha = 0,5$, cujo número reprodutivo básico é inferior a 1, o fato da doença ser introduzida na população não a faz persistir. Para $\alpha = 1$, cujo número reprodutivo básico é igual a 1,35, a doença

persiste no sistema e para $\alpha = 2$, cujo $R_0 = 2,25$, o número de infectados é superior ao número de suscetíveis.

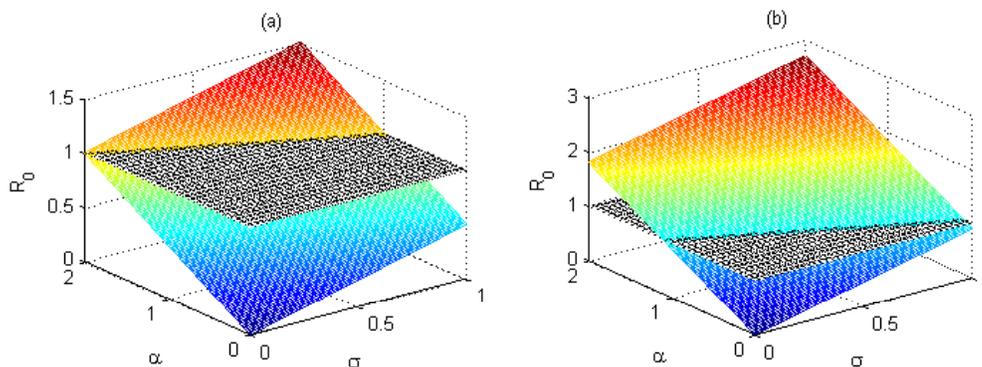


Figura 2.7: Número reprodutivo básico vs σ e α . (a) $\gamma = 0,5$, T_t converge a um ponto fixo se $0 < r < 3,3069$. (b) $\gamma = 0,9$, T_t converge a um ponto fixo se $0 < r < 17,7$.

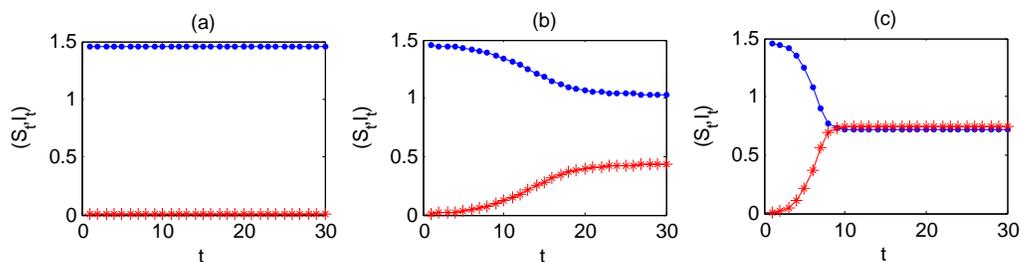


Figura 2.8: População de suscetíveis e infectados vs t . S_t (azul.) e I_t (vermelho*). Considera-se $\sigma = 0,5$, $\gamma = 0,9$ e $r = 5$. O valor T_t converge para $S^* = 1,46$. Considera-se uma condição inicial positiva próximo a $E_0 = (S^*, 0)$. (a) $\alpha = 0,5$, $\mathcal{R}_0 = 0,9$. (b) $\alpha = 1$, $\mathcal{R}_0 = 1,35$. (c) $\alpha = 2$, $\mathcal{R}_0 = 2,25$.

3 ESTUDO DE UMA METAPOPOPULAÇÃO

Uma metapopulação é uma rede formada por populações que habitam fragmentos denominados sítios, cujos indivíduos se reproduzem localmente e a migração pode influenciar a dinâmica local, incluindo a possibilidade de uma população se restabelecer após uma extinção [27]. O termo metapopulação foi dado por Levins [47] em 1969 e tanto sistemas de equações diferenciais como sistemas de equações em diferenças são usadas para modelar metapopulações [3, 8, 9, 15, 18, 20, 29, 35, 78, 79, 86].

Neste capítulo, apresentamos um sistema de equações discretas para modelar metapopulações compostas por sítios conectados por um processo de dispersão. O modelo é análogo aos descritos em [3, 9, 20, 78, 79]. Analisamos o fenômeno de sincronização, ou seja, todas as populações evoluindo com a mesma densidade. Apresentamos resultados analíticos para a estabilidade de soluções sincronizadas e mostramos os diferentes comportamentos do modelo que dependem de fatores tais como os valores das taxas de dispersão e o número de sítios.

3.1 Modelo Metapopulacional

A metapopulação consiste de d sítios espacialmente distribuídos, enumerados por $1, 2, \dots, d$, onde uma única espécie habita. Consideramos que em cada sítio, a população está sujeita ao processo de dinâmica local que consiste de reprodução e sobrevivência e dada por uma função de classe C^1 em $[0, \infty)$, denotada por f . Portanto, na falta de dispersão entre os sítios, a evolução da população em um sítio isolado é dada por

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

onde x_t representa o número de indivíduos no passo de tempo t .

Dependendo da função f , o modelo local dado em (3.1) pode ter um comportamento dinâmico incluindo estados de equilíbrio, ciclos periódicos e caos. Exemplos de funções utilizadas para descrever o comportamento de populações são as famílias de funções de Ricker e Hassell, descritas no capítulo anterior e utilizadas em diversos trabalhos na literatura para descrever dinâmicas populacionais [3, 20, 53].

Após o processo de dinâmica local de cada sítio, ocorre o processo de dispersão de indivíduos entre os sítios. A cada passo de tempo, uma fração de indivíduos m deixa um determinado sítio e migra para os sítios vizinhos. Considera-se que essa fração de indivíduos é dependente do tempo e da densidade de cada sítio, ou seja, $m_t(x)$, onde $0 \leq m_t(x) \leq 1$. Assim, a densidade de indivíduos que partem do sítio i no passo de tempo t é $m_t(f(x_t^i))f(x_t^i)$. Dos indivíduos que migram dos sítios vizinhos k , uma fração γ_{ik} chegará para fazer parte da população do sítio i . Consideramos que o processo de migração é 100% bem sucedido, ou seja, não há perda de indivíduos durante a migração. Assim temos que $\sum_{k=1}^d \gamma_{ki} = 1$. Além disso, os indivíduos não retornam para o mesmo sítio, ou seja, $\gamma_{ii} = 0$ para todo $i = 1, 2, \dots, d$. A matriz $\Gamma = [\gamma_{ik}]_{i,k=1}^d$ é denominada matriz acoplamento, cada termo γ_{ik} representa a fração de indivíduos que sai do sítio k no passo de tempo t e passa a fazer parte do sítio i no passo de tempo $t+1$. Fazendo essas considerações, podemos escrever um sistema de d equações representando a dinâmica metapopulacional por

$$x_{t+1}^i = (1 - m_t(f(x_t^i)))f(x_t^i) + \sum_{k=1}^d \gamma_{ik} m_t(f(x_t^k))f(x_t^k), \quad i = 1, 2, \dots, d. \quad (3.2)$$

Considerando φ_t em $[0, \infty)$ definida por $\varphi_t(x) = xm_t(x)$. A função φ_t representa o número de indivíduos que deixam um determinado sítio. Portanto, podemos escrever (3.2) na forma

$$x_{t+1}^i = f(x_t^i) - \varphi_t(f(x_t^i)) + \sum_{k=1}^d \gamma_{ik} \varphi_t(f(x_t^k)), \quad i = 1, 2, \dots, d. \quad (3.3)$$

Os dois primeiros termos do lado direito da equação (3.3) representam os indivíduos que não partiram do sítio i no passo de tempo t , enquanto o terceiro termo é a soma de todas as contribuições dos sítios vizinhos.

3.2 Estabilidade Transversal do Estado Sincronizado

Uma órbita referente ao sistema (3.3) está em estado sincronizado se a densidade de todos os sítios é a mesma a cada passo de tempo t , ou seja, $x_t^i = x_t^s, i = 1, 2, \dots, d, t = 0, 1, 2, \dots$. Substituindo $x_t^i = x_t^s$ em (3.3), obtemos que uma condição para a existência de soluções sincronizadas é $\sum_{k=1}^d \gamma_{ik} = 1$, para todo $i = 1, 2, \dots, d$. Além disso, a dinâmica de cada sítio no estado sincronizado satisfaz $x_{t+1}^s = f(x_t^s)$ que é exatamente a dinâmica de um sítio isolado dado em (3.1). Isso significa que no estado sincronizado, todas as populações se comportam como se estivessem isoladas. Em termos matemáticos, a sincronização significa que a dinâmica do sistema dado pela equação (3.3) está restrita a uma variedade invariante a qual, nesse caso, é precisamente a diagonal do espaço de fase (ver Figura 3.1).

O comportamento de órbitas que iniciam próximas a atratores pertencentes à diagonal do espaço de fase pode ser analisado através da linearização do sistema metapopulacional (3.3). Antes de fazer essa análise, descreveremos e faremos algumas hipóteses sobre as funções f e φ . Considera-se que a função f é dada pelas famílias unidimensionais de funções descritas no capítulo 2. Portanto, existe um atrator e uma medida natural ρ associada ao atrator. Considera-se também que a função φ é invariante com respeito a uma medida natural $\rho_{m,x}$ que dita a distribuição das taxas de migração. Por exemplo, se considerarmos que a migração é dependente apenas do tempo, podemos definir uma função $g : [0, 1] \rightarrow [0, 1]$ tal que $m_{t+1} = g(m_t)$. Uma função que pode ser considerada nesse caso é o mapeamento logístico, ou seja, $m_{t+1} = rm_t(1 - m_t)$, um mapeamento em $[0, 1]$. De mesmo modo, podemos definir uma função $g : [0, \infty] \rightarrow [0, 1]$ tal que $m(x_t) = g(x_t)$,

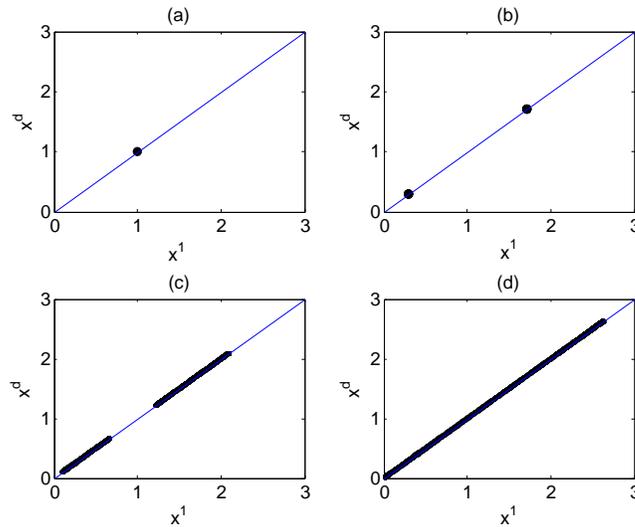


Figura 3.1: Atrator sincronizado contido na diagonal de fase. O atrator é representado pelo ponto ou pelo segmento linear mais grosso. (a) Ponto de equilíbrio. (b) Ciclo de período 2. (c) Junção de dois intervalos. (d) Um intervalo.

isto é, a migração depende apenas da densidade populacional de cada sítio. Um exemplo de função que contempla os dois casos é a seguinte função sigmoideal: $m_{t+1}(x_t) = \frac{m_t}{1+\exp(3(1-x_t))}$. Com essas hipóteses, é possível obtermos uma condição suficiente de estabilidade transversal assintótica para atratores contidos na diagonal do espaço de fase.

Analisaremos a seguir a estabilidade assintótica do estado sincronizado, ou seja, quando órbitas que iniciam próximas a esse estado serão atraídas para ele. Para isso, faremos a linearização do sistema metapopulacional e analisaremos a evolução da perturbação. A linearização em torno da órbita sincronizada é dada por

$$\Delta_{t+1} = Df(\mathbf{x}_t^s)\Delta_t, \quad (3.4)$$

onde Δ_t representa a perturbação do estado sincronizado, $\mathbf{x}_t^s = (x_t^s, x_t^s, \dots, x_t^s) \in R^d$ e $Df(\mathbf{x}_t^s)$ é a matriz Jacobiana do sistema metapopulacional (3.3) aplicada no estado

sincronizado que possui suas entradas dadas por

$$\alpha_{ki}^t = \begin{cases} (1 - \varphi'_t(f(x_t^s)))f'(x_t^s), & \text{se } k = i; \\ \gamma_{ki}\varphi'_t(f(x_t^s))f'(x_t^s), & \text{se } k \neq i. \end{cases} \quad (3.5)$$

Observe que $D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)$ pode ser escrita na forma

$$D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) = H_{\varphi'_t(f(x_t^s))}f'(x_t^s), \quad (3.6)$$

onde $H_{\varphi'_t(f(x_t^s))} = I - \varphi'_t(f(x_t^s))B$, I é a matriz identidade e $B = I - \Gamma$.

É importante observar que a matriz Γ é duplamente estocástica, ou seja, a soma das linhas assim como das colunas é 1 ($\sum_{i=1}^d \gamma_{ik} = 1$, e $\sum_{k=1}^d \gamma_{ik} = 1$). Aplicando o teorema de Gershgorin (Lancaster [45]), temos que o autovalor dominante da matriz Γ é 1. Pelo teorema de Perron-Frobenius (Lancaster [45]), 1 é um autovalor simples de Γ . Portanto, $\sigma_0 = 0$ é um autovalor simples de B e o correspondente autoespaço é a diagonal \mathbf{S} do espaço de fase. Dessa forma, vamos considerar a decomposição $R^d = \mathbf{S} \oplus S^\perp$, onde S^\perp é o complemento ortogonal a \mathbf{S} . Utilizando essa decomposição, podemos garantir a existência de uma base do R^d tal que nessa base a matriz B pode ser escrita na forma canônica de Jordan. Mais precisamente, existe uma matriz inversível Q , de ordem $d \times d$, tal que

$$B = Q \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & & & \\ \vdots & & A & \\ 0 & & & \end{pmatrix} Q^{-1}, \quad (3.7)$$

onde A é uma matriz $(d-1) \times (d-1)$. Nessa base, $H_{\varphi'_t(f(x_t^s))}$ pode ser escrita como

$$H_{\varphi'_t(f(x_t^s))} = Q \begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & & & \\ \vdots & & I - \varphi'_t(f(x_t^s))A & \\ 0 & & & \end{pmatrix} Q^{-1}. \quad (3.8)$$

Assim, o estudo da estabilidade de perturbações transversais à órbita sincronizada fica reduzido à evolução do sistema

$$\Delta_{t+1} = f'(x_t^s)(I - \varphi'_t(f(x_t^s))A)\Delta_t, \quad (3.9)$$

onde Δ_t representa a perturbação transversal do estado sincronizado. A perturbação transversal Δ_t se aproximará de zero quando $t \rightarrow \infty$ se e somente se

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{\tau-1} \cdot \dots \cdot P_1 P_0\|^{1/\tau} < 1, \quad (3.10)$$

onde $P_t = f'(x_t^s)(I - \varphi'_t(f(x_t^s))A)$. Observando que

$$\|P_{\tau-1} \cdot \dots \cdot P_0\| = \left(\prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t^s)| \right) \|(I - \varphi'_{\tau-1}(f(x_{\tau-1}^s))A) \cdot \dots \cdot (I - \varphi'_0(f(x_0^s))A)\|,$$

temos que

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{\tau-1} \cdot \dots \cdot P_1 P_0\|^{1/\tau} = L(x_0^s)\Lambda(x_0^s, m_0), \quad (3.11)$$

onde

$$L(x_0^s) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \left(\prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t)| \right)^{1/\tau} \quad (3.12)$$

é o número de Lyapunov da órbita começando em x_0^s e

$$\Lambda(x_0^s, m_0) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(I - \varphi'_{\tau-1}(f(x_{\tau-1}^s))A) \cdot \dots \cdot (I - \varphi'_0(f(x_0^s))A)\| \quad (3.13)$$

é um quantificador que depende da condição inicial x_0^s e da migração inicial m_0 .

Considerando que f preserva a medida natural ρ , aplicando o logaritmo natural em $\prod_{t=0}^{\tau-1} (|f'(x_t)|^\tau)^{1/\tau}$ e utilizando o Teorema de Birkhoff, podemos escrever (3.12) na forma

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} (\ln(|f'(x_0^s)|) + \dots + \ln(|f'(x_{\tau-1}^s)|)) = \int_0^\infty \ln |f'(x)| d\rho(x), \quad (3.14)$$

para todo x_0^s a menos de um conjunto de medida ρ nula. Portanto, o número de Lyapunov é dado por

$$L = \exp \int_0^\infty \ln |f'(x)| d\rho(x). \quad (3.15)$$

Supondo $\ln^+ \|I - \varphi'(\cdot)A\| \in L^1(\rho_{m,x})$, podemos utilizar o teorema de Oseledec, o qual nos garante que $\Lambda(x_0^s, m_0)$ existe para quase todo x_0^s e quase toda migração inicial m_0 .

O produto em (3.11) corresponde ao maior número de Lyapunov transversal e está associado à estabilidade transversal do atrator sincronizado. Assim, podemos estabelecer um critério para a estabilidade assintótica do atrator sincronizado dado pelo teorema abaixo.

Teorema 3.1. *Seja f uma função de classe C^1 em $[0, \infty)$ invariante em relação a medida natural de probabilidade ρ . Seja φ invariante em relação a medida natural de probabilidade $\rho_{m,x}$. Suponha que $\ln^+ |f'(x)| \in L^1(\rho)$ e $\ln^+ \|I - \varphi'_t(x)A\| \in L^1(\rho_{m,x})$. Então, o critério para a estabilidade local de atratores gerados por (3.1) e contidos na diagonal do espaço de fase é $L\Lambda < 1$.*

Observe que o número de Lyapunov L depende apenas da dinâmica local do sítio, enquanto Λ depende do processo migratório. Além disso, o sistema metapopulacional oscila conforme a dinâmica local no estado sincronizado. Para obter caos sincronizado, precisamos supor $L > 1$ para a oscilação de um sítio isolado ser caótico. Assim, o termo que depende do processo migratório terá que obedecer a inequação $\Lambda < 1/L$ para o modelo apresentar caos sincronizado.

3.3 Formas de Dispersão e Acoplamento entre as Populações

Freqüentemente faz-se distinção na dispersão dependendo da densidade por dependência positiva e dependência negativa. Considera-se que ocorre dependência positiva quando a fração de migração aumenta com o aumento do número de indivíduos, enquanto dependência negativa ocorre se a fração de migração diminui com o aumento do número de indivíduos. Ylikarjula et al. [86] propuseram uma formulação matemática que contempla ambos os casos de dependência positiva e negativa na dispersão de indivíduos. Eles

assumiram que a fração de dispersão é uma curva dada por

$$m(x) = \frac{m}{1 + \exp(\beta(z - x))}, \quad (3.16)$$

onde o parâmetro m determina a fração de dispersão máxima ($0 \leq m \leq 1$), β descreve o aumento ou a diminuição na dispersão e z determina o ponto de inflexão (quando a dispersão é igual a z , temos que a dispersão é metade do seu máximo, $m/2$). O caso $\beta = 0$ corresponde ao caso em que a dispersão independe da densidade ($m(x) = m/2$, para todo $x \geq 0$). Quando $\beta \rightarrow \infty$, não existe migração se a população local é menor que z , entretanto a fração de migração será igual ao seu valor máximo m se a população local for maior que z . A situação contrária ocorre se $\beta \rightarrow -\infty$ (ver Figura 3.2).

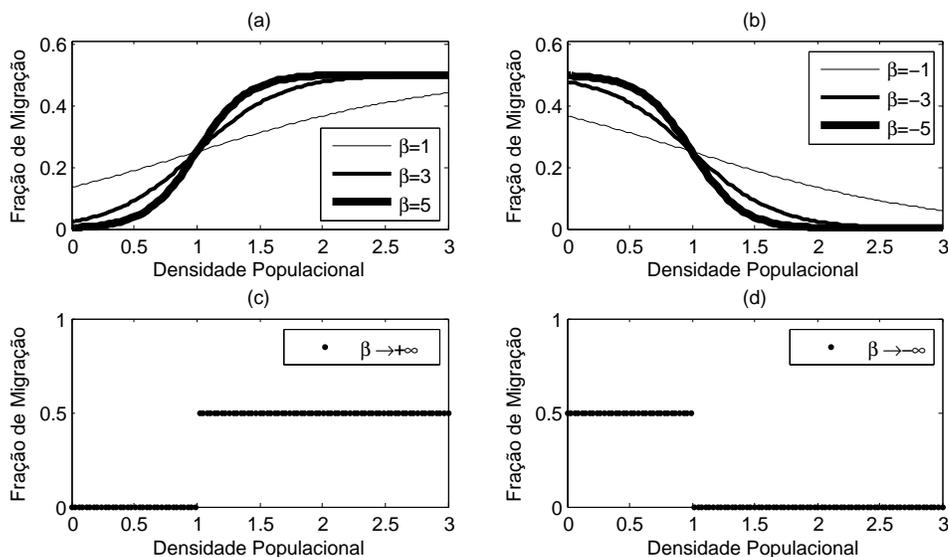


Figura 3.2: Fração de migração em função da densidade populacional $m(x) = \frac{m}{1 + \exp(\beta(z - x))}$, onde $m = 0,5$ e $z = 1$. (a) Dependência positiva da densidade $\beta > 0$, (b) dependência negativa da densidade $\beta < 0$, (c) $\beta \rightarrow +\infty$ e (d) $\beta \rightarrow -\infty$.

Uma vez que indivíduos migram entre os sítios, precisamos definir a topologia da rede de sítios, ou seja, dado um sítio, precisamos saber para quais sítios os indivíduos poderão migrar e qual a origem dos indivíduos que chegam (Figura 3.3). Configurações de rede bem conhecidas são a vizinhança de Von Neumann, onde 4 sítios cercam um

sítio central, e a vizinhança de Moore, onde 8 sítios cercam um sítio central numa rede bidimensional (Silva et al. [76]). Além dessas topologias, podemos considerar também o acoplamento em forma de anel com os dois sítios mais próximos ou a rede globalmente acoplada (Earn et al. [20]). Dada a topologia, podemos escrever a matriz de configuração Γ que representa como os sítios estão acoplados. Por exemplo, se 5 sítios estão acoplados com os dois vizinhos mais próximos em forma de anel, a matriz Γ é dada por

$$\Gamma = \begin{pmatrix} 0 & \gamma_{12} & 0 & 0 & \gamma_{14} \\ \gamma_{21} & 0 & \gamma_{23} & 0 & 0 \\ 0 & \gamma_{32} & 0 & \gamma_{35} & 0 \\ 0 & 0 & \gamma_{43} & 0 & \gamma_{45} \\ \gamma_{51} & 0 & 0 & \gamma_{53} & 0 \end{pmatrix}. \quad (3.17)$$

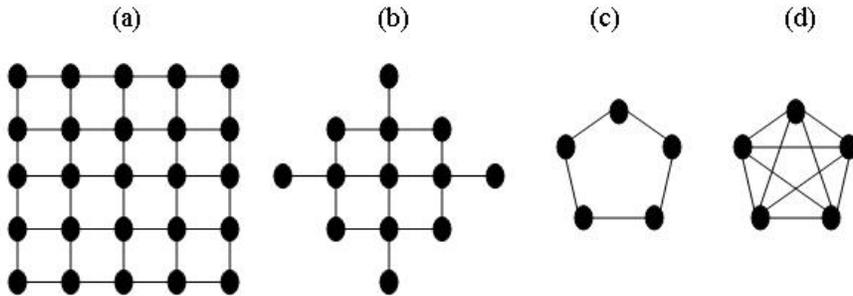


Figura 3.3: Rede de sítios acoplados. (a) Vizinhança de Moore. (b) Vizinhança de Von Neumann. (c) Acoplamento entre os dois sítios mais próximos em forma de anel. (d) Acoplamento global.

Ilustramos nossos resultados considerando a metapopulação acoplada com os dois vizinhos mais próximos em forma de anel, cuja matriz, Γ_1 , é dada por

$$\Gamma_1 = \begin{pmatrix} 0 & 1/2 & 0 & \dots & 0 & 1/2 \\ 1/2 & 0 & 1/2 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1/2 & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & 1/2 & 0 \\ 0 & \dots & 0 & 1/2 & 0 & 1/2 \\ 1/2 & 0 & \dots & 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix}, \quad (3.18)$$

e todos os sítio igualmente acoplados, cuja matriz, Γ_2 , é dada por

$$\Gamma_2 = \begin{pmatrix} 0 & 1/(d-1) & \dots & 1/(d-1) \\ 1/(d-1) & 0 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 1/(d-1) \\ 1/(d-1) & \dots & 1/(d-1) & 0 \end{pmatrix}. \quad (3.19)$$

As duas matrizes acima são circulantes e, portanto, diagonalizáveis [16]. Além disso, os autovalores de Γ_1 são dados por 1 e $\cos(\frac{2\pi i}{d})$, enquanto os autovalores da matriz Γ_2 são dados por 1 e $-\frac{1}{d-1}$, para todo $i = 1, 2, \dots, d-1$. Uma forma apropriada que contempla ambos os casos é a seguinte combinação convexa

$$\Gamma = (1 - \alpha)\Gamma_1 + \alpha\Gamma_2; \quad (3.20)$$

onde o coeficiente α varia entre 0 e 1. Para valores de α próximos de zero, temos que o acoplamento é mais forte entre os dois vizinhos mais próximos. Ao aumentarmos os valores de α , temos que a interação entre os sítios aumenta e o sítios ficam globalmente acoplados e com mesmo coeficiente quando $\alpha = 1$. O valor α é denominado coeficiente de interação entre os sítios. Nesse caso, os autovalores da matriz Γ são dados por 1 e $(1 - \alpha)\cos(\frac{2\pi i}{d}) + \frac{\alpha}{d-1}$, para todo $i = 1, 2, \dots, d-1$.

Nas próximas seções, apresentaremos resultados analíticos e simulações numéricas do modelo metapopulacional. Em todos os casos considera-se a função exponencial logística (caso particular da função de Ricker) para descrever a dinâmica local de cada população, ou seja,

$$f(x) = xe^{r(1-x)}, \quad r > 0. \quad (3.21)$$

Nas simulações numéricas, as condições iniciais das populações são escolhidas aleatoriamente próximas ao atrator sincronizado que está contido na diagonal de fase. Fixado r , consideram-se algumas iterações da dinâmica local de modo a x_t convergir a x_t^s . A partir disso, perturba-se randomicamente as componentes do vetor $\mathbf{x}_t^s = (x_t^s, x_t^s, \dots, x_t^s)$ da seguinte maneira: $x_t^s \pm \varepsilon \text{rand}(1)$, onde $\varepsilon \ll 1$ e $\text{rand}(1)$ é a função randômica implementada no *MATLAB* que retorna um valor randômico entre 0 e 1.

Uma maneira de analisarmos o comportamento do modelo metapopulacional determinando regiões onde ocorre sincronização é através do erro de sincronização, e_t , definido por

$$e_t = \frac{1}{d} \sum_{i=1}^d |x_t^i - x_t^{i+1}|, \quad (3.22)$$

onde $x_t^{d+1} = x_t^1$. Assim, obtemos sincronização se $e_t \rightarrow 0$, quando $t \rightarrow \infty$. Nas simulações que calculam o erro de sincronização, plotam-se 50 valores do erro após o descarte de 2 mil transientes.

3.4 Migração Independente da Densidade e do Tempo

Iniciamos considerando o caso onde a migração é independente da densidade e do tempo, ou seja, $m_t(x) = m$, onde $0 \leq m \leq 1$. Em outras palavras, a cada geração uma fração m de indivíduos migra para os sítios vizinhos. Observe que, $I - \varphi'(f(x_{\tau-1}^s))A = I - mA$, portanto, o quantificador Λ dado em (3.13) pode ser escrito como

$$\Lambda = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \underbrace{\|(I - mA)(I - mA) \dots (I - mA)\|}_{\tau \text{ vezes}}^{1/\tau}. \quad (3.23)$$

Portanto,

$$\begin{aligned} \Lambda &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(I - mA)^\tau\|^{1/\tau} \\ &= \sigma(I - mA). \end{aligned} \quad (3.24)$$

onde $\sigma(\cdot)$ denota o raio espectral de $I - mA$, ou seja, o maior autovalor. Pelo fato de 1 ser o autovalor dominante de $I - mB$, temos que $\sigma(I - mA) = \sigma_{sub}(I - mB)$, onde $\sigma_{sub}(\cdot)$ representa o autovalor subdominante. Além disso, $H_{\varphi'(f(x_i^s))} = H_m = I - mB$ com a matriz H_m dada por

$$H_m = \begin{pmatrix} 1 - m & m\gamma_{12} & \dots & \dots & m\gamma_{1d} \\ m\gamma_{21} & 1 - m & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & m\gamma_{d-1,d} \\ m\gamma_{d1} & \dots & \dots & m\gamma_{d,d-1} & 1 - m \end{pmatrix}. \quad (3.25)$$

Portanto, uma condição para a sincronização nesse caso é

$$L\Lambda = L\sigma_{sub}(I - mB) < 1. \quad (3.26)$$

Esse resultado é o mesmo obtido por Earn et al. [20]. A região onde $L\Lambda < 1$ foi denominada como região de possível coerência, enquanto para $L\Lambda > 1$ a coerência nunca seria atingida.

A seguir, apresentam-se simulações numéricas do modelo metapopulacional com migração independente da densidade. Na figura 3.4, apresentam-se os gráficos sítios-tempo considerando uma rede composta por 7 sítios acoplados com os dois vizinhos mais próximos em forma de anel e a respectiva densidade populacional de um determinado sítio. Nos gráficos sítios-tempo, os sítios estão numerados de 1 a 7 e estão ao longo do eixo vertical, enquanto no eixo horizontal temos os 20 últimos passos de tempo, após o descarte de transientes. As células (t, i) são pintadas em seis tonalidades de acordo com a densidade de cada sítio. Para densidades altas, a célula é pintada de branco. Para densidades baixas, a célula é pintada de preto, enquanto para densidades intermediárias as células são pintadas em tons de cinza. Em (a) foi considerado taxa de migração de $m = 0,8$ e taxa de crescimento de $r = 2,6$, cujo número de Lyapunov possui valor $L \approx 0,5657$. Nesse caso, a órbita de um sítio isolado converge para um ciclo de período 4. Observe que os sítios sincronizam e a dinâmica deles é exatamente a mesma de um sítio isolado. Em (c), a taxa de crescimento considerada foi de $r = 3,1$, cujo número de Lyapunov é $L \approx 1,3276$. Novamente as metapopulações sincronizam, mas o comportamento é caótico. Ao diminuirmos a taxa de migração para $m = 0,3$ não ocorre sincronização (Figura 3.4(e)). Portanto, ao mudarmos a taxa de migração de 0,8 para 0,3, os sítios apresentam comportamentos diferentes, num caso ocorre sincronização e no outro caso sincronização não é observada.

Nosso objetivo é mostrar os diferentes comportamentos ao variarmos a taxa de migração. Observe que o autovalor subdominante de $I - mB$ em (3.26) é sempre inferior a 1. Assim, se a dinâmica local de cada sítio for periódica, o atrator sincronizado será localmente estável independentemente da taxa de migração, pois o número de Lyapunov também será inferior a 1. Sendo assim, consideramos que a dinâmica local de cada sítio

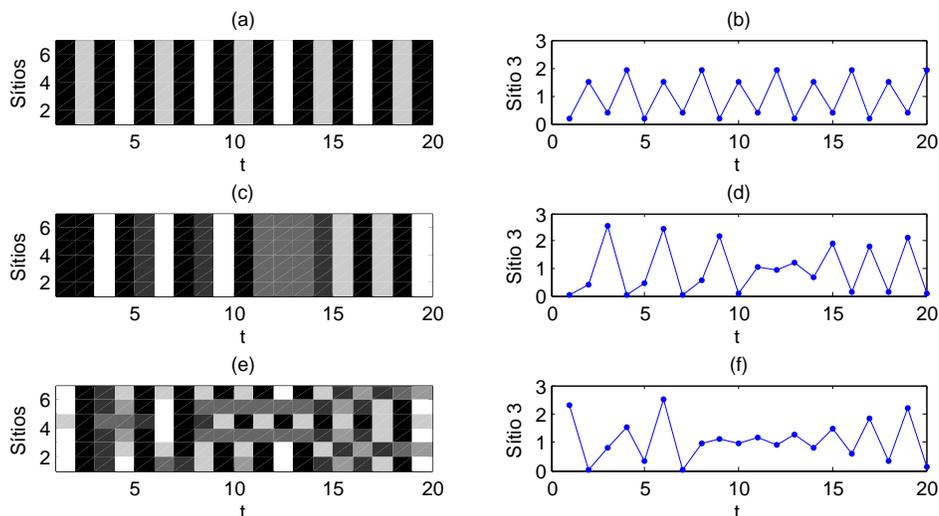


Figura 3.4: Gráficos sítios-tempo em (a), (c) e (e) e densidade do sítio 3 em (b), (d) e (f). Considera-se 7 sítios acoplados com os dois vizinhos mais próximos em forma de anel e dinâmica local dada por $f(x) = xe^{r(1-x)}$. Em (a) $m = 0,8$, $r = 2,6$, cujo número de Lyapunov é $L = 0,5657$. O quantificador $\Lambda = 0,6988$. Portanto, $L\Lambda = 0,3953$. Ocorre sincronização entre os sítios e a dinâmica é exatamente a mesma de um sítio isolado. Em (c) $m = 0,8$, $r = 3,1$, $L = 1,3276$, $\Lambda = 0,6988$, $L\Lambda = 0,9277$. Ocorre sincronização e o comportamento é caótico. Em (e) $m = 0,3$, $r = 3,1$, $L = 1,3276$, $\Lambda = 0,7927$, $L\Lambda = 1,0524$. Não ocorre sincronização.

é caótica. Assim, $L > 1$ e a estabilidade de soluções sincronizadas depende do processo migratório. Mais precisamente, consideramos a dinâmica local de cada sítio dada por $f(x) = xe^{r(1-x)}$, com $r = 3,1$, cujo número de Lyapunov possui valor $L = 1,3276$.

Na figura 3.5, apresentam-se o diagrama de bifurcação do erro de sincronização (3.22), e o respectivo e maior número transversal de Lyapunov (3.11), ambos em função da fração de migração m . Observe que o aumento no número de sítios diminui a região de sincronização. Além disso, podemos observar uma cascata de bifurcação inversa para o erro de sincronização, caracterizando diferentes comportamentos do modelo metapopulacional.

Na figura 3.6, apresentam-se os gráficos sítios-tempo e o espaço de fase para determinadas taxas de migração. Podemos observar que dependendo da taxa de migração, as

trajetórias que não sincronizam são atraídas para diferentes atratores. Para $m = 0,1$ não ocorre sincronização, mas a trajetória é atraída para um ciclo de período 2.

Além disso, na Figura 3.5, observamos que a medida que aumentamos o valor da taxa de migração, os maiores números transversais de Lyapunov diminuem de maneira linear até uma determinada taxa de migração. Para $m = 0,357$, o número transversal de Lyapunov está próximo do valor 1. Para as taxas de migrações próximas a $m = 0,357$, observa-se uma série de comportamentos (ver Figuras 3.7, 3.8 e 3.9). Dependendo da condição inicial e da perturbação, as populações são atraídas para diferentes atratores. Podemos observar que ocorre sincronização mesmo quando o número transversal de Lyapunov é superior a 1 e vice-versa. Esse fato foi observado por Cazelles [9], e denominado por ele como coerência inesperada. É importante observar que a condição para sincronização dada em (3.26) e estabelecido por Earn et al. [20] não está errada. O critério é estabelecido para um número infinito de iterados tanto para o número de Lyapunov quanto para o quantificador Λ . O tempo finito no cálculo desses parâmetros não deixa de garantir a existência de áreas no subespaço invariante que são localmente e transversalmente estáveis ou instáveis [46], conhecidos como bifurcação de *Riddling*. Então, mesmo quando o estado sincronizado é estável, podem existir condições iniciais para as quais os sítios convirjam para um atrator fora da diagonal de fase.

Além da variação no número de sítios, outro fator que muda a região de estabilidade é a migração dependente da densidade, que será discutida na próxima seção.

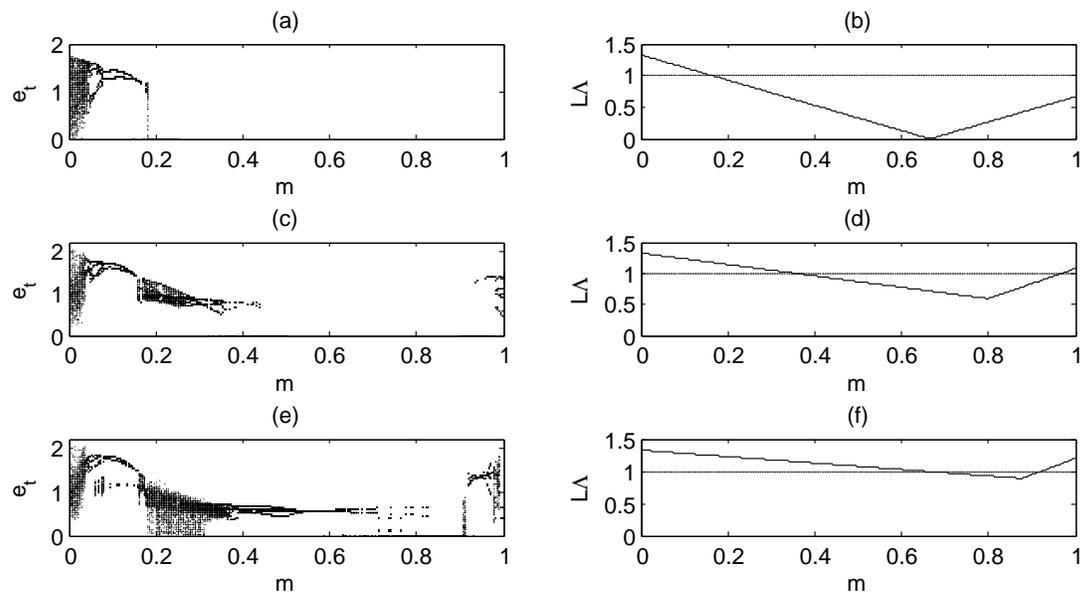


Figura 3.5: Digrama de bifurcação do erro de sincronização ((a), (c) e (e)) com o respectivo e maior número transversal de Lyapunov ((b), (d) e (f)) *vs* m . (a) 3 sítios, (c) 5 sítios, (e) 7 sítios. Dinâmica local dada pela função exponencial logística, com $r = 3,1$, cujo número de Lyapunov possui valor $L = 1,3276$, e acoplamento em forma de anel com os dois vizinhos mais próximos.

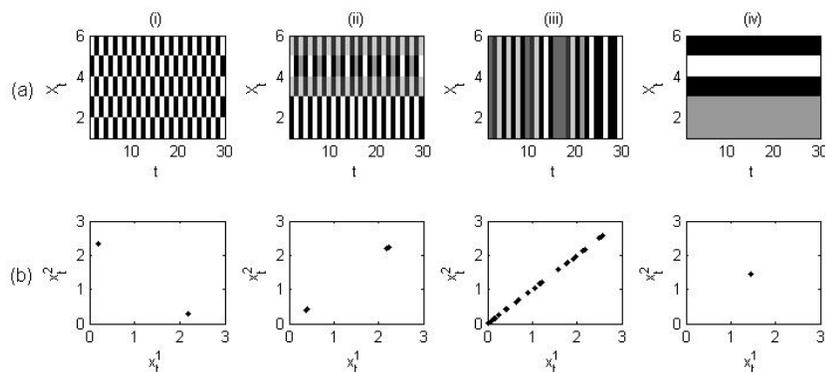


Figura 3.6: Gráficos sítios-tempo e diagrama de fase, considerando 5 sítios acoplados em forma de anel. (a) $X_t = (x_t^1, x_t^2, x_t^3, x_t^4, x_t^5)$ vs t . (b) x_t^1 vs x_t^2 . (i) $m = 0, 1$. (ii) $m = 0, 3$. (iii) $m = 0, 5$. (iv) $m=0,98$.

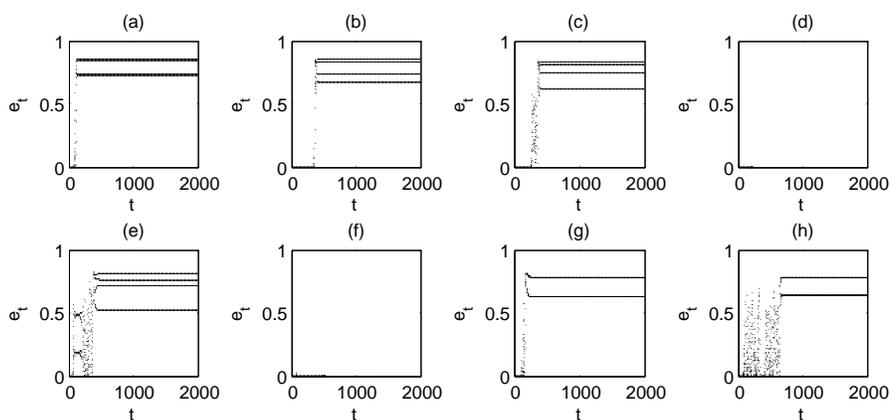


Figura 3.7: Erro de sincronização vs t . Mesmas considerações para plotar a Figura 3.5 (c), mas m fixado. A condição inicial é dada próximo ao estado sincronizado: $x_0 = x_t^s \pm \varepsilon rand(1)$, onde $\varepsilon = 10^{-4}$ e $rand(1)$ é a função randômica do *MATLAB* que retorna valores entre 0 e 1. (a) 0,31. (b) 0,32. (c) 0,33. (d) 0,34. (e) 0,35. (f) 0,36. (g) 0,37. (h) 0,38.

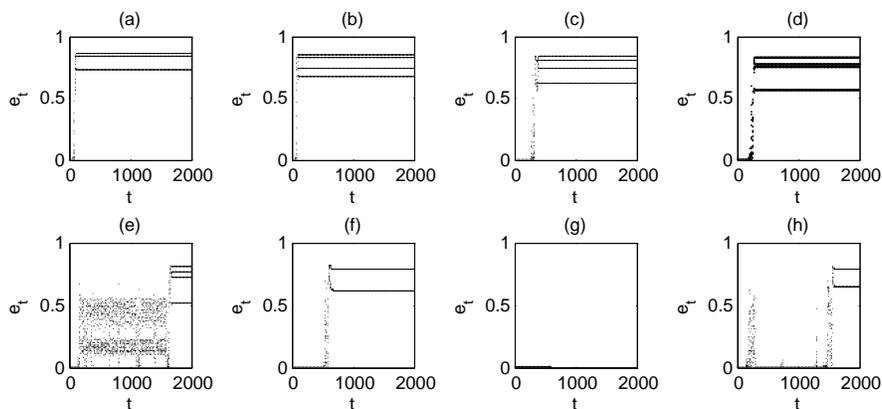


Figura 3.8: Idem à figura 3.7. A única diferença é a condição inicial devido à função randômica, ou seja, o código foi colocado para iterar sem mudar nenhum parâmetro. (a) 0,31. (b) 0,32. (c) 0,33. (d) 0,34. (e) 0,35. (f) 0,36. (g) 0,37. (h) 0,38.

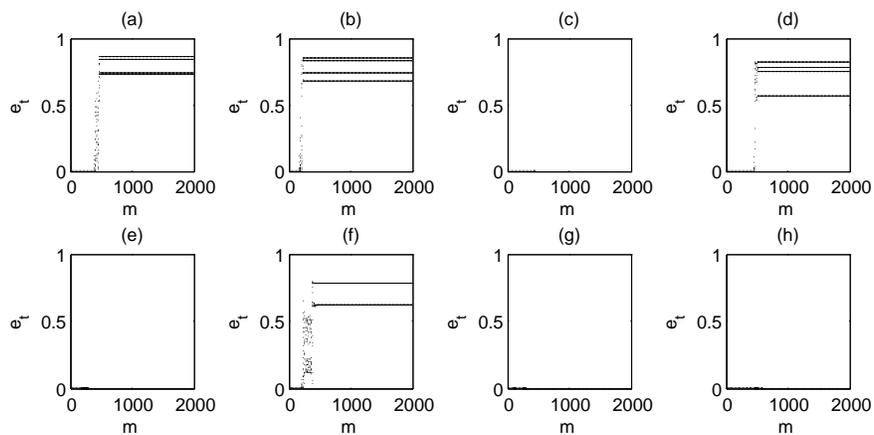


Figura 3.9: Idem à figura 3.7, mas $\varepsilon = 10^{-12}$. (a) 0,31. (b) 0,32. (c) 0,33. (d) 0,34. (e) 0,35. (f) 0,36. (g) 0,37. (h) 0,38.

3.5 Migração Dependente da Densidade

Consideramos agora que os indivíduos migram dependendo da densidade populacional de cada sítio. Em particular, apresentam-se os resultados obtidos por Silva e Giordani [79] que concluíram que um simples mecanismo de migração dependente da densidade reduz significativamente as regiões de estabilidade do estado sincrônico.

Primeiramente, apresentamos o caso com dependência positiva da densidade populacional, ou seja, a fração de migração aumenta com o aumento do número de indivíduos. Em particular, o caso em que $\beta \rightarrow \infty$ na expressão (3.16). Sendo assim, obtemos

$$m(x) = \begin{cases} m, & x > z; \\ 0, & 0 \leq x \leq z. \end{cases} \quad (3.27)$$

A densidade de migrantes $\varphi(x)$ é dada por $\varphi(x) = xm(x)$. Portanto, a derivada de $\varphi(x)$ é dada por

$$\varphi'(x) = \begin{cases} m, & x > z; \\ 0, & 0 < x < z. \end{cases} \quad (3.28)$$

Supondo que $\ln^+ \|I - \varphi(x)A\| \in L^1(\rho)$ e $\ln^+ |f'(x)| \in L^1(\rho)$, o limite (3.11) existe para quase todo $x_0^s \in \Omega$ com relação à medida natural ρ . Definindo $k(\tau)$ o número de vezes que a órbita sincronizada está acima da densidade z , temos que

$$\rho(E_z^+) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{\#\{0 \leq i \leq \tau - 1 : f^i(x) \in E_z^+\}}{\tau} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{k(\tau)}{\tau}, \quad (3.29)$$

onde $E_z^+ = (z, +\infty)$. Assim, o quantificador Λ dado em (3.13) pode ser escrito como

$$\Lambda = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \underbrace{\|(I - mA)(I - mA) \dots (I - mA)\|}_{k(\tau) \text{ vezes}}^{1/\tau}. \quad (3.30)$$

Portanto,

$$\begin{aligned} \Lambda &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(I - mA)^{k(\tau)}\|^{1/\tau} \\ &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} (\|(I - mA)^{k(\tau)}\|^{1/k(\tau)})^{k(\tau)/\tau} \\ &= [\sigma(I - mA)]^{\rho(E_z^+)}. \end{aligned} \quad (3.31)$$

Como $\sigma(I - mA) = \sigma_{sub}(I - mB)$, uma condição para a estabilidade transversal nesse caso é

$$L\sigma_{sub}(I - mB)^{\rho(E_z^+)} < 1. \quad (3.32)$$

Observe que se $z = 0$, temos o caso de migração independente da densidade pois $s_z = (0, \infty)$ e, portanto, $\rho(E_z^+) = 1$. Se o conjunto de densidades para qual migração não ocorre tem medida menor que 1, então $\sigma_{sub}(I - mB)^{\rho(E_z^+)} > \sigma_{sub}(I - mB)$, pois $0 < \rho(E_z^+) < 1$. Portanto, a região de estabilidade é reduzida em comparação ao caso de migração independente da densidade.

De maneira análoga, podemos considerar o caso com dependência negativa da densidade, ou seja, a fração de migração diminui com o aumento do número de indivíduos. Em particular, o caso em que $\beta \rightarrow -\infty$ em (3.16), obtendo-se

$$m(x) = \begin{cases} m, & 0 \leq x \leq z; \\ 0, & x > z. \end{cases} \quad (3.33)$$

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

$$\varphi'(x) = \begin{cases} m, & 0 < x < z; \\ 0, & x > z. \end{cases} \quad (3.34)$$

Denotando por Λ^- o quantificador Λ para o caso de dependência negativa (respectivamente, Λ^+ para dependência positiva), obtemos que $\Lambda^- = \sigma_{sub}(I_d - mB)^{\rho(E_z^-)}$, onde $E_z^- = (0, z)$. Portanto, uma condição para a estabilidade transversal nesse caso é

$$L\sigma_{sub}(I_d - mB)^{\rho(E_z^-)} < 1. \quad (3.35)$$

Desde que E_z^+ e E_z^- são conjuntos complementares em $[0, \infty)$, temos que $\rho(E_z^+) + \rho(E_z^-) = 1$, portanto, $\Lambda^+\Lambda^- = \sigma_{sub}(I_d - mB)$. Além disso, a migração com dependência negativa da densidade também reduz a região de estabilidade da dinâmica sincronizada, em relação ao caso de migração independente da densidade, pois $\sigma_{sub}(I - mB)^{\rho(E_z^-)} > \sigma_{sub}(I - mB)$. Portanto, é possível ter sincronização com migração independente da densidade enquanto o mesmo sistema pode não sincronizar se considerarmos migração dependente da densidade. Isso pode ser alcançado se considerarmos $\rho(E_z)$ de modo a termos $L\sigma_{sub}(I - mB)^{\rho(E_z)} > 1 > \sigma_{sub}(I - mB)$.

As simulações numéricas ilustram a redução na região de estabilidade das trajetórias sincronizadas em relação ao caso de migração independente da densidade, como podemos

observar na Figura 3.10. Além disso, para $m < 0,18$, o diagrama do erro de sincronização apresenta o mesmo comportamento do caso de migração independente da densidade.

O caso de migração com dependência negativa também reduz a região ao compararmos com migração independente da densidade. Essa mudança não é tão significativa quanto no caso de migração com dependência positiva, como pode ser observado na Figura 3.12. Por outro lado, podemos observar que o comportamento do erro de sincronização nas regiões onde não ocorre sincronização é totalmente diferente. Na Figura 3.11 mostra-se o comportamento dos sítios para determinadas taxas de migração com dependência positiva da densidade. Nesse caso, não ocorre sincronização para nenhuma das taxas de migração. Para $m = 0,1$, a trajetória metapopulacional é atraída para um atrator de período 2 e fora de fase ($x_t^1 = x_{t+1}^2$). Para $m = 0,3$, as órbitas estão concentradas em torno do atrator de período 2. Para $m = 0,5$, não ocorre sincronização, mas podemos observar que as órbitas estão concentradas em torno da diagonal do espaço de fase, enquanto para $m = 0,98$, não se observam relações nas densidades dos sítios. Para o caso de migração com dependência negativa (ver Figura 3.13), não se observam atratores de período 2. Nesse caso, o comportamento entre os sítios é aleatório.

O comportamento típico do quantificador Λ é mostrado na Figura 3.14, para três diferentes formas de acoplamento. Podemos observar claramente que o fator de migração diminui as regiões de estabilidade do atrator sincronizado. Por outro lado, à medida que o coeficiente de interação entre os sítios aumenta, maiores são as chances de ocorrer sincronização. O tamanho da rede também desempenha um papel importante na estabilidade da trajetória sincronizada, esse fato foi observado ao considerarmos 3, 5 e 7 sítios nas simulações anteriores. A quantidade de sítios no sistema afeta os autovalores da matriz de configuração Γ . O valor crítico que determina o valor mínimo do gráfico linear é exatamente $\frac{d-1}{d}$ para o modelo com acoplamento global. Esse valor é próximo de 1 se a metapopulação possui um número grande de sítios. Assim, ao aumentarmos os números de sítios, temos um aumento no maior número transversal de Lyapunov, o que ocasiona uma redução na região de estabilidade.

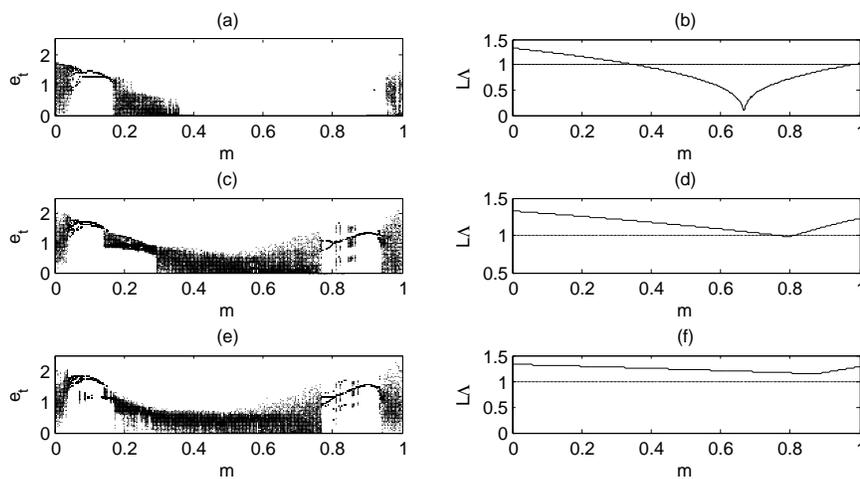


Figura 3.10: Mesmo sistema usado para plotar a Figura 3.5, mas migração com dependência positiva da densidade. Esse fator diminui a região de estabilidade das trajetórias sincronizadas.

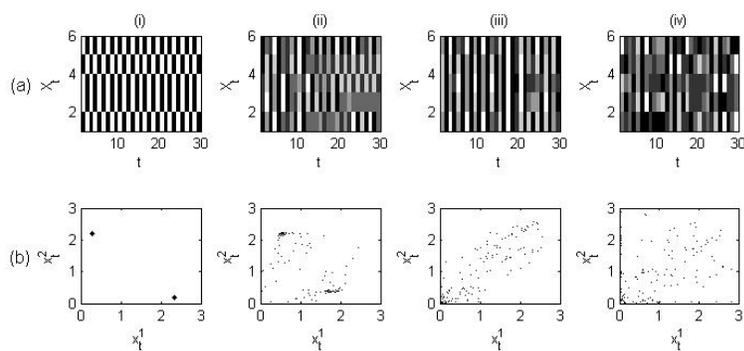


Figura 3.11: Gráficos sítios-tempo e diagrama de fase considerando 5 sítios acoplados em forma de anel e migração com dependência positiva da densidade. (a) $X_t = (x_t^1, x_t^2, x_t^3, x_t^4, x_t^5)$ vs t . (b) x_t^1 vs x_t^2 . (i) $m = 0, 1$. (ii) $m = 0, 3$. (iii) $m = 0, 5$. (iv) $m = 0, 98$.

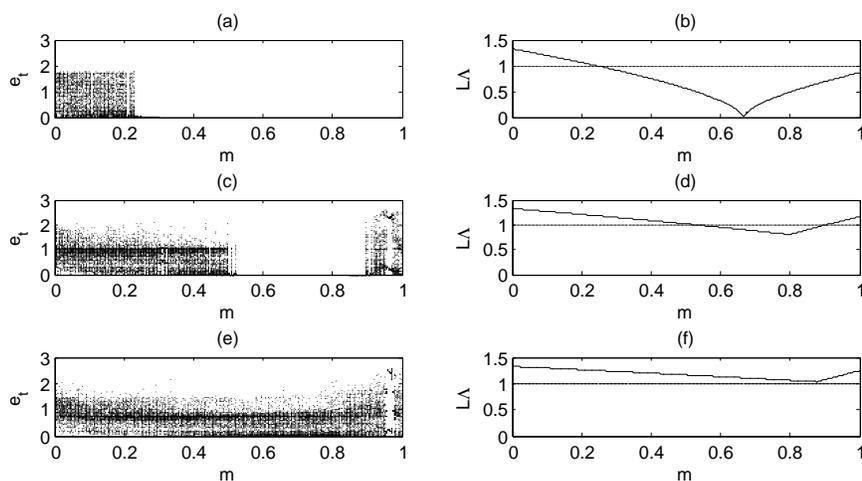


Figura 3.12: Mesmo sistema usado para plotar a Figura 3.5, mas migração com dependência negativa da densidade.

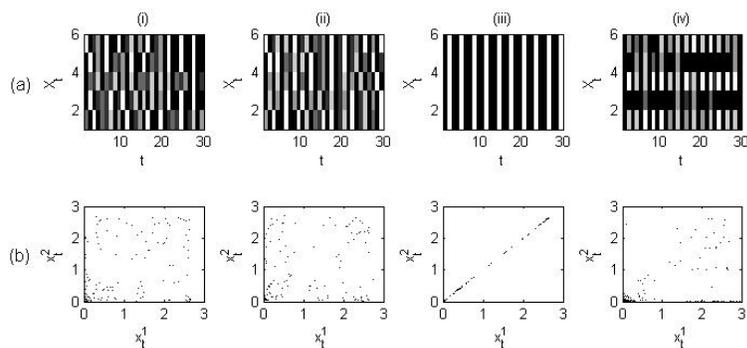


Figura 3.13: Gráficos sítios-tempo e diagrama de fase considerando 5 sítios acoplados em forma de anel e migração com dependência negativa da densidade. (a) $X_t = (x_t^1, x_t^2, x_t^3, x_t^4, x_t^5)$ vs t . (b) x_t^1 vs x_t^2 . (i) $m = 0, 1$. (ii) $m = 0, 3$. (iii) $m = 0, 6$. (iv) $m = 0, 98$.

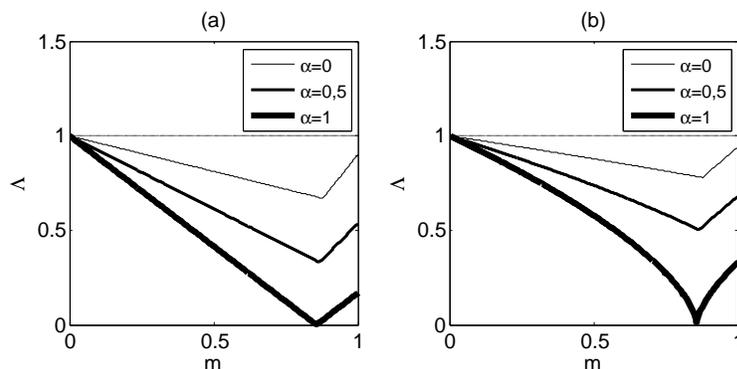


Figura 3.14: Comportamento típico do quantificador Λ para 3 valores diferentes do coeficiente de acoplamento. (a) Migração independente da densidade. (b) Migração com dependência positiva da densidade. O fato da migração ser dependente da densidade diminui a região de estabilidade. Além disso, o aumento no valor do coeficiente de acoplamento exerce um efeito positivo na estabilidade das trajetórias sincronizadas.

Observe que a dependência da densidade apresenta um papel importante na dinâmica sincronizada. Esse simples mecanismo de densidade dependente impõe restrições na região de estabilidade de atratores sincronizados quando comparados com o caso de migração independente da densidade e, portanto, a dinâmica não sincronizada é mais comum e favorece a sobrevivência da metapopulação ao reduzir o risco de extinção global [20].

3.6 Migração Dependente do Tempo e da Densidade

Nesta seção, analisaremos os comportamentos do modelo considerando que a migração é dependente da densidade ou do tempo. Para isso, consideramos que a matriz Γ é diagonalizável, portanto, a matriz $B = I - \Gamma$ também é diagonalizável. Desse modo, existe uma matriz inversível Q , de ordem $d \times d$, tal que (3.7) pode ser escrita na forma

$$B = Q \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sigma_1 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & \sigma_{d-1} \end{pmatrix} Q^{-1}, \quad (3.36)$$

onde σ_i , $i = 1, \dots, d$, é o conjunto dos autovalores da matriz $B = I - \Gamma$. Assim, $H_{\varphi'_t(f(x_t^s))}$ dada em (3.8) pode ser escrita na forma

$$H_{\varphi'_t(f(x_t^s))} = Q \begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 - \sigma_1 \varphi'_t(f(x_t^s)) & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & 1 - \sigma_{d-1} \varphi'_t(f(x_t^s)) \end{pmatrix} Q^{-1}. \quad (3.37)$$

Portanto, o estudo da estabilidade de perturbações transversais ao atrator sincronizado fica reduzido à evolução de uma matriz diagonal, e o quantificador Λ dado em (3.13) pode ser escrito como

$$\Lambda(x_0^s, m_0) = \max_{i=1, \dots, d-1} (\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(1 - \varphi'_{\tau-1}(f(x_{\tau-1}^s))\sigma_i) \cdot \dots \cdot (1 - \varphi'_0(f(x_0^s))\sigma_i)\|). \quad (3.38)$$

Nesse caso, podemos usar o teorema de Birkhoff [17] e tirar a dependência do quantificador Λ dos parâmetros iniciais (x_0^s, m_0) , obtendo

$$\Lambda = \max_{j=1, \dots, d-1} \exp\left(\int_{[0,1] \times [0, \infty]} \ln(|1 - \sigma_j \varphi'(m, x)|) d\rho_{m,x}(m, x)\right), \quad (3.39)$$

onde $\varphi'(m, x)$ é a derivada em relação a x da função $\varphi_t(x) = xm_t(x)$.

3.6.1 Migração Dependente do Tempo

A migração dependente do tempo é observada em uma série de espécies na natureza tais como populações de pássaros, peixes invertebrados, mamíferos que migram de um determinado habitat a outro devido às mudanças climáticas ocorridas durante o ano. Do ponto de vista epidemiológico, podemos observar o comportamento do fenômeno de sincronização com incidência maior durante o período de inverno em pessoas atingidas pelo vírus da *influenza* [88].

Se a migração for dependente apenas do tempo, temos que $\varphi'_t(x) = m_t$ e a integral em (3.39) pode ser escrita na forma

$$\Lambda = \max_{i=1, \dots, d-1} \exp\left(\int_{[0,1]} \ln |1 - m\sigma_i| d\rho(m)\right). \quad (3.40)$$

A seguir, calculamos a integral acima considerando diferentes distribuições para as taxas de migração.

a) Medida de Dirac no ponto $m_t = m_0$, $t = 0, 1, 2, \dots$, ou seja, a taxa de migração é independente do tempo a cada passo de tempo. Assim,

$$\delta_{m_0} = \begin{cases} 1, & m = m_0; \\ 0, & \text{c.c..} \end{cases} \quad (3.41)$$

Nesse caso, temos que

$$\begin{aligned} \Lambda &= \max_{i=1, \dots, d-1} \exp\left(\int_{[0,1]} \ln |1 - m\sigma_i| \delta_m\right) \\ &= \max_{i=1, \dots, d-1} \exp(\ln |1 - m\sigma_i|) \\ &= \max_{i=1, \dots, d-1} (|1 - m\sigma_i|). \end{aligned} \quad (3.42)$$

Observe que Λ é exatamente igual ao caso de migração independente da densidade apresentado anteriormente.

b) Medida de probabilidade concentrada em dois pontos, m_0 e m_1 . Assim, temos

$$\begin{aligned} \Lambda &= \max_{i=1, \dots, d-1} \exp\left(\int_{[0,1]} \ln |1 - m\sigma_i| \delta_m\right) \\ &= \max_{i=1, \dots, d-1} \exp\left(\frac{\ln |1 - m_0\sigma_i| + \ln |1 - m_1\sigma_i|}{2}\right) \\ &= \max_{i=1, \dots, d-1} \exp(\ln(|1 - m_0\sigma_i| \cdot |1 - m_1\sigma_i|)^{\frac{1}{2}}) \\ &= \max_{i=1, \dots, d-1} (|1 - m_0\sigma_i| \cdot |1 - m_1\sigma_i|)^{\frac{1}{2}}. \end{aligned} \quad (3.43)$$

Nesse caso, o valor de Λ é uma média geométrica que considera as duas taxas de migração.

c) Medida de probabilidade concentrada em p pontos, m_0, m_1, \dots, m_{p-1} . Assim, podemos proceder de maneira análoga ao caso da migração concentrada em dois pontos e obter

$$\Lambda = \max_{i=1, \dots, d-1} (|1 - m_0\sigma_i| \cdot \dots \cdot |1 - m_{p-1}\sigma_i|)^{\frac{1}{p}}, \quad (3.44)$$

e o valor de Λ é uma média geométrica que considera os p valores das taxas de migração.

d) Distribuição uniforme, ou seja, a probabilidade da taxa de migração assumir qualquer valor num determinado intervalo é proporcional ao tamanho do intervalo. Nesse caso, a função densidade de probabilidade é dada por

$$p(m) = \begin{cases} p_1 = 0, & 0 \leq m < a; \\ p_2 = \frac{1}{b-a}, & a \leq m < b; \\ p_3 = 0, & b \leq m < c. \end{cases}$$

Assim, obtemos que $\rho_{m_t}(m) = \int_a^b p(m) dm = \int_a^b \frac{1}{b-a} dm = 1$, ou seja, $\rho_{m_t}(m)$ é ergódica. Além disso,

$$\Lambda = \max_{i=1, \dots, d-1} \exp\left(\frac{1}{b-a} \int_{[a,b]} \ln |1 - m\sigma_i| dm\right). \quad (3.45)$$

Portanto, o valor de Λ é uma integral de Riemann e podemos calcular o seu valor analiticamente dividindo a integral em duas partes.

Parte 1: $m < \frac{1}{\sigma_i}$. Observe que

$$\begin{aligned} \int_{[0,1]} \ln(1 - m\sigma_i) d\rho_g(m) &= -\frac{1}{\sigma_i} (((1 - m\sigma_i)\ln(1 - m\sigma_i)) - (1 - m\sigma_i)) \Big|_a^b \\ &= -\frac{1}{\sigma_i} ((\ln(1 - b\sigma_i)^{(1-b\sigma_i)}) - (\ln(1 - a\sigma_i))^{(1-a\sigma_i)} + (b-a)\sigma_i) \\ &= \ln\left(\frac{(1-a\sigma_i)^{(1-a\sigma_i)}}{(1-b\sigma_i)^{(1-b\sigma_i)}}\right)^{\frac{1}{\sigma_i}} - (b-a). \end{aligned} \quad (3.46)$$

Portanto,

$$\begin{aligned} \Lambda &= \max_{i=1, \dots, d-1} \exp\left(\frac{1}{b-a} \left(\ln\left(\frac{(1-a\sigma_i)^{(1-a\sigma_i)}}{(1-b\sigma_i)^{(1-b\sigma_i)}}\right)^{\frac{1}{\sigma_i}} - (b-a)\right)\right) \\ &= \frac{1}{e} \left(\frac{(1-a\sigma_i)^{(1-a\sigma_i)}}{(1-b\sigma_i)^{(1-b\sigma_i)}}\right)^{\frac{1}{\sigma_i(b-a)}}. \end{aligned} \quad (3.47)$$

Parte 2: $m > \frac{1}{\sigma_i}$. Procedendo de maneira análoga a parte 1, obtemos

$$\Lambda = \max_{i=1, \dots, d-1} \frac{1}{e} \left(\frac{(b\sigma_i - 1)^{(b\sigma_i - 1)}}{(a\sigma_i - 1)^{(a\sigma_i - 1)}}\right)^{\frac{1}{\sigma_i(b-a)}}. \quad (3.48)$$

Assim,

$$\Lambda = \begin{cases} \max_{i=1, \dots, d-1} \frac{1}{e} \left(\frac{(1-a\lambda_i)^{(1-a\lambda_i)}}{(1-b\lambda_i)^{(1-b\lambda_i)}}\right)^{\frac{1}{\lambda_i(b-a)}}, & \text{se } 0 \leq m < \frac{1}{\lambda_i}; \\ \max_{i=1, \dots, d-1} \frac{1}{e} \left(\frac{(b\lambda_i - 1)^{(b\lambda_i - 1)}}{(a\lambda_i - 1)^{(a\lambda_i - 1)}}\right)^{\frac{1}{\lambda_i(b-a)}}, & \text{se } \frac{1}{\lambda_i} \leq m \leq 1. \end{cases} \quad (3.49)$$

e) Distribuição dada pelo mapeamento logístico: $m_{t+1} = 4m_t(1 - m_t)$. Nesse caso,

$$\rho(m) = \int_0^1 \frac{dm}{\pi \sqrt{m(1-m)}}. \quad (3.50)$$

Portanto,

$$\begin{aligned}\Lambda &= \max_{i=1,\dots,d-1} \exp\left(\int_{[0,1]} \ln |1 - m\sigma_i| d\rho(m)\right) \\ &= \max_{i=1,\dots,d-1} \exp\left(\int_{[0,1]} \frac{\ln |1 - m\sigma_i|}{\pi\sqrt{m(1-m)}} dm\right).\end{aligned}\quad (3.51)$$

A Figura 3.15 mostra as diferentes regiões de sincronização e os valores do maior número transversal de Lyapunov em função da taxa de migração. O fator de migração temporal muda consideravelmente as regiões de sincronização (Figura 3.15 (b) e (c)), quando comparadas ao caso de migração sem dependência temporal (Figura 3.15 (a)). Podemos observar que pouca interação entre os sítios, diminui a estabilidade das trajetórias sincronizadas. Por outro lado, migrações intermediárias possuem um efeito oposto fazendo a metapopulação sincronizar.

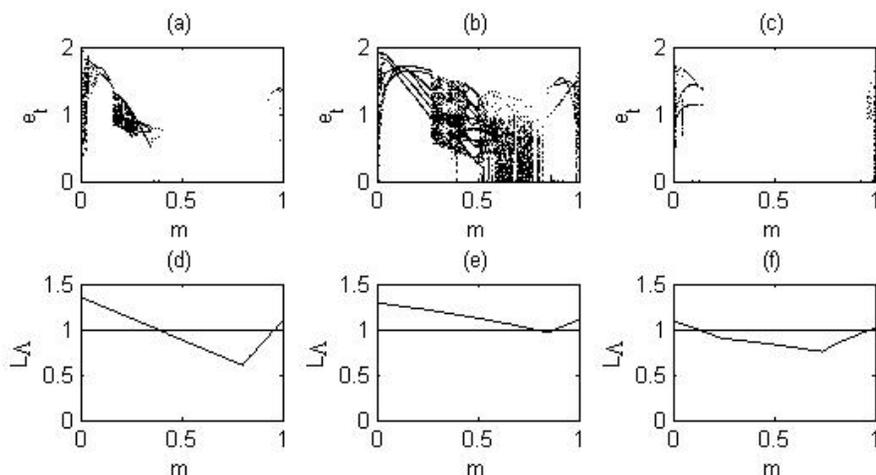


Figura 3.15: Erro de sincronização ((a), (b), (c)) e respectivo maior número transversal de Lyapunov ((d), (e), (f)). Dinâmica local dada pela função exponencial logística e metapopulação com 5 populações. (a) migração concentrada num ponto. (b) migração de período 3: $m_0 = 0, 1$, $m_1 = 0, 1$ e $m_2 = m$. (c) migração de período 3: $m_0 = 0, 1$, $m_1 = 0, 9$ e $m_2 = m$.

A Tabela 3.1 mostra diferentes regras de migração e os valores do quantificador Λ . Em todos os casos, as taxas de migração estão distribuídas em torno de $m = 0,3$. Observe que o quantificador Λ não muda significativamente o seu valor. Isso significa que a estabilidade de trajetórias sincronizadas no modelo com migração dependente da densidade pode ser dada através da migração média.

	Ponto Fixo	Período 2	Período 4	Uniforme	Uniforme	Uniforme
m	0.3	0,2 e 0,4	0,15; 0,25; 0,35 e 0,45	[0,2; 0,4]	[0,1; 0,5]	[0; 0,6]
Λ	0,7927	0,78968	0,78892	0,7916	0,7887	0,7835

Tabela 3.1: Quantificador Λ para taxas de migração distribuídas em torno de $m = 0, 3$. Os valores do quantificador Λ não mudam significativamente o seu valor.

3.7 Dinâmica Local dada pelo Modelo SIS

Em modelos epidemiológicos, geralmente tem-se como objetivo analisar o comportamento do equilíbrio livre de doença, ou seja, no caso de um modelo SIS, queremos analisar a estabilidade do ponto $E_0 = (S^*, 0)$, onde S^* representa o número de indivíduos suscetíveis. Ao considerarmos uma rede conectada por processo migratório, observamos que esse equilíbrio não é desestabilizado quando o modelo local converge para o equilíbrio livre de doença. Sendo assim, a rede acaba não exercendo influência sobre esse equilíbrio. Por outro lado, ao considerarmos que os parâmetros do modelo SIS em cada sítio são diferentes, ou seja, diferentes dinâmicas locais para os sítios, observamos alguns fatores interessantes que a rede acoplada exerce sobre a dinâmica local de cada sítio e que será apresentado a seguir.

Considerando uma rede de populações com 2 sítios cuja dinâmica local é dada pelo modelo SIS apresentado no capítulo 2 e acopladas por processo migratório. Denotando por S_t^i o número de indivíduos suscetíveis, I_t^i o número de indivíduos infectados, T_t^i o número total de indivíduos no sítio i , podemos escrever o seguinte sistema de equações para descrever a dinâmica entre os dois sítios

$$\begin{aligned}
S_{t+1}^1 &= (1 - m_S)f_1(S_t^1, I_t^1) + m_S f_2(S_t^2, I_t^2) \\
I_{t+1}^1 &= (1 - m_I)g_1(S_t^1, I_t^1) + m_I g_2(S_t^2, I_t^2) \\
S_{t+1}^2 &= (1 - m_S)f_2(S_t^2, I_t^2) + m_S f_1(S_t^1, I_t^1) \\
I_{t+1}^2 &= (1 - m_I)g_2(S_t^2, I_t^2) + m_I g_1(S_t^1, I_t^1),
\end{aligned} \tag{3.52}$$

onde m_S é a fração de migração de indivíduos suscetíveis e m_I é a fração de migração de indivíduos infectados a cada passo de tempo t . Além disso,

$$\begin{aligned}
f_i(S_t^i, I_t^i) &= T_t^i \exp(r(1 - T_t^i)) + \gamma e^{-\alpha_i \frac{I_t^i}{T_t^i}} S_t^i + \gamma(1 - \sigma_i) I_t^i, \\
g_i(S_t^i, I_t^i) &= \gamma(1 - e^{-\alpha_i \frac{I_t^i}{T_t^i}}) S_t^i + \gamma \sigma_i I_t^i,
\end{aligned} \tag{3.53}$$

onde $i = 1, 2$.

Observe que a taxa de crescimento populacional em cada sítio (r), assim como a taxa de mortalidade (γ) para cada sítio são as mesmas. A principal consideração feita sobre os dois sítios é que as taxas de transmissão da doença em cada sítio, α_1 e α_2 , e as taxas que os indivíduos se recuperam, σ_1 e σ_2 , não necessariamente são as mesmas. Além disso, os dois sítios estão acoplados por processo migratório com dispersão simétrica, ou seja, a fração de indivíduos que migra do sítio 1 ao sítio 2 é a mesma que migra do sítio 2 ao sítio 1. Essa condição de simetria é imposta para os dois sítios possuírem o mesmo equilíbrio livre de doença, ou seja, $E_0 = (S^*, 0, S^*, 0)$. Assim como no caso de uma população, queremos encontrar o número reprodutivo básico que nos traz informações sobre o equilíbrio livre de doença. Linearizando o sistema de equações (3.52) em torno de E_0 , a matriz Jacobiana aplicada em E_0 é dada por

$$J(E_0) = \begin{pmatrix} (1 - m_S)\gamma & \theta_1 & m_S\gamma & m_S\gamma(-\alpha_2 + (1 - \sigma_2)) \\ 0 & (1 - m_I)(\alpha_1 + \sigma_1)\gamma & 0 & m_I\gamma(\sigma_2 + \alpha_2) \\ m_S\gamma & m_S\gamma(-\alpha_1 + (1 - \sigma_1)) & (1 - m_S)\gamma & \theta_2 \\ 0 & m_I\gamma(\sigma_1 + \alpha_1) & 0 & (1 - m_I)(\alpha_2 + \sigma_2)\gamma \end{pmatrix}, \tag{3.54}$$

onde $\theta_i = (1 - m_S)(-\alpha_i + (1 - \sigma_i))\gamma$, $i = 1, 2$.

Denotando por \mathcal{R}_1 e \mathcal{R}_2 os números reprodutivos básicos dos sítios 1 e 2, respectivamente, ou seja, $\mathcal{R}_1 = \gamma(\alpha_1 + \sigma_1)$ e $\mathcal{R}_2 = \gamma(\alpha_2 + \sigma_2)$. Os autovalores da matriz Jacobiana acima são dados por $\lambda_1 = \gamma$, $\lambda_2 = \gamma(1 - 2m_S)$, $\lambda_3 = (1 - m_I) \frac{\mathcal{R}_1 + \mathcal{R}_2}{2} + \frac{\sqrt{(\mathcal{R}_1 - \mathcal{R}_2)^2(1 - m_I)^2 + 4m_I^2\mathcal{R}_1\mathcal{R}_2}}{2}$ e $\lambda_4 = (1 - m_I) \frac{\mathcal{R}_1 + \mathcal{R}_2}{2} - \frac{\sqrt{(\mathcal{R}_1 - \mathcal{R}_2)^2(1 - m_I)^2 + 4m_I^2\mathcal{R}_1\mathcal{R}_2}}{2}$. Observe que $|\lambda_1| < 1$ e $|\lambda_2| < 1$, além disso, $|\lambda_3| < |\lambda_4|$. Portanto, podemos definir o seguinte número reprodutivo básico para o modelo epidemiológico composto por 2 sítios

$$\mathcal{R}_0 = |\lambda_3|. \tag{3.55}$$

- Se $\mathcal{R}_0 < 1$, então as soluções $(S_t^1, I_t^1, S_t^2, I_t^2) \rightarrow (S^*, 0, S^*, 0)$, ou seja, o equilíbrio livre da doença.
- Se $\mathcal{R}_0 > 1$, então as soluções $(S_t^1, I_t^1, S_t^2, I_t^2) \rightarrow (\bar{S}, \bar{I}, \bar{S}, \bar{I})$, ou seja, o equilíbrio endêmico.

Observe que se $m_I = 0$, temos $\lambda_3 = \gamma(\sigma_2 + \alpha_2)$ e $\lambda_4 = \gamma(\sigma_1 + \alpha_1)$. Ou seja, quando os sítios estão isolados, \mathcal{R}_0 corresponde ao sítio com maior taxa de transmissão da doença. Se $\alpha := \alpha_1 = \alpha_2$ e $\sigma := \sigma_1 = \sigma_2$, obtemos que $\mathcal{R}_0 = \gamma(\alpha + \sigma)$ que é exatamente o valor do número reprodutivo básico de um sítio isolado. Em outras palavras, se a taxa de transmissão da doença e a taxa que os indivíduos se recuperam de ambos os sítios forem as mesmas, a migração não altera o comportamento da dinâmica local de cada sítio.

Na figura 3.16 mostram-se os valores do número reprodutivo básico em função da taxa de migração de infectados. Ao considerarmos os dois sítios idênticos e com diferentes taxas de transmissão da doença, observamos que a troca de indivíduos infectados entre sítios faz o número reprodutivo básico diminuir seu valor. Além disso, dependendo da taxa de migração e da taxa de transmissão, um sítio propício a ter infecção ao estar isolado pode extingui-la devido ao processo migratório (ver Figura 3.17).

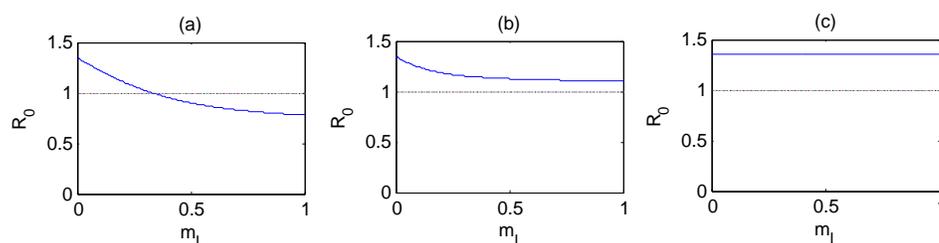


Figura 3.16: Número reprodutivo básico para dois sítios acoplados por processo migratório com dispersão simétrica. Considera-se $\sigma = 0,5$, $\gamma = 0,9$. (a) $\alpha_1 = 1$ e $\alpha_2 = 0,1$. Portanto, $\mathcal{R}_1 = 1,35$ e $\mathcal{R}_2 = 0,54$. (b) $\alpha_1 = 1$ e $\alpha_2 = 0,5$. Portanto, $\mathcal{R}_1 = 1,35$ e $\mathcal{R}_2 = 0,9$. (c) $\alpha_1 = 1$ e $\alpha_2 = 1$. Portanto, $\mathcal{R}_1 = 1,35$ e $\mathcal{R}_2 = 1,35$.

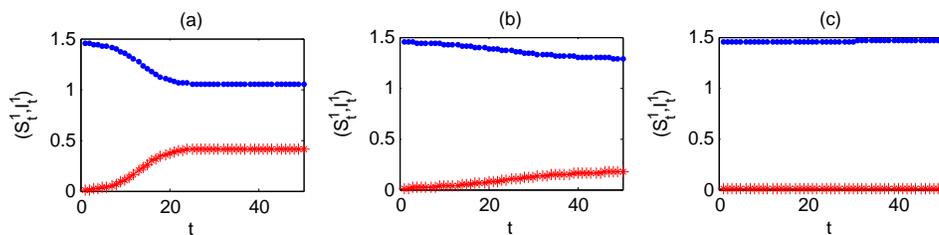


Figura 3.17: População de suscetíveis e infectados vs t . S_t^1 (azul.) e I_t^1 (vermelho*). Considera-se $\sigma = 0,5$, $\gamma = 0,9$, $r = 5$, $\alpha_1 = 1$ e $\alpha_2 = 0,1$. O valor T_t converge para $S^* = 1,46$. Considera-se uma condição inicial positiva próximo a $E_0 = (S^*, 0, S^*, 0)$. (a) $m = 0,01$ e $\mathcal{R}_0 = 1,336$. (b) $m = 0,2$ e $\mathcal{R}_0 = 1,222$. (c) $m = 0,5$ e $\mathcal{R}_0 = 0,945$.

3.8 Discussão

Neste capítulo, apresentamos um modelo metapopulacional composto por sítios espacialmente distribuídos e conectados por processo migratório. A cada geração, ocorrem dois processos: dinâmica local e migração entre os sítios. As dinâmicas locais são governadas por famílias de funções logísticas e o processo migratório pode depender da densidade de cada sítio e do tempo. O modelo é construído de modo que o estado sincronizado (todas as populações evoluindo com a mesma densidade) seja solução do sistema. Para isso, impõem-se algumas simetrias no sistema, tais como: a função responsável pela dinâmica local de cada sítio é a mesma e a matriz que rege o acoplamento entre os sítios é duplamente estocástica. Além disso, a dinâmica populacional no estado sincronizado é dada exatamente pela dinâmica local de cada sítio, ou seja, toda a metapopulação evolui com o mesmo comportamento de um sítio isolado no estado sincronizado.

Através do processo de linearização, obtemos condições suficientes para o estado sincronizado ser localmente estável, ou seja, quando densidades populacionais próximas a esse estado são atraídas para ele. Essa análise é feita através do processo de linearização onde calcula-se a matriz Jacobiana do sistema de equações do modelo metapopulacional. A partir da matriz Jacobiana, calculam-se os números transversais de Lyapunov que fornecem um critério de estabilidade para as soluções sincronizadas (Teorema 3.1). O critério é dado pelo produto de dois parâmetros: o número de Lyapunov, L , que depende da dinâmica local e um quantificador, Λ , que depende de todo processo de dispersão. Quando a migração

é independente da densidade, Λ é simplesmente o autovalor subdominante da matriz H_m , como mostrado na equação 3.26. Nesse caso, o quantificador Λ é inferior a 1. Portanto, quando a dinâmica local de cada sítio for um ponto de equilíbrio ou um ciclo periódico, temos que o número de Lyapunov também é inferior a 1, implicando que trajetórias sincronizadas cuja dinâmica local resulta num ponto fixo serão sempre estáveis. Por outro lado, quando a dinâmica local for caótica, o número de Lyapunov será superior a 1 e a estabilidade de soluções sincronizadas depende das taxas de migração e do número de sítios, como pode ser observado na Figura 3.5.

O caso de migração dependente da densidade, onde o movimento entre os sítios ocorre se a densidade dos sítios estiver acima ou abaixo de um valor limite, apresenta grande influência nas regiões de estabilidade de trajetórias sincronizadas. Nesse caso, o quantificador Λ é dado por $\Lambda = (\text{sub}(H_m))^{\rho(E_z)}$, onde $\text{sub}(H_m)$ é o autovalor subdominante de H_m e $\rho(E_z)$ representa a frequência relativa que uma órbita de um sítio está acima ou abaixo de um limiar z , isso faz com que a potência $(\text{sub}(H_m))^{\rho(E_z)}$ reduza seu valor em relação ao valor $\text{sub}(H_m)$. Em outras palavras, os casos com migração positiva ou negativa da densidade reduzem as regiões de estabilidade quando comparadas ao caso de migração independente da densidade (ver Figuras 3.5, 3.10 e 3.12).

O caso de migração dependente do tempo também mostra os efeitos gerados na metapopulação. O quantificador Λ resulta numa média geométrica no caso das taxas de migração serem periódicas (expressão 3.44). No caso da migração estar uniformemente distribuída num determinado intervalo, o quantificador Λ depende do tamanho desse intervalo (expressão 3.49). Além disso, pouca interação entre os sítios diminui as chances de sincronização (Figura 3.15), enquanto taxas de migração distribuídas em torno de uma média não mudam significativamente os valores do quantificador Λ (Tabela 3.1).

4 SISTEMA METAPOPOPULACIONAL COM SÍTIOS DISTRIBUÍDOS EM DUAS ESCALAS GEOGRÁFICAS

Neste capítulo, apresentamos um modelo composto por sítios distribuídos em duas escalas geográficas. O meio é assumido ser fragmentado de modo que grupos de sítios, ou conglomerados, conectados por dispersão de curta distância são formados. Supomos que esses grupos de sítios estão longe para admitir conexões por dispersão de curta distância, portanto, dispersão de longo alcance é responsável por estabelecer conexões entre os sítios que estão em diferentes grupos e muito distantes para serem conectados por dispersão de curta distância. Nosso interesse é analisar o fenômeno de sincronização. A sincronização é alcançada se todos os grupos evoluem com a mesma densidade populacional, sendo que os correspondentes sítios em cada grupo não necessariamente possuem o mesmo número de indivíduos. A análise é feita linearizando-se as equações do modelo ao redor de trajetórias sincronizadas e decompondo-se os vetores de perturbação em componentes nas variedades sincronizada e transversal a ele, obtendo-se um critério para a sua estabilidade local. Tal critério é obtido a partir da decomposição por blocos da matriz Jacobiana [12, 66] que apresenta um papel fundamental no estudo do estado sincronizado. Um dos blocos corresponde à matriz variacional das equações que ditam a dinâmica das trajetórias sincronizadas, enquanto os demais blocos correspondem às direções transversais e ditam a sua estabilidade assintótica local.

A Figura 4.1 ilustra os diferentes comportamentos que o modelo pode apresentar. Em (a), ocorre uma sincronização total, onde todos os sítios em todos os grupos evoluem com a mesma densidade. Em (b), ocorre sincronização entre os grupos de sítios. Em (c), apesar de ocorrer uma sincronização entre os sítios que compõem um grupo, não ocorre sincronização entre os grupos de sítios. Em (d), cada sítio possui um valor distinto e também não ocorre sincronização.

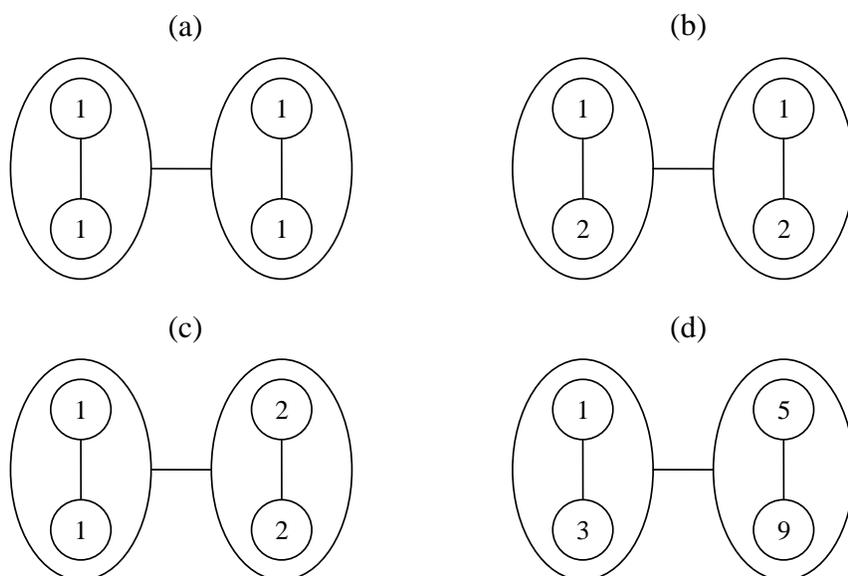


Figura 4.1: Figura ilustrativa dos comportamentos do modelo metapopulacional, com dois grupos compostos por dois sítios em cada grupo. (a) Sincronização total. (b) Sincronização entre os grupos de sítios. (c) Apesar dos sítios em cada grupo sincronizarem, não ocorre sincronização. (d) Não ocorre sincronização.

4.1 Modelo Metapopulacional

Nosso modelo metapopulacional é composto de idênticos sítios espacialmente distribuídos em duas escalas geográficas. Na escala global, a unidade básica é o grupo de sítios e indivíduos migram entre eles. Na escala local, a unidade básica é o sítio e os indivíduos migram entre os sítios e entre os grupos de sítios. A cada geração, consideramos que existem 3 processos envolvidos na dinâmica populacional: a) a dinâmica local, que consiste de reprodução e sobrevivência e depende da escolha da função para calcular a densidade de cada sítio; b) a dispersão de indivíduos entre os sítios da escala local por processo de dispersão de curta distância; e c) a dispersão de indivíduos entre os grupos por processo de dispersão de longo alcance.

4.1.1 Modelo Metapopulacional na Escala Local

Começamos descrevendo a dinâmica populacional na escala local, ou seja, a dinâmica em cada grupo. Nesse caso, a metapopulação é uma coleção de d sítios conectados por dispersão de curta distância como em [3, 20, 79] e descrita no capítulo anterior, ou seja, a dinâmica local de cada sítio é dada por uma função f de classe C^1 em $[0, \infty)$ e indivíduos migram entre os sítios. Assim, podemos escrever o seguinte sistema de equações para a dinâmica local de cada grupo

$$x_{t+1}^i = (1 - m)f(x_t^i) + \sum_{k=1}^d \gamma_{ik} m f(x_t^k), \quad i = 1, 2, \dots, d, \quad (4.1)$$

onde x_t^i representa a densidade populacional do sítio i no passo de tempo t , γ_{ki} é a fração de indivíduos que migra do sítio i para o sítio k , $i = 1, 2, \dots, d$, $t = 1, 2, \dots$. Para uma melhor descrição do modelo, não consideramos que a fração de migração m tenha dependência da densidade de cada sítio ou dependências temporais.

4.1.2 Modelo Metapopulacional em Duas Escalas Geográficas

O modelo metapopulacional em duas escalas geográficas é composto de n grupos iguais de sítios, onde cada grupo possui d sítios, totalizando nd sítios. Denotamos por x_t^{ji} o número de indivíduos no sítio i do grupo j no passo de tempo t , para todo $j = 1, 2, \dots, n$, $i = 1, 2, \dots, d$, $t = 0, 1, \dots$. A distribuição de indivíduos no grupo j é descrita pelo vetor $\mathbf{x}_t^j = (x_t^{j1}, x_t^{j2}, \dots, x_t^{jd}) \in R^d$. Supomos que ocorre a dinâmica local em cada sítio e indivíduos migram primeiramente por processo de dispersão de curta distância e em seguida por processo de dispersão de longo alcance. Portanto, a migração local antecede dispersão regional. Definimos a seguinte função vetorial $\mathbf{f} : R_+^d \rightarrow R_+^d$ para descrever o processo de dinâmica local em cada grupo de sítios

$$\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^j) = \begin{pmatrix} f(x_t^{j1}) - m f(x_t^{j1}) + \sum_{k=1}^d \gamma_{1k} m f(x_t^{jk}) \\ f(x_t^{j2}) - m f(x_t^{j2}) + \sum_{k=1}^d \gamma_{2k} m f(x_t^{jk}) \\ \vdots \\ f(x_t^{jd}) - m f(x_t^{jd}) + \sum_{k=1}^d \gamma_{dk} m f(x_t^{jk}) \end{pmatrix}. \quad (4.2)$$

A função acima descreve o processo de dinâmica local em cada sítio e o processo de migração entre eles. Portanto, na falta de dispersão entre os grupos de sítios, a dinâmica de cada grupo pode ser escrita como

$$\mathbf{x}_{t+1}^j = \mathbf{f}(\mathbf{x}_t^j), \quad j = 1, 2, \dots, n, \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad (4.3)$$

Por simplicidade, denotamos o vetor $\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^j)$ por $(y_t^{j1}, y_t^{j2}, \dots, y_t^{jd}) \in R^d$. Portanto, depois da dinâmica local em cada grupo, a densidade populacional em cada sítio é dada por y_t^{ji} . Essa consideração serve para uma melhor construção do modelo, temos x_t^{ji} indivíduos em cada sítio e y_t^{ji} depois da dinâmica local em cada grupo de sítios. Observe que cada variável y_t^{ji} depende de cada x_t^{ji} , para $i = 1, 2, \dots, d$, ou seja, $y_t^{ji}(x_t^{j1}, x_t^{j2}, \dots, x_t^{jd})$.

Descrevemos agora o processo de dispersão de longo alcance entre os grupos de sítios. Consideramos que uma fração de migração μ_{ji} migra do sítio i do grupo j , $0 \leq \mu_{ji} \leq 1$, $i = 1, 2, \dots, d, j = 1, 2, \dots, n$. Portanto, o número de indivíduos que partem do sítio i do grupo j no passo de tempo t é $y_t^{ji} \mu_{ji}$. Desses indivíduos, somente uma fração migrará para o grupo j . Esse processo é governado por uma matriz não negativa C de dimensão $n \times n$, satisfazendo $\sum_{j=1}^n c_{jl} = 1$ e $c_{ll} = 0$, para todo $l = 1, 2, \dots, n$. Portanto, a densidade de indivíduos que parte do sítio i do grupo j e chega no grupo vizinho l é dada por $c_{lj} \mu_{ji} y_t^{ji}$. Considerando o sítio k do grupo l como o destino final desses migrantes, somente parte deles farão parte do sítio k com proporção w_{ki}^{lj} . Esse processo de distribuição de migrantes sobre os sítios do novo grupo é governado pela matriz W de dimensão $d \times d$, com entradas w_{ki}^{lj} , com $0 \leq w_{ki}^{lj} \leq 1$, para todo $i, k = 1, 2, \dots, d$ (ver Figura 4.2).

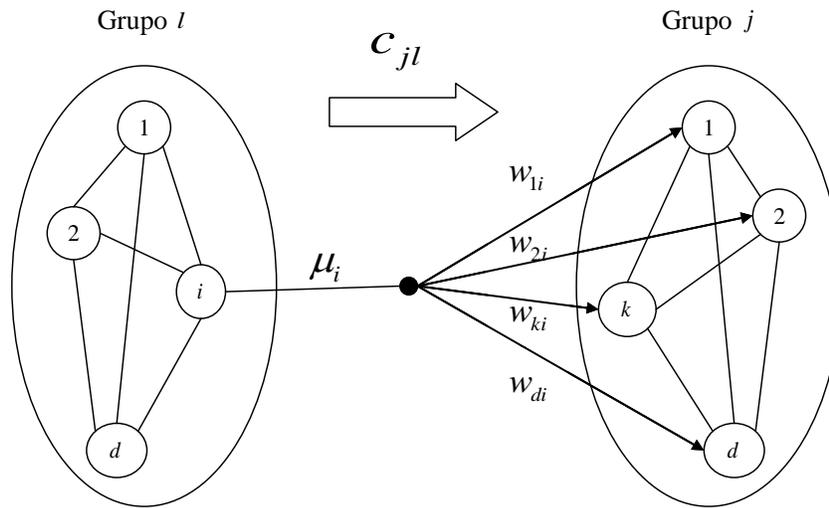


Figura 4.2: Processo de dispersão de longa distância. Uma fração de indivíduos μ_i parte do sítio i do grupo l . Desses indivíduos, uma fração c_{jl} migrará para o grupo j e somente parte deles se estabelecerão no sítio k com proporção w_{ki} , $i, k = 1, 2, \dots, d$, $j, l = 1, 2, \dots, n$. Portanto, a fração de indivíduos que parte do sítio i do grupo l e chega no sítio k no grupo j é $c_{jl}w_{ki}\mu_i$.

Adicionando todas as contribuições de todos os sítios dos grupos l no grupo j , temos que

$$\begin{aligned}
 x_{t+1}^{j1} &= y_t^{j1} - \mu_{j1}y_t^{j1} + c_{j1}(w_{11}^{j1}\mu_{11}y_t^{11} + w_{12}^{j1}\mu_{12}y_t^{12} + \dots + w_{1d}^{j1}\mu_{1d}y_t^{1d}) + \\
 &\quad c_{j2}(w_{11}^{j2}\mu_{21}y_t^{21} + w_{12}^{j2}\mu_{22}y_t^{22} + \dots + w_{1d}^{j2}\mu_{23}y_t^{2d}) + \dots + \\
 &\quad c_{jn}(w_{11}^{jn}\mu_{n1}y_t^{n1} + w_{12}^{jn}\mu_{n2}y_t^{n2} + \dots + w_{1d}^{jn}\mu_{nd}y_t^{nd}), \\
 x_{t+1}^{j2} &= y_t^{j2} - \mu_{j2}y_t^{j2} + c_{j1}(w_{21}^{j1}\mu_{11}y_t^{11} + w_{22}^{j1}\mu_{12}y_t^{12} + \dots + w_{2d}^{j1}\mu_{13}y_t^{1d}) + \\
 &\quad c_{j2}(w_{21}^{j2}\mu_{21}y_t^{21} + w_{22}^{j2}\mu_{22}y_t^{22} + \dots + w_{2d}^{j2}\mu_{23}y_t^{2d}) + \dots + \\
 &\quad c_{jn}(w_{21}^{jn}\mu_{n1}y_t^{n1} + w_{22}^{jn}\mu_{n2}y_t^{n2} + \dots + w_{2d}^{jn}\mu_{nd}y_t^{nd}), \\
 &\vdots \\
 x_{t+1}^{jd} &= y_t^{jd} - \mu_{jd}y_t^{jd} + c_{j1}(w_{d1}^{j1}\mu_{11}y_t^{11} + w_{d2}^{j1}\mu_{12}y_t^{12} + \dots + w_{dd}^{j2}\mu_{13}y_t^{1d}) + \\
 &\quad c_{j2}(w_{d1}^{j2}\mu_{21}y_t^{21} + w_{d2}^{j2}\mu_{22}y_t^{22} + \dots + w_{dd}^{j2}\mu_{23}y_t^{2d}) + \dots + \\
 &\quad c_{jn}(w_{d1}^{jn}\mu_{n1}y_t^{n1} + w_{d2}^{jn}\mu_{n2}y_t^{n2} + \dots + w_{dd}^{jn}\mu_{nd}y_t^{nd}).
 \end{aligned} \tag{4.4}$$

O sistema de equações acima pode ser escrito na seguinte forma vetorial

$$\begin{aligned}
\begin{pmatrix} x_{t+1}^{j1} \\ x_{t+1}^{j2} \\ \vdots \\ x_{t+1}^{jd} \end{pmatrix} &= \begin{pmatrix} y_t^{j1} \\ y_t^{j2} \\ \vdots \\ y_t^{jd} \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} \mu_{j1}y^{j1} \\ \mu_{j2}y^{j2} \\ \vdots \\ \mu_{jd}y^{jd} \end{pmatrix} + c_{j1} \begin{pmatrix} w_{11}^{j1} & w_{12}^{j1} & \dots & w_{1d}^{j1} \\ w_{21}^{j1} & w_{22}^{j1} & \dots & w_{2d}^{j1} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ w_{d1}^{j1} & w_{d2}^{j1} & \dots & w_{dd}^{j1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mu_{11}y^{11} \\ \mu_{12}y^{12} \\ \vdots \\ \mu_{1d}y^{1d} \end{pmatrix} + \\
& c_{j2} \begin{pmatrix} w_{11}^{j2} & w_{12}^{j2} & \dots & w_{1d}^{j2} \\ w_{21}^{j2} & w_{22}^{j2} & \dots & w_{2d}^{j2} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ w_{d1}^{j2} & w_{d2}^{j2} & \dots & w_{dd}^{j2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mu_{21}y^{21} \\ \mu_{22}y^{22} \\ \vdots \\ \mu_{2d}y^{2d} \end{pmatrix} + \dots + \\
& c_{jn} \begin{pmatrix} w_{11}^{jn} & w_{12}^{jn} & \dots & w_{1d}^{jn} \\ w_{21}^{jn} & w_{22}^{jn} & \dots & w_{2d}^{jn} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ w_{d1}^{jn} & w_{d2}^{jn} & \dots & w_{dd}^{jn} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \mu_{n1}y^{n1} \\ \mu_{n2}y^{n2} \\ \vdots \\ \mu_{nd}y^{nd} \end{pmatrix}.
\end{aligned} \tag{4.5}$$

Escrevendo $\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^j) = (y_t^{j1}, y_t^{j2}, \dots, y_t^{jd})$, obtemos um sistema com n equações vetoriais cuja dinâmica global é dada por

$$\mathbf{x}_{t+1}^j = \mathbf{f}(\mathbf{x}_t^j) - M_j \mathbf{f}(\mathbf{x}_t^j) + \sum_{l=1}^n c_{jl} W_{jl} M_l \mathbf{f}(\mathbf{x}_t^l), \quad j = 1, 2, \dots, n, \tag{4.6}$$

onde $M_j = \text{diag}(\mu_{j1}, \mu_{j2}, \dots, \mu_{jd})$, e as matrizes W_{jl} possuem suas entradas dadas por w_{ik}^{jl} , $i, k = 1, \dots, d$.

O primeiro termo do lado direito é a quantidade de indivíduos após ocorrer a dinâmica local em cada grupo j ; o segundo termo considera o número de indivíduos que partiram do grupo j ; enquanto o terceiro termo conta todas as contribuições de indivíduos dos grupos vizinhos.

Para o modelo apresentar soluções sincronizadas, precisamos impor algumas simetrias, caso contrário soluções sincronizadas não existiriam e isso inviabilizaria o estudo da estabilidade de soluções sincronizadas. Assim, consideramos que as matrizes M_j e W_{jl} independem do grupo j , ou seja, $M := M_j = \text{diag}(\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_d)$, e $W := W_{jl}$. As entradas

de W são dadas por w_{ik} , $i, k = 1, 2, \dots, d$, ou seja,

$$W = \begin{pmatrix} w_{11} & w_{12} & \dots & w_{1d} \\ w_{21} & w_{22} & \dots & w_{2d} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ w_{d1} & w_{d2} & \dots & w_{dd} \end{pmatrix}. \quad (4.7)$$

Com essas considerações, o sistema de equações dado em (4.6) é escrito na forma

$$\mathbf{x}_{t+1}^j = (I - M)\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^j) + \sum_{l=1}^n c_{jl} W M \mathbf{f}(\mathbf{x}_t^l), \quad j = 1, 2, \dots, n. \quad (4.8)$$

Observe que a equação (4.8) apresenta uma forma similar à equação para uma metapopulação composta com um número arbitrário de sítios (4.1). Além de (4.8) ser dada por n equações vetoriais, a principal diferença está na matriz W . A matriz W é denominada de matriz de distribuição e é de importância central no nosso modelo. A matriz W nos diz como os migrantes do grupo de origem se distribuem no grupo de chegada após a dispersão em longa distância. Observe que a soma de qualquer coluna de W deve ser zero ou um. O caso onde a i -ésima coluna de W é zero significa que o i -ésimo sítio não contribui com a dispersão de longo alcance. Se ocorrer dispersão de longo alcance do sítio i , a i -ésima coluna de W deverá somar 1. Por exemplo, se a i -ésima linha de W é zero então temos o caso onde o sítio i não recebe contribuições do processo de dispersão de longo alcance. Todas as entradas na i -ésima linha de W iguais a 1 representa o caso em que o sítio i recebe todos os migrantes vindos de longas distâncias. Uma distribuição uniforme ocorre quando todas as entradas de W são iguais a $\frac{1}{d}$ (Figura 4.3(a)). Nesse caso, todos os sítios no grupo de origem têm iguais contribuições no processo de dispersão de longo alcance. Além disso, todos os migrantes se distribuem uniformemente em todos os sítios no grupo de chegada. Se W é dada pela matriz identidade, então os indivíduos se distribuem nos sítios de mesmo índice no grupo vizinho (Figura 4.3(b)). Observe que essas considerações sobre como migrantes se distribuem no grupo de origem e de chegada valem independentemente de quais são os grupos de origem e chegada. Modelos mais realísticos poderiam incluir tal dependência, portanto, poderíamos considerar uma família de matrizes de distribuição W_{jl} , $j \neq l = 1, 2, \dots, n$. Em tais modelos, as unidades básicas

(grupos de sítios conectados por dispersão de curta distância) não seriam todas iguais e faltariam algumas simetrias na rede para garantir a existência de sincronismo, que será discutido a seguir.

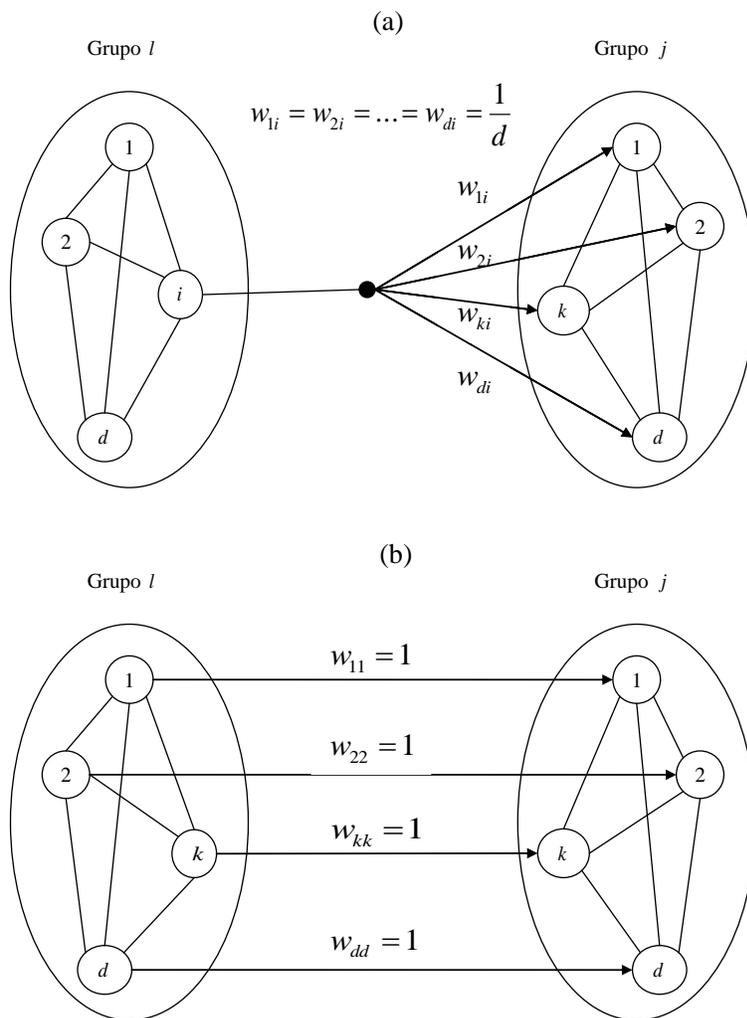


Figura 4.3: Distribuição de indivíduos entre os grupos de sítios. (a) Distribuição uniforme. (b) Distribuição nos sítios de mesmo índice.

4.2 Sincronização e Estabilidade Transversal

Define-se a seguir o estado sincronizado para o modelo metapopulacional com sítios distribuídos em duas escalas e analisa-se a sua estabilidade assintótica transversal. Para fazer essa análise, linearizam-se as equações dadas em (4.8) em torno do estado sincronizado e calculam-se os números de Lyapunov transversais obtendo-se um critério para a estabilidade do estado sincronizado.

Definição. *O estado sincronizado é dado por $\mathbf{S} = \{\mathbf{X}_t^s = (x_t^s, x_t^s, \dots, x_t^s) \in R^{nd} \mid x_t^s = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^d) \in R^d, t = 0, 1, 2, \dots\}$.*

A definição acima significa que ocorre sincronização se a densidade em todos os grupos é a mesma para cada passo de tempo t . Aplicando \mathbf{x}_t^s na equação (4.8), obtemos que soluções sincronizadas existem se considerarmos $\sum_{l=1}^n c_{jl} = 1, j = 1, 2, \dots, n$. Além disso, a dinâmica de cada grupo de sítios no estado sincronizado satisfaz

$$\mathbf{x}_{t+1}^s = (I - M + WM)\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s). \quad (4.9)$$

A solução de (4.9) representa o atrator metapopulacional sincronizado que depende da dinâmica local de cada grupo dada por \mathbf{f} e do processo de migração entre eles. Observe que se W for dada pela matriz identidade, o estado sincronizado é dado pela dinâmica local do grupo de sítios.

Nosso interesse é estudar a estabilidade assintótica do estado sincronizado, ou seja, quando órbitas metapopulacionais que iniciam próximas ao estado sincronizado serão atraídas para ele. Para fazer essa análise, assume-se que a matriz C é diagonalizável e utiliza-se o teorema abaixo que nos permite decompor a matriz Jacobiana de (4.8) em n blocos de dimensão $d \times d$.

Teorema 4.1. *Seja $\mathbf{f}: R^d \rightarrow R^d$ uma função de classe C^1 . Seja C a matriz acoplamento entre os grupos de sítios e diagonalizável, com autovalores $\lambda_j, j = 0, 1, \dots, n-1$. Seja $\Delta_t \in R^{nd}$ uma perturbação do estado sincronizado. Então, existe uma mudança de variáveis da forma $Y_t = P\Delta_t$, onde P é uma matriz inversível de dimensão $nd \times nd$ tal que a*

linearização do sistema (4.8) em torno do estado sincronizado tem a forma

$$\mathbf{Y}_{t+1} = \bigoplus_{j=1}^n [I - M + \lambda_j WM] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \mathbf{Y}_t, \quad (4.10)$$

onde $\mathbf{Y}_t = (Q \otimes I) \Delta_t$, tal que Q é a matriz que diagonaliza C , $D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)$ é a matriz jacobiana do modelo metapopulacional da escala local e \bigoplus representa a soma direta de matrizes, isto é,

$$\bigoplus_{j=1}^n A_j = \begin{pmatrix} A_1 & & \\ & \ddots & \\ & & A_n \end{pmatrix}.$$

Dem.: 1. Linearizando o sistema (4.8) em torno do estado sincronizado $\mathbf{X}_t^s = (\mathbf{x}_t^s, \mathbf{x}_t^s, \dots, \mathbf{x}_t^s) \in R^{nd}$, onde $\mathbf{x}_t^s = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^d) \in R^d$, obtemos a seguinte equação para a evolução da perturbação Δ_t ,

$$\Delta_{t+1} = J(\mathbf{X}_t^s) \Delta_t, \quad (4.11)$$

onde Δ_t é a perturbação transversal e $J(\mathbf{X}_t^s)$ é a matriz jacobiana de dimensão $nd \times nd$ do sistema (4.8) aplicada no estado sincronizado, ou seja,

$$J(\mathbf{X}_t) = \begin{pmatrix} (I - M)D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) & c_{12}MWD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) & \dots & c_{1n}WMD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \\ c_{21}WMD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) & (I - M)D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) & \dots & c_{2n}WMD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ c_{n1}WMD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) & c_{n2}WMD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) & \dots & (I - M)D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \end{pmatrix}.$$

Pela definição de produto de Kronecker¹, a matriz Jacobiana pode ser escrita na forma

$$J(\mathbf{X}_t^s) = I \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) - I \otimes MD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) + C \otimes WMD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s). \quad (4.12)$$

Agora, procedemos com a decomposição em blocos do sistema (4.11). Desde que C é diagonalizável, existe uma matriz Q inversível tal que $\Lambda^* = QCQ^{-1}$, onde $\Lambda^* =$

¹Seja $A = [a_{i,j}]_{i,j=1}^m \in R^{m \times m}$ e $B = [b_{i,j}]_{i,j=1}^n \in R^{n \times n}$, o produto de Kronecker é definido por $A \otimes B = [a_{i,j}B]_{i,j=1}^{mn} \in R^{mn \times mn}$.

$\text{diag}(\lambda_0, \lambda_1, \dots, \lambda_{n-1})$, e λ_j são os autovalores de C , $j = 0, 1, \dots, n-1$. Fazendo a mudança de variáveis $Y_t = (Q \otimes I)\Delta_t$, e considerando (4.11) e (4.12), temos

$$\begin{aligned} Y_{t+1} &= (Q \otimes I)(I \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) - I \otimes MD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) + C \otimes WMD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))\Delta_t \\ &= (Q \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) - Q \otimes MD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) + QC \otimes WMD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))\Delta_t. \end{aligned} \quad (4.13)$$

Mas $\Delta_t = (Q \otimes I)^{-1}Y_t = (Q^{-1} \otimes I)Y_t$, portanto

$$Y_{t+1} = (I \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) - I \otimes MD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) + \Lambda^* \otimes WMD\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))Y_t. \quad (4.14)$$

Pelo fato de $\Lambda^* = \text{diag}(\lambda_0, \lambda_1, \dots, \lambda_{n-1})$, temos a soma direta de matrizes, ou seja,

$$Y_{t+1} = \bigoplus_{j=0}^{n-1} [I - M + \lambda_j WM] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) Y_t. \quad (4.15)$$

A importância do teorema acima reside no fato que a estabilidade do sistema não linear (4.8) pode ser avaliada através dos blocos do sistema linearizado. Observe que a matriz C é duplamente estocástica ($\sum_{j=1}^n c_{jl} = 1$, e $\sum_{l=1}^n c_{jl} = 1$), ou seja, a soma das linhas assim como a soma das colunas da matriz C resultam em 1. Isso implica que $\lambda_0 = 1$ é um autovalor dominante de C por aplicação do teorema de Gershgorin [45]. O bloco correspondendo a tal autovalor é exatamente a matriz variacional do sistema de equações (4.9), que gera o atrator sincronizado. A evolução desse bloco resulta nos números paralelos de Lyapunov e descrevem o comportamento do atrator sincronizado. Enquanto os outros $n-1$ blocos correspondem às direções transversais e fornecem informações sobre a estabilidade local do atrator sincronizado. Desses blocos, calcula-se os números transversais de Lyapunov. Sendo assim, seja o número paralelo de Lyapunov dado por

$$h(\mathbf{x}_0^s) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{0,\tau-1} \cdot \dots \cdot P_{0,1} \cdot P_{0,0}\|^{1/\tau}, \quad (4.16)$$

onde $P_{0,t} = [I - M + WM]D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)$, e seja o maior número transversal de Lyapunov dado por

$$K(\mathbf{x}_0^s) = \max_{j=1, \dots, n-1} \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{j,\tau-1} \cdot \dots \cdot P_{j,1} \cdot P_{j,0}\|^{1/\tau} \right), \quad (4.17)$$

onde $P_{j,t} = [I - M + \lambda_j WM]D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)$, $j = 1, \dots, n-1$.

Denotando a equação (4.9) que gera o atrator sincronizado por \mathbf{g} , ou seja,

$$\mathbf{g}(\mathbf{x}) = (I - M + WM)\mathbf{f}(\mathbf{x}), \quad (4.18)$$

a dinâmica do atrator sincronizado pode ser escrita como

$$\mathbf{x}_{t+1}^s = \mathbf{g}(\mathbf{x}_t^s). \quad (4.19)$$

Seja ρ a medida natural de probabilidade para \mathbf{g} ,

$$\rho = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \delta_{\mathbf{x}_t}, \quad (4.20)$$

onde $\delta_{\mathbf{x}}$ é a função delta de Dirac em \mathbf{x} . Assumindo a integrabilidade $\ln^+ \| [I - W + \lambda_j WM] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \|$ com a ergodicidade da medida natural ρ , podemos aplicar o Teorema Ergódico de Oseledec [22] para garantir a existência e unicidade dos limites definindo h em (4.16) e K em (4.17), a menos de um conjunto de medida ρ nula. O maior número transversal de Lyapunov K nos fornece um critério para a estabilidade transversal do estado sincronizado ($K < 1$). O valor h está associado ao conjunto atrator, e oscilações caóticas do atrator sincronizado são observadas se $h > 1$, enquanto oscilações periódicas se $h < 1$. Esses resultados estão sumarizados no teorema abaixo.

Teorema 4.2. *Seja ρ medida natural de probabilidade de (4.19) e suponha C diagonalizável. Assumindo que $\ln^+ \| [I - W + \lambda_j WM] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) \| \in L^1(\rho)$, $j = 0, 1, \dots, n-1$. Então, o critério para a estabilidade assintótica local de atratores sincronizados gerados por (4.9) para o sistema (4.8) é dado por $K < 1$.*

4.2.1 Sincronização nas Duas Escalas

Um caso particular de sincronização ocorre quando todos os sítios em todos os grupos evoluem com a mesma densidade. Esse modo de sincronização é denominado como sincronização total e mais condições de simetrias devem ser impostas no modelo de modo a esse estado ser solução do sistema de equações metapopulacionais dado em (4.8).

Definição. *O modo de sincronização total é dado por $\mathbf{S} = \{ \mathbf{X}_t^s = (\mathbf{x}_t^s, \mathbf{x}_t^s, \dots, \mathbf{x}_t^s) \in R^{nd} \mid \mathbf{x}_t^s = (x_t^s, x_t^s, \dots, x_t^s) \in R^d, t = 0, 1, 2, \dots \}$.*

Nesse caso, sincronização ocorre se a dinâmica do sistema de equações (4.8) é restrita a uma variedade invariante que é precisamente a diagonal do espaço de fase. Substituindo

$\mathbf{x}_t^j = \mathbf{x}_t^s, j = 1, 2, \dots, n$, em (4.8), obtemos que o modo sincronizado existe se $\sum_{l=1}^n c_{jl} = 1, j = 1, 2, \dots, n$, e $\sum_{k=1}^d \gamma_{ik} = 1, i = 1, 2, \dots, d$. Observe que (4.3) e a definição acima resultam em $\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) = f(x_t^s)\vec{\mathbf{1}}$, onde $\vec{\mathbf{1}} = [1 \ 1 \ \dots \ 1]^T \in R^d$. Portanto, (4.18) e (4.19) resultam em

$$\mathbf{x}_{t+1}^s = f(x_t^s)(I - M + WM)\vec{\mathbf{1}}. \quad (4.21)$$

Observamos que o vetor \mathbf{x}_t^s dado pela equação acima possui todos os componentes iguais se e somente se $\vec{\mathbf{1}}$ é um autovetor da matriz $A = I - M + WM$. Note que as colunas de A somam 1, portanto $\lambda_0 = 1$ é um autovalor de A^T e $\vec{\mathbf{1}}$ é um autovetor associado a ele. Supondo que $A\vec{\mathbf{1}} = \alpha\vec{\mathbf{1}}$ e observando que $(A\vec{\mathbf{1}})^T\vec{\mathbf{1}} = \alpha\vec{\mathbf{1}}^T\vec{\mathbf{1}} = \alpha d$. Por outro lado, temos $(A\vec{\mathbf{1}})^T\vec{\mathbf{1}} = \vec{\mathbf{1}}^T A^T\vec{\mathbf{1}} = \vec{\mathbf{1}}^T\vec{\mathbf{1}} = d$ e, portanto, $\alpha = 1$. Portanto, se $\vec{\mathbf{1}}$ é um autovetor de A , o modo totalmente sincronizado existe e todos os sítios evoluem no tempo de acordo com $x_{t+1}^s = f(x_t^s)$, que é exatamente a equação de um sítio isolado. Em outras palavras, toda a metapopulação está totalmente sincronizada em ambas escalas e sua dinâmica é idêntica a de um sítio isolado.

Estamos interessados em estudar a estabilidade assintótica local do modo com sincronização total. Para isso, usamos o Teorema 4.1 para obtermos a decomposição por blocos e procedemos de maneira análoga ao caso anterior para calcularmos o maior número transversal de Lyapunov. Observe que a matriz variacional $D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)$ de (4.3), aplicada em $\mathbf{x}_t^s = (x_t^s, x_t^s, \dots, x_t^s) \in R^d$, possui suas entradas dadas por

$$\alpha_{ki} = \begin{cases} (1 - m)f'(x_t^s), & \text{se } k = i; \\ \gamma_{ki}mf'(x_t^s), & \text{se } k \neq i, \end{cases}$$

que pode ser escrita como

$$D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) = (I - mB)f'(x_t^s), \quad (4.22)$$

onde $B = I - \Gamma$, e Γ é a matriz de acoplamento entre os sítios de cada grupo. Portanto, $P_{j,t} = (I - M + \lambda_j WM)(I - mB)f'(x_t^s), j = 1, 2, \dots, n - 1$, e obtemos

$$\|P_{j,\tau-1} \cdot \dots \cdot P_{j,1} P_{j,0}\| = \left(\prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t^s)| \right) \|((I - M + \lambda_j WM)(I - mB))^\tau\|. \quad (4.23)$$

Assim, o maior número transversal de Lyapunov é dado por

$$K(x_0^s) = \max_{j=1, \dots, n-1} \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{j, \tau-1} \cdot \dots \cdot P_{j,1} P_{j,0}\|^{1/\tau} \right) = L(x_0^s) \Lambda, \quad (4.24)$$

onde $L(x_0^s) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \left(\prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t^s)| \right)^{1/\tau}$ é o número de Lyapunov de f começando em x_0^s , e Λ é o maior valor dos raios espectrais de $(I - M + \lambda_j WM)(I - mB)$, $j = 1, 2, \dots, n - 1$.

Nesse caso, a medida natural de probabilidade é definida para o mapeamento f . Assumindo a integrabilidade de $\ln^+ |f'(x)|$, podemos aplicar o teorema ergódico de Birkhoff para garantir a existência e unicidade para quase todo x_0^s a menos de um conjunto de medida ρ nula do limite definindo L . Observe que L depende da dinâmica local de cada sítio, enquanto Λ depende do processo migratório em ambas as escalas. Além disso, sincronização caótica nas duas escalas é observada quando $L > 1$ e $\Lambda < \frac{1}{L}$. Sumarizamos o resultado acima no seguinte teorema.

Teorema 4.3. *Seja $f : R \rightarrow R$ uma função de classe C^1 . Sejam C de dimensão $n \times n$ e Γ de dimensão $d \times d$ matrizes duplamente estocásticas com C diagonalizável. Seja ρ medida de probabilidade natural gerada pela equação $x_{t+1} = f(x_t)$. Assumindo que $\ln^+ |f'(x)| \in L^1(\rho)$ e $[1 \ 1 \ \dots \ 1]^T$ autovetor de $A = I - M + WM$. Então, o critério para a estabilidade local de atratores do modo totalmente sincronizado gerado por $x_{t+1} = f(x_t)$ é dado por $K = L\Lambda < 1$.*

4.3 Discussão

Neste capítulo, apresentamos um modelo composto por sítios iguais conectados por dispersão e distribuídos em duas escalas geográficas. Na escala local, a unidade básica é um sítio e indivíduos dispersam por processo de dispersão de curta distância entre os sítios que compõem um grupo ou conglomerado. Na escala regional, a unidade básica é um grupo de sítios e indivíduos dispersam entre essas unidades básicas por processo de dispersão de longo alcance. A evolução do sistema envolve 3 processos: dinâmica local, dispersão entre os sítios que compõem um grupo e dispersão entre os grupos. Os dois primeiros processos podem ser descritos por modelos conhecidos da literatura [3, 20, 86], enquanto o modelo

em duas escalas incorpora o processo de dispersão entre os grupos de sítios. Esse processo considera uma matriz de distribuição, W , que nos informa como os migrantes do grupo de partida são distribuídos no grupo de chegada depois do processo de dispersão de longo alcance. Por exemplo, indivíduos podem se distribuir preferencialmente em determinados sítios ou podem escolher igualmente os sítios que compõem o grupo vizinho.

A partir disso, analisamos o fenômeno de sincronização entre os grupos de sítios. Obtemos um critério analítico para a estabilidade local de trajetórias sincronizadas baseado no cálculo dos números transversais de Lyapunov de atratores na variedade invariante sincronizada. O critério é obtido através do processo de linearização em torno de trajetórias sincronizadas. A decomposição da matriz Jacobiana aplicada no modo sincronizado em blocos (Teorema 4.1) nos permite descrever o comportamento das trajetórias sincronizadas e de sua estabilidade local. O ponto chave é que um dos blocos corresponde a matriz variacional de equações que geram os atratores sincronizados. Desse bloco, calculamos o maior número paralelo de Lyapunov, h , que nos informa o comportamento dos atratores sincronizados, i.e., ciclo periódico ($h < 1$) ou dinâmica caótica ($h > 1$). Os outros blocos correspondem às direções transversais da variedade sincronizada e nos permitem calcular o maior número transversal de Lyapunov, K , que nos informa quando trajetórias que iniciam próximas ao atrator sincronizados serão atraídas por ele, $K < 1$, ou repelidas, $K > 1$ (Teorema 4.2). Um caso de sincronização total onde todos os sítios evoluem com a mesma densidade também é investigado. Nesse caso, o critério é dado pelo produto de dois quantificadores: a taxa de separação média de órbitas de um sítio isolado medido pelo número de Lyapunov, L , e um termo que depende de todo o processo migratório em ambas as escalas (Teorema 4.3). A importância desse resultado está no fato que a estabilidade de soluções sincronizadas depende da dinâmica local e da maneira de como a rede de sítios é formada. Por exemplo, dada uma rede de sítios em duas escalas e uma dinâmica local cujo número de Lyapunov é superior a 1, podemos variar a fração de migração ou a forma de como os sítios estão acoplados de modo que ocorra sincronização no modelo.

5 SIMULAÇÕES NUMÉRICAS DO MODELO EM DUAS ESCALAS

As várias formas de distribuição de indivíduos em diferentes áreas podem induzir populações a diversificados comportamentos e é de extrema importância na preservação e na conservação de espécies. Borboletas fazem a oviposição em áreas menos usadas [28], morcegos migram preferencialmente à determinadas áreas devido a dependência de alimentos [65].

De modo a estudar as diferentes dinâmicas geradas pela migração, sistemas de equações discretas são usadas para modelar metapopulações. O “Coupled Map Lattice” (CML), dispersão entre populações governadas pelas equações logísticas, tem mostrado que dispersão pode ter um efeito estabilizante sobre as trajetórias populacionais ([18, 35, 42, 48]). Isso significa que a trajetória populacional pode tornar-se um ciclo periódico ou um estado de equilíbrio mesmo quando a dinâmica local da população é caótica. Hastings [35] relatou esse efeito estabilizador considerando dispersão simétrica entre as populações, enquanto Doebeli [18] concluiu que esse efeito é mais comum com dispersão assimétrica e é caracterizada por altas taxas de migração. Kendall et al. [42] sintetizaram resultados do modelo CML e ilustraram as diferentes estruturas espaciais que mostram as relações entre duas populações.

Neste capítulo, analisaremos o comportamento da metapopulação com sítios distribuídos em duas escalas geográficas através de simulações numéricas. Nosso principal objetivo é ilustrar o comportamento do modelo considerando diferentes matrizes de distribuição entre os grupos de sítios. A análise do modelo metapopulacional com sítios distribuídos em duas escalas é feita através do estudo do comportamento das seguintes equações e quantificadores:

- 1) O sistema de nd equações que descrevem a dinâmica do modelo com sítios distribuídos em duas escalas:

$$\mathbf{x}_{t+1}^j = (I - M)\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^j) + \sum_{l=1}^n c_{jl} WM\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^l), \quad j = 1, 2, \dots, n. \quad (5.1)$$

- 2) O sistema de equações cuja dinâmica gera os atratores sincronizados:

$$\mathbf{x}_{t+1}^s = (I - M + WM)\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s). \quad (5.2)$$

- 3) O número paralelo de Lyapunov que informa o comportamento do atrator sincronizado:

$$h(\mathbf{x}_0^s) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{0,\tau-1} \cdot \dots \cdot P_{0,1}P_{0,0}\|^{1/\tau}, \quad (5.3)$$

onde $P_{0,t} = [I - M + WM]D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)$.

- 4) O maior número transversal de Lyapunov que informa se o atrator sincronizado é localmente estável ($K < 1$) ou instável ($K > 1$):

$$K(\mathbf{x}_0^s) = \max_{j=1,2,\dots,n-1} \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{j,\tau-1} \cdot \dots \cdot P_{j,1}P_{j,0}\|^{1/\tau} \right), \quad (5.4)$$

onde $P_{j,t} = [I - M + \lambda_j WM]D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)$, $j = 1, 2, \dots, n - 1$.

Para determinar quando ocorre sincronização na metapopulação, definimos o erro de sincronização, e_t , dado por

$$e_t = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n |\xi_t^j - \xi_t^{j+1}|, \quad (5.5)$$

onde $\xi_t^j = x_t^{j1} + x_t^{j2} + \dots + x_t^{jd}$ e $\xi_t^{n+1} = \xi_t^1$. Sincronização é detectada quando $e_t \rightarrow 0$. Observe que sincronização ocorre quando a soma de indivíduos em cada grupo é a mesma. Além disso, o maior número transversal de Lyapunov (K) e o número paralelo de Lyapunov (h) são calculados numericamente usando-se um algoritmo descrito em [75] que calcula a separação média de órbitas em direções ortonormais. Se $K < 1$ significa que o atrator sincronizado é estável, conseqüentemente perturbações próximas a ele tendem a zero e o estado de sincronização é alcançado.

A matriz de configuração C pode ser definida de diferentes formas. Duas configurações usadas são o acoplamento com o vizinho mais próximo e acoplamento global [20].

Ilustramos nossos resultados considerando a metapopulação acoplada com os dois vizinhos mais próximos em forma de anel, cuja matriz, C_1 , é dada por

$$C_1 = \begin{pmatrix} 0 & 1/2 & 0 & \dots & 0 & 1/2 \\ 1/2 & 0 & 1/2 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1/2 & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 & 1/2 & 0 \\ 0 & \dots & 0 & 1/2 & 0 & 1/2 \\ 1/2 & 0 & \dots & 0 & 1/2 & 0 \end{pmatrix}, \quad (5.6)$$

e todos os grupos igualmente acoplados, cuja matriz, C_2 , é dada por

$$C_2 = \begin{pmatrix} 0 & 1/(n-1) & \dots & 1/(n-1) \\ 1/(n-1) & 0 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 1/(n-1) \\ 1/(n-1) & \dots & 1/(n-1) & 0 \end{pmatrix}. \quad (5.7)$$

As duas matrizes acima são circulantes e, portanto, diagonalizáveis [16]. Além disso, os autovalores de C_1 são dados por $\lambda_0 = 1$ e $\lambda_j = \cos(\frac{2\pi j}{n})$, enquanto os autovalores da matriz C_2 são dados por $\lambda_0 = 1$ e $\lambda_j = -\frac{1}{n-1}$, para todo $j = 1, \dots, n-1$. Uma forma apropriada que contempla ambos os casos é a seguinte combinação convexa

$$C = (1 - \alpha)C_1 + \alpha C_2, \quad (5.8)$$

onde $0 \leq \alpha \leq 1$. Se $\alpha = 0$, temos o acoplamento em forma de anel com os dois vizinhos mais próximos. Se $\alpha = 1$, temos a rede de populações globalmente acoplada. Além disso, os autovalores da matriz C são dados por $\lambda_0 = 1$ and $\lambda_j = (1 - \alpha)\cos(\frac{2\pi j}{n}) + \frac{\alpha}{n-1}$, para todo $j = 1, 2, \dots, n-1$. Por simplicidade, os resultados são ilustrados considerando a metapopulação acoplada com $\alpha = \frac{1}{2}$, ou seja, um acoplamento intermediário dos casos de acoplamento global e do acoplamento com os dois vizinhos mais próximos.

5.1 Simulações Numéricas com dois Sítios em cada Grupo

Iniciaremos considerando o modelo com n grupos e 2 sítios em cada grupo e $\mu := \mu_1 = \mu_2$. Além disso, a dinâmica local de cada grupo é caracterizada por um mapeamento

$\mathbf{f} : R^2 \rightarrow R^2$ dada por

$$\mathbf{f}(x_1, x_2) = (f(x_1), f(x_2)), \quad (5.9)$$

onde $f : R \rightarrow R$ de classe C^1 . Observe que a função acima não considera migração entre os sítios locais de cada grupo ($m = 0$). Essa consideração é feita pois nosso objetivo é analisar os comportamentos gerados por diferentes matrizes de distribuição. Podemos supor que os indivíduos se distribuem de diferentes formas ao chegarem nos grupos vizinhos. Por exemplo, a matriz de distribuição pode ser dada por

$$W = \begin{pmatrix} a & a \\ 1 - a & 1 - a \end{pmatrix}, \quad (5.10)$$

onde $0 \leq a \leq 1$. Se $a = 1$, os indivíduos migram para o sítio de número 1 no grupo vizinho. O caso de $a = \frac{1}{2}$ significa que os indivíduos escolhem os sítios no grupo de chegada com a mesma probabilidade. A seguir, consideramos diferentes distribuições populacionais e ilustramos os comportamentos das trajetórias metapopulacionais utilizando (5.1) e do estado sincronizado utilizando (5.2).

5.1.1 Distribuição Preferencial

Começamos descrevendo o caso onde indivíduos migram para o sítio número 1 no grupo de chegada. Nesse caso, $a = 1$ e a matriz W é dada por

$$W = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}. \quad (5.11)$$

O sistema de equações (5.2) que gera as trajetórias sincronizadas é dado por

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = (1 - \mu) \begin{pmatrix} f(x_t^1) \\ f(x_t^2) \end{pmatrix} + \mu \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} f(x_t^1) \\ f(x_t^2) \end{pmatrix}. \quad (5.12)$$

Esse caso é denominado de distribuição preferencial e nos permite calcular os pontos fixos do sistema de equações (5.12). Além disso, podemos analisar a estabilidade local desses pontos fixos.

Considerando que a dinâmica local de cada sítio é dada pela função exponencial logística, $f(x) = xe^{r(1-x)}$, o sistema de equações (5.12) é dado por

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = (1 - \mu) \begin{pmatrix} x_t^1 e^{r(1-x_t^1)} \\ x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} \end{pmatrix} + \mu \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} x_t^1 e^{r(1-x_t^1)} \\ x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} \end{pmatrix}. \quad (5.13)$$

O sistema de equações acima pode ser escrito na forma

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_t^1 e^{r(1-x_t^1)} + \mu x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} \\ x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} - \mu x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} \end{pmatrix}. \quad (5.14)$$

Observe que as equações acima sintetizam o comportamento de duas populações acopladas por dispersão onde apenas uma delas migra [25]. Denotando por $\mathbf{x}^* = \{x_1^*, x_2^*\}$ os pontos fixos de (5.14), temos que

$$x_1^* = x_1^* e^{r(1-x_1^*)} + \mu x_2^* e^{r(1-x_2^*)},$$

$$x_2^* = x_2^* e^{r(1-x_2^*)} - \mu x_2^* e^{r(1-x_2^*)}.$$

Isolando x_2^* na segunda equação, obtemos $x_2^* = 0$ ou $x_2^* = 1 - \frac{\log(\frac{1}{1-\mu})}{r}$. Para $x_2^* = 0$, obtemos $x_1^* = 0$ ou $x_1^* = 1$. Considerando $x_2^* = 1 - \frac{\log(\frac{1}{1-\mu})}{r}$, podemos calcular x_1^* usando um método iterativo, já que x_1^* não pode ser calculado explicitamente. Portanto, obtemos 3 pontos fixos dados por:

- Extinção populacional: $\mathbf{x}_1^* = (0, 0)$;
- Persistência no sítio 1: $\mathbf{x}_2^* = (1, 0)$;
- Persistência em ambos os sítios: $\mathbf{x}_3^* = (x_1^*, 1 - \frac{\log(\frac{1}{1-\mu})}{r})$.

A análise da estabilidade local dos três pontos fixos é feita linearizando (5.14). A matriz variacional do sistema linearizado aplicada no ponto fixo é dada por

$$\mathbf{J}(\mathbf{x}^*) = \begin{pmatrix} (1 - rx_1^*)e^{r(1-x_1^*)} & \mu(1 - rx_2^*)e^{r(1-x_2^*)} \\ 0 & (1 - rx_2^* - \mu + r\mu x_2^*)e^{r(1-x_2^*)} \end{pmatrix}. \quad (5.15)$$

Os pontos fixos serão estáveis se o valor absoluto dos autovalores da matriz variacional são menores que 1. Assim, para o ponto de equilíbrio (0,0), temos

$$\mathbf{J}(0,0) = \begin{pmatrix} e^r & \mu e^r \\ 0 & (1-\mu)e^r \end{pmatrix},$$

e o ponto (0,0) será estável se $|e^r| < 1$. Isso ocorre se $r < 0$. Para o ponto fixo (1,0), temos

$$\mathbf{J}(1,0) = \begin{pmatrix} 1-r & \mu e^r \\ 0 & (1-\mu)e^r \end{pmatrix},$$

e o ponto fixo (1,0) será estável se $|1-r| < 1$ e $|(1-\mu)e^r| < 1$. Isso ocorre se $0 < r < 2$ e $1 - e^{-r} < \mu \leq 1$. Observe que a medida que aumentamos o valor da taxa de crescimento de 0 a 2, o intervalo em função da taxa de migração onde o ponto fixo (1,0) é estável diminui. Em outras palavras, o aumento da taxa de crescimento faz a população persistir no sítio 2.

O ponto fixo $(x_1^*, x_2^*) = (x_1^*, 1 - \frac{\log(\frac{1}{1-\mu})}{r})$ será localmente estável se $1 - e^{-r+2} < \mu < 1 - e^{-r}$, pois

$$\mathbf{J}(x_1^*, 1 - \frac{\log(\frac{1}{1-\mu})}{r}) = \begin{pmatrix} (1-rx_1^*)e^{r(1-x_1^*)} & \mu(1-rx_2^*)e^{r(1-x_2^*)} \\ 0 & 1-r + \log(\frac{1}{1-\mu}) \end{pmatrix}.$$

Observe que um dos autovalores da equação característica é dado por $1-r + \log(\frac{1}{1-\mu})$. Assim, $-1 < 1-r + \log(\frac{1}{1-\mu}) < 1$. Portanto, $1 - e^{-r+2} < \mu < 1 - e^{-r}$.

Analisando o outro autovalor da equação característica numericamente, obtemos que $|(1-rx_1^*)e^{r(1-x_1^*)}|$ é sempre inferior a 1 para os valores de μ no intervalo $(1 - e^{-r+2}, 1 - e^{-r})$.

Abaixo listamos os três pontos fixos e os intervalos onde eles são estáveis:

- \mathbf{x}_1^* é estável se $r < 0$;
- \mathbf{x}_2^* é estável se $0 < r < 2$ e $1 - e^{-r} < \mu \leq 1$;
- \mathbf{x}_3^* é estável se $1 - e^{-r+2} < \mu < 1 - e^{-r}$.

A taxa de crescimento populacional para o ponto fixo \mathbf{x}_1^* é inferior a zero e, portanto, não é aplicável ao modelo. O segundo ponto fixo é caracterizado por taxas de crescimento entre 0 e 2, cuja dinâmica local de um sítio resulta num estado de equilíbrio. O terceiro ponto fixo é estável num intervalo que relaciona a taxa de crescimento e a taxa de migração, conseqüentemente, temos um efeito estabilizador sobre as trajetórias sincronizadas. Além disso,

$$\lim_{r \rightarrow \infty} 1 - e^{-r+2} = \lim_{r \rightarrow \infty} 1 - e^{-r} = 1,$$

em outras palavras, à medida que a taxa de crescimento aumenta, o intervalo onde o atrator sincronizado é o ponto fixo \mathbf{x}_3^* diminui. Na Tabela 5.1, mostramos 6 taxas de crescimento e seus respectivos intervalos de estabilidade em função da taxa de migração.

r	Sítio Isolado	Número de Lyapunov	Estabilidade de \mathbf{x}_2^*	Estabilidade de \mathbf{x}_3^*
1,8	Ponto fixo	0,8	$\mu > 0,8347$	$0 < \mu < 0,8347$
2,6	Período 4	0,563	N.A.	$0,3935 < \mu < 0,9179$
2,73	Caótica	1,19	N.A.	$0,5181 < \mu < 0,9348$
3,1	Caótica	1,327	N.A.	$0,6671 < \mu < 0,9550$
3,19	Período 12	0,88	N.A.	$0,6958 < \mu < 0,9588$
3,3	Caótica	1,46	N.A.	$0,7275 < \mu < 0,9631$

Tabela 5.1: Comportamento do mapeamento logístico de Ricker para 6 valores da taxa de crescimento e intervalo onde o atrator sincronizado é um ponto fixo, considerando distribuição preferencial. N.A.: Não Aplicável.

Podemos observar na Figura 5.1 a concordância entre a análise de estabilidade feita acima e os atratores sincronizados que são pontos fixos gerados pelo sistema de equações (5.14). A Figura 5.1(a) mostra extinção no sítio 2 e é caracterizada por altas taxas de migração. A Figura 5.1(b) mostra as trajetórias sincronizadas diminuindo sua periodicidade à medida que a taxa de migração é aumentada. Mesmo quando a dinâmica local do sítio é caótica, a trajetória torna-se periódica ou um estado de equilíbrio devido ao processo migratório (Figura 5.1(c)). Além disso, os atratores tendem a ter mais população no sítio 1 para qualquer valor da taxa de migração.

Obviamente, diferentes valores da taxa de crescimento geram diferentes dinâmicas locais e, conseqüentemente, diferentes trajetórias sincronizadas, mas os padrões observados são similares (Figura 5.2). No caso de distribuição preferencial, observa-se uma cascata inversa com duplicações de período ao aumentarmos os valores da taxa de migração, exceto para $0 < r < 2$ cuja dinâmica de um sítio isolado e da trajetória sincronizada correspondem a um ponto fixo.

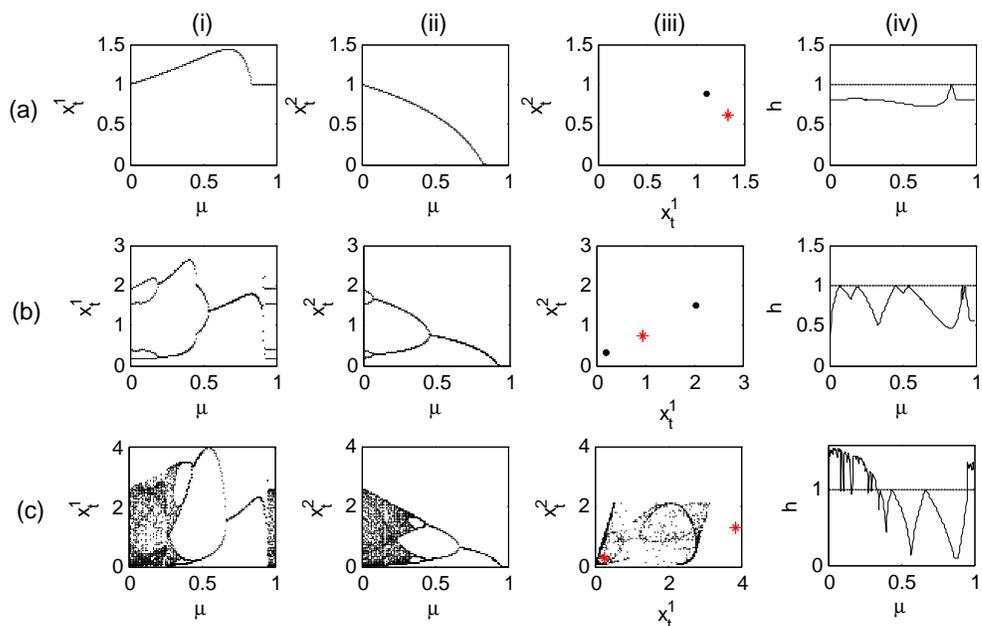


Figura 5.1: Atrator sincronizado para 2 sítios e distribuição preferencial. Dinâmica local dada por $\mathbf{f}(x_1, x_2) = (x_1 e^{r(1-x_1)}, x_2 e^{r(1-x_2)})$. (a) $r = 1, 8$. (b) $r = 2, 6$. (c) $r = 3, 1$. (i) x_t^1 vs μ . (ii) x_t^2 vs μ . (iii) x_t^2 vs x_t^1 para $\mu = 0, 2$ (preto.) e $\mu = 0, 5$ (vermelho*). (iv) Número paralelo de Lyapunov.

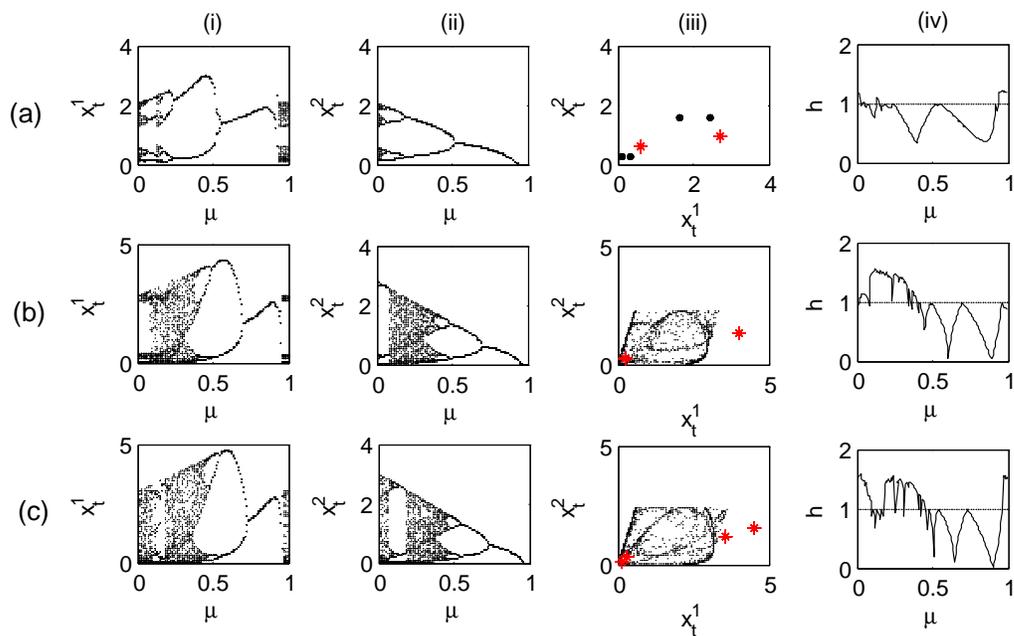


Figura 5.2: Atrator sincronizado para 2 sítios e distribuição preferencial. Dinâmica local dada por $\mathbf{f}(x_1, x_2) = (x_1 e^{r(1-x_1)}, x_2 e^{r(1-x_2)})$. (a) $r = 2,73$. (b) $r = 3,19$. (c) $r = 3,3$. (i) x_t^1 vs μ . (ii) x_t^2 vs μ . (iii) x_t^2 vs x_t^1 para $\mu = 0,2$ (preto.) e $\mu = 0,5$ (vermelho*). (iv) Número paralelo de Lyapunov.

Agora calculamos o maior número de Lyapunov transversal que indica se o atrator sincronizado é assintoticamente estável ($K < 1$) ou instável ($K > 1$). O termo $P_{j,t}$ de (5.4) pode ser escrito como

$$\begin{aligned} P_{j,t} &= \left(\left(\begin{pmatrix} 1-\mu & 0 \\ 0 & 1-\mu \end{pmatrix} + \lambda_j \begin{pmatrix} \mu & \mu \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \right) \begin{pmatrix} f'(x_t^1) & 0 \\ 0 & f'(x_t^2) \end{pmatrix} \right) \\ &= \begin{pmatrix} (1-\mu + \lambda_j\mu) & \lambda_j\mu \\ 0 & (1-\mu) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} f'(x_t^1) & 0 \\ 0 & f'(x_t^2) \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} (1-\mu + \lambda_j\mu)f'(x_t^1) & \lambda_j\mu f'(x_t^2) \\ 0 & (1-\mu)f'(x_t^2) \end{pmatrix}. \end{aligned}$$

Portanto,

$$P_{j,t} = \begin{pmatrix} (1-\mu + \lambda_j\mu)f'(x_t^1) & \lambda_j\mu f'(x_t^2) \\ 0 & (1-\mu)f'(x_t^2) \end{pmatrix}, \quad (5.16)$$

onde f' é a derivada de f . É importante observar que as dinâmicas de x_t^1 e x_t^2 não são dadas por f , mas pelo sistema de equações (5.14) que gera os atratores sincronizados.

Portanto, o maior número transversal de Lyapunov é dado por

$$K = \max_{j=1,2,\dots,n-1} \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{j,\tau-1} \cdot \dots \cdot P_{j,1} P_{j,0}\|^{1/\tau}. \quad (5.17)$$

Observamos que as trajetórias sincronizadas geradas para $r = 1, 8$ e $r = 2, 6$ são estáveis, isso significa que o maior número de Lyapunov transversal é menor que 1. Assim, as condições iniciais próximas ao atrator sincronizado convergem a ele independentemente do valor da taxa de migração. Portanto, calcula-se o valor do maior número transversal de Lyapunov para $r = 3, 1$, cuja dinâmica local de cada grupo apresenta trajetórias sincronizadas com um comportamento caótico e sua estabilidade depende do processo migratório.

A Figura 5.3 mostra a concordância entre o critério e o erro de sincronização, ou seja, nas regiões onde $K < 1$, temos uma trajetória sincronizada cuja dinâmica é exatamente a mesma gerada por (5.14). Além disso, o aumento de grupos de 5 para 10 não muda significativamente os valores do maior número de Lyapunov transversal. Em ambos os casos, observamos uma taxa de migração crítica dada por $\mu_{crit} = 0,335$ e sincronização

acontece se $\mu > \mu_{crit}$. Isso mostra que ao aumentarmos a taxa de migração, a distribuição preferencial gera trajetórias sincronizadas estáveis.

Na Figura 5.4 apresentamos os gráficos sítios-tempo considerando 5 grupos de sítios onde cada grupo possui 2 sítios, após o descarte de transientes. Os sítios estão ao longo do eixo vertical e são numerados de 1 a 10, onde as 2 primeiras células correspondem ao grupo 1, as 2 seguintes células correspondem ao grupo 2 e assim por diante. No eixo horizontal representamos os passos de tempo. As células são pintadas em seis cores de acordo com a densidade de cada sítio, para densidades altas a célula é pintada de branco e para densidades baixas a célula é pintada de preto, enquanto para densidades intermediárias as células são pintadas de tons cinzas.

Na Figura 5.4 (i) e (ii), cujas frações de migração correspondem ao número de Lyapunov transversal maior que 1, a dinâmica metapopulacional segue um padrão aleatório. Ao aumentarmos a taxa de migração para $\mu = 0,5$, as trajetórias sincronizam com um comportamento de período 2 que é exatamente a mesma dinâmica do atrator sincronizado descrito na Figura 5.1 (c), enquanto para $\mu = 0,8$ a trajetória metapopulacional converge para um ponto fixo. Observe que ao aumentarmos as taxas de migração, as trajetórias metapopulacionais estabilizam a sua dinâmica. Na Figura 5.4 (i), as densidades populacionais estão aleatoriamente espalhadas no plano de fase. Ao aumentarmos a taxa de migração, observamos que elas estabilizam e resultam num ponto fixo para $\mu = 0,8$.

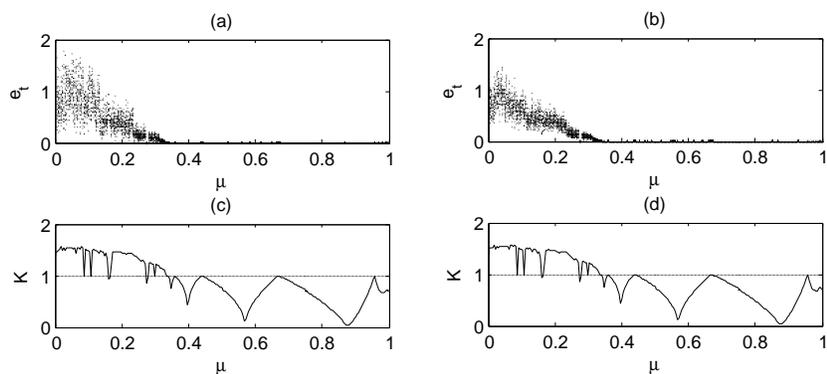


Figura 5.3: Erro de sincronização ((a) e (b)) e maior número de Lyapunov transversal ((c) e (d)) vs μ , com distribuição preferencial e dois sítios em cada grupo. Dinâmica local dada por $f(x_1, x_2) = (x_1 e^{r(1-x_1)}, x_2 e^{r(1-x_2)})$, com $r = 3, 1$. (a) 5 grupos. (b) 10 grupos.

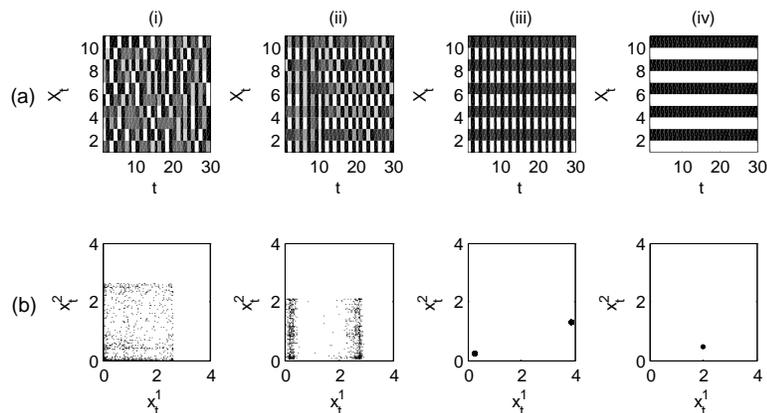


Figura 5.4: Gráficos sítios-tempo considerando 5 grupos e distribuição preferencial. (a) X_t vs t . (b) x_t^1 vs x_t^2 . (i) $\mu = 0, 01$. (ii) $\mu = 0, 2$. (iii) $\mu = 0, 5$. (iv) $\mu = 0, 8$.

Se a dinâmica local de cada sítio dada pela função de Hassell ($f(x) = \frac{rx}{(1+x)^\beta}$, $r > 1$, $\beta > 1$), obtemos as seguintes equações para o caso de distribuição preferencial que ditam o comportamento do atrator sincronizado

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{rx_t^1}{(1+x_t^1)^\beta} + \mu \frac{rx_t^2}{(1+x_t^2)^\beta} \\ \frac{rx_t^2}{(1+x_t^2)^\beta} - \mu \frac{rx_t^1}{(1+x_t^1)^\beta} \end{pmatrix}. \quad (5.18)$$

Novamente, o sistema de equações acima sintetiza duas populações acopladas por processo de dispersão onde apenas uma delas migra e podemos calcular pontos fixos e analisar sua estabilidade local. Calculando os pontos fixos, obtemos

- $\mathbf{x}_1^* = (0, 0)$;
- $\mathbf{x}_2^* = (r^{\frac{1}{\beta}} - 1, 0)$;
- $\mathbf{x}_3^* = (x_1^*, (r - \mu r)^{\frac{1}{\beta}} - 1)$.

A matriz variacional do sistema linearizado aplicada no ponto fixo $\mathbf{x}^* = (x_1^*, x_2^*)$ é dado por $\mathbf{J}(\mathbf{x}^*) = \begin{pmatrix} r\left(\frac{1}{(1+x_1^*)^\beta} - \frac{\beta x_1^*}{(1+x_1^*)^{\beta+1}}\right) & r\mu\left(\frac{1}{(1+x_2^*)^\beta} - \frac{\beta x_2^*}{(1+x_2^*)^{\beta+1}}\right) \\ 0 & (r - \mu r)\left(\frac{1}{(1+x_2^*)^\beta} - \frac{\beta x_2^*}{(1+x_2^*)^{\beta+1}}\right) \end{pmatrix}$,

e obtemos para cada ponto fixo os seguintes intervalos de estabilidade:

- $\mathbf{x}_1^* = (0, 0)$ é estável se $|r| < 1$;
- $\mathbf{x}_2^* = (r^{\frac{1}{\beta}} - 1, 0)$ é estável se $\mu < 1 - \frac{1}{r}$ e $1 < r < \left(\frac{\beta}{\beta-2}\right)^\beta$;
- $\mathbf{x}_3^* = (x_1^*, (r - \mu r)^{\frac{1}{\beta}} - 1)$ é estável se $1 - \frac{1}{r}\left(\frac{\beta}{\beta-2}\right)^\beta < \mu < 1 - \frac{1}{r}$.

Na Tabela 5.2, apresentam-se algumas taxas de crescimento com seu respectivo número de Lyapunov e o intervalo onde o ponto fixo é estável em relação da taxa de migração, considerando $\beta = 10$. Na Figura 5.5, observamos a concordância da análise de estabilidade feita acima e das simulações numéricas. O atrator sincronizado é um ponto fixo num intervalo que relaciona a taxa de crescimento e a taxa de dispersão. Além disso, o processo migratório possui um efeito estabilizante sobre as trajetórias sincronizadas. Observe que o comportamento do modelo considerando a função de Hassell é similar ao caso que considera a função exponencial logística.

r	Sítio isolado	L	Estabilidade de \mathbf{x}_2^*	Estabilidade de \mathbf{x}_3^*
8	Ponto Fixo	0,8772	$\mu > 0,9$	$0 < \mu < 0,9$
20	Período 4	0,8136	N.A.	$0,5343 < \mu < 0,95$
30	Dinâmica Caótica	1,4165	N.A.	$0,6896 < \mu < 0,9667$

Tabela 5.2: Comportamento da função de Hassell para 3 diferentes taxas de crescimento r e intervalo onde o atrator sincronizado é um ponto fixo, considerando $\beta = 10$.

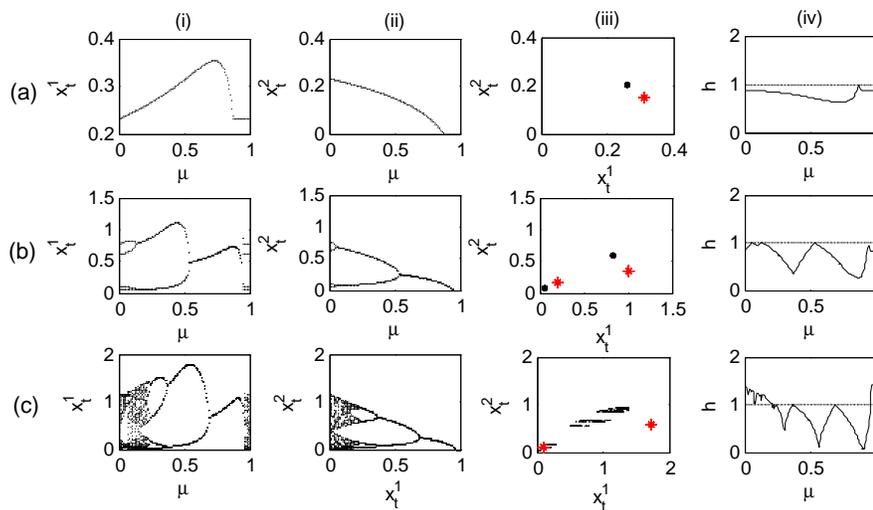


Figura 5.5: Atrator sincronizado para 2 sítios e distribuição preferencial. Dinâmica local do grupo é dada por $\mathbf{f}(x_1, x_2) = \left(\frac{rx_1}{(1+x_1)^\beta}, \frac{rx_2}{(1+x_2)^\beta} \right)$. (a) $r = 8$. (b) $r = 20$. (c) $r = 30$. (i) x_t^1 vs μ . (ii) x_t^2 vs μ . (iii) x_t^2 vs x_t^1 para $\mu = 0,2$ (preto.) e $\mu = 0,5$ (vermelho*). (iv) Número paralelo de Lyapunov vs μ .

Outra dinâmica local para cada sítio a ser considerada é dada pela função logística ($f(x) = rx(1-x)$, $0 < r \leq 4$). Assim, as equações que geram as trajetórias sincronizadas são dadas por

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_t^1 r(1-x_t^1) + \mu x_t^2 r(1-x_t^2) \\ x_t^2 r(1-x_t^2) - \mu x_t^1 r(1-x_t^1) \end{pmatrix}. \quad (5.19)$$

Novamente, podemos calcular pontos fixos e analisar sua estabilidade através do processo de linearização. Nesse caso, obtemos os seguintes pontos fixos: $\mathbf{x}_1^* = (0, 0)$, $\mathbf{x}_2^* = \left(1 - \frac{1}{r}, 0\right)$ e $\mathbf{x}_3^* = \left(\frac{-(1-r) + \sqrt{(1-r)^2 + 4r\frac{\mu}{1-\mu}\left(1 - \frac{1}{r(1-\mu)}\right)}}{2r}, 1 - \frac{1}{r(1-\mu)}\right)$.

A matriz variacional do sistema linearizado é dado por

$$\mathbf{J}(\mathbf{x}^*) = \begin{pmatrix} r - 2rx_1^* & \mu r - 2\mu r x_2^* \\ 0 & r(1 - \mu)(1 - 2x_2^*) \end{pmatrix},$$

obtendo-se

- $\mathbf{x}_1^* = (0, 0)$ é estável se $r < 1$;
- $\mathbf{x}_2^* = (1 - \frac{1}{r}, 0)$ é estável se $1 < r < 3$ e $\mu > 1 - \frac{1}{r}$;
- $\mathbf{x}_3^* = (\frac{-(1-r) + \sqrt{(1-r)^2 + 4r\frac{\mu}{1-\mu}(1 - \frac{1}{r(1-\mu)})}}{2r}, 1 - \frac{1}{r(1-\mu)})$ é instável se $1 - \frac{3}{r} < \mu < 1 - \frac{1}{r}$.

Lembrando que para a função logística, o valor da taxa de crescimento é definido para $0 < r \leq 4$ e a órbita está contida no intervalo $[0, 1]$. Nesse caso, o comportamento do modelo é totalmente diferente se compararmos com o caso da dinâmica local dada pela função exponencial logística ou por uma função de Hassell. Observamos que a distribuição preferencial gera valores para a densidade do sítio 1 maiores que 1, para determinadas taxas de migração, valor fora do intervalo de definição da função logística (ver Tabela 5.3 e Figura 5.6).

r	Sítio isolado	L	Estabilidade de \mathbf{x}_2^*	Instabilidade de \mathbf{x}_3^*
2,5	Ponto Fixo	0,5	$\mu_2 > 0.6$	$0 < \mu_2 < 0,6$
3,5	Período 4	0,42	N.A.	$0,1429 < \mu_2 < 0,7143$
3,8	Dinâmica Caótica	1,54	N.A.	$0,2105 < \mu_2 < 0,7368$

Tabela 5.3: Comportamento da função logística para 3 taxas de crescimento e intervalo onde o atrator sincronizado é um ponto fixo.

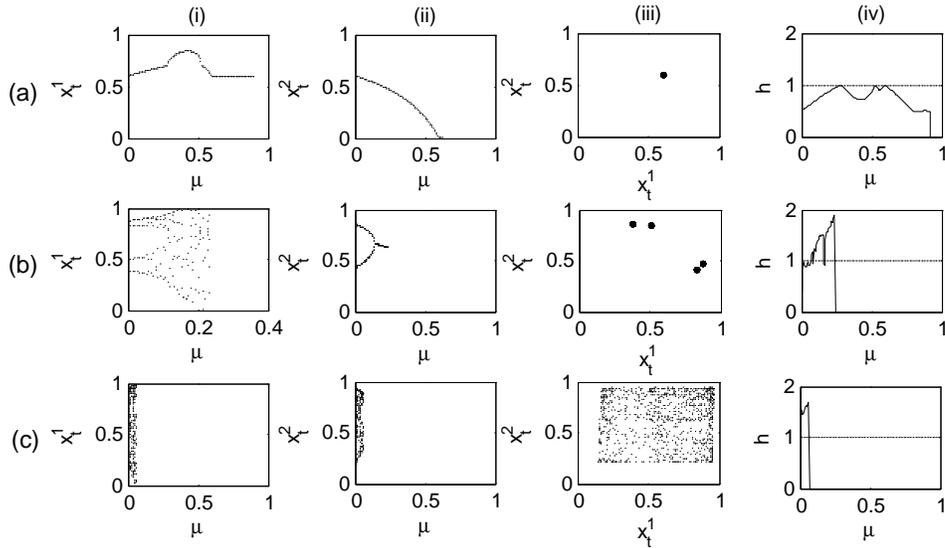


Figura 5.6: Atrator sincronizado para 2 sítios e distribuição preferencial. Dinâmica local do grupo é dada por $\mathbf{f}(x_1, x_2) = (x_1 r(1 - x_1), x_2 r(1 - x_2))$. (a) $r = 2, 5$. (b) $r = 3, 5$. (c) $r = 3, 8$. (i) x_t^1 vs μ . (ii) x_t^2 vs μ . (iii) x_t^2 vs x_t^1 para $\mu = 0, 01$ (preto.). (iv) Número paralelo de Lyapunov vs μ .

5.1.2 Distribuição Uniforme

Na distribuição uniforme, os indivíduos chegam ao novo grupo e se distribuem nos sítios 1 e 2 com a mesma probabilidade. Nesse caso,

$$W = \begin{pmatrix} 1/2 & 1/2 \\ 1/2 & 1/2 \end{pmatrix}. \quad (5.20)$$

Considerando que a dinâmica local de cada sítio é dada pela função exponencial logística, podemos escrever o sistema de equações (5.2) na forma

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_t^1 e^{(r(1-x_t^1))} - 0,5\mu x_t^1 e^{(r(1-x_t^1))} + 0,5\mu x_t^2 e^{(r(1-x_t^2))} \\ x_t^2 e^{(r(1-x_t^2))} - 0,5\mu x_t^2 e^{(r(1-x_t^2))} + 0,5\mu x_t^1 e^{(r(1-x_t^1))} \end{pmatrix}. \quad (5.21)$$

Observe que o sistema de equações acima sintetiza duas populações com dispersão simétrica [18, 35, 42, 48]. Nesse caso, não é possível calcular pontos fixos de (5.21), mas através de simulações numéricas podemos calcular os diferentes atratores sincronizados (ver Figura 5.7). O caso com $r = 1, 8$, os atratores sincronizados resultam num ponto fixo

de valor 1 independentemente do valor da taxa de migração (Figura 5.7 (a)). Esse ponto fixo é exatamente o mesmo da função exponencial logística para $0 < r < 2$. Intuitivamente, poderíamos esperar que o modo sincronizado tivesse todos os sítios com a mesma densidade devido às simetrias na distribuição de indivíduos, mas isso não é o que acontece. Para $r = 2,6$, cuja dinâmica local de um sítio isolado possui uma trajetória de período 4, podemos observar atratores sincronizados diferentes da dinâmica local de um sítio isolado para taxas de migração pequenas, como mostrado na Figura 5.7 (b). Isso mostra que pouca interação pode gerar diferentes dinâmicas mesmo quando a dinâmica local de um sítio isolado é periódica. Para $r = 3,1$, a dinâmica local de um sítio isolado é caótica e podemos observar atratores sincronizados caracterizados por 3 comportamentos (Figura 5.7 (c)). Para taxas de migração pequenas ($\mu < 0,09$), os atratores sincronizados são caóticos. Para taxas de migração intermediárias ($0,09 \leq \mu \leq 0,27$), os atratores sincronizados apresentam uma trajetória de período 2 e fora de fase ($x_{t+1}^1 = x_t^2$). Para valores de μ maiores de 0,27, os atratores sincronizados estão contidos na diagonal do espaço de fase ($x_t^1 = x_t^2$). Observe que o efeito estabilizante causado pela dispersão nesse caso é diferente do descrito para o caso de distribuição preferencial (ver Figura 5.1).

A Figura 5.8 mostra o erro de sincronização e o maior número transversal de Lyapunov em função da taxa de migração μ . Novamente, observamos que atratores periódicos são estáveis e as simulações numéricas são apresentadas para $r = 3,1$. Para 5 grupos (Figura 5.8 (a)), ocorre sincronização para $\mu > 0,067$ e ela é caracterizada por duas dinâmicas. Uma delas com os sítios em fase e com período 2 ($0,09 \leq \mu \leq 0,27$) e a outra em fase ($\mu > 0,27$). No caso dos grupos sincronizarem com os sítios fora de fase significa que eles não possuem a mesma densidade, mas a soma de indivíduos em cada grupo é a mesma. No caso em fase, todos os sítios em todos os grupos seguem a mesma dinâmica. Ao considerarmos 10 grupos (Figura 5.8 (b)), o cenário muda para valores da taxa de migração entre $0,29 \leq \mu \leq 0,42$. Nesse intervalo, observamos que os atratores sincronizados podem ser estáveis ou instáveis. Para $\mu < 0,09$, os atratores sincronizados são caóticos e instáveis e, conseqüentemente, a metapopulação não sincroniza. A Figura 5.9 mostra o comportamento das trajetórias metapopulacionais para taxas de migração onde ocorre e não ocorre sincronização no caso de 10 grupos de sítios. Observamos um comportamento

bastante interessante na região intermediária onde não ocorre sincronização, para o caso de 10 grupos de sítios. Os grupos não sincronizam, mas os sítios em cada grupo sincronizam (ver Figura 5.9(a)iii e (b)iii).

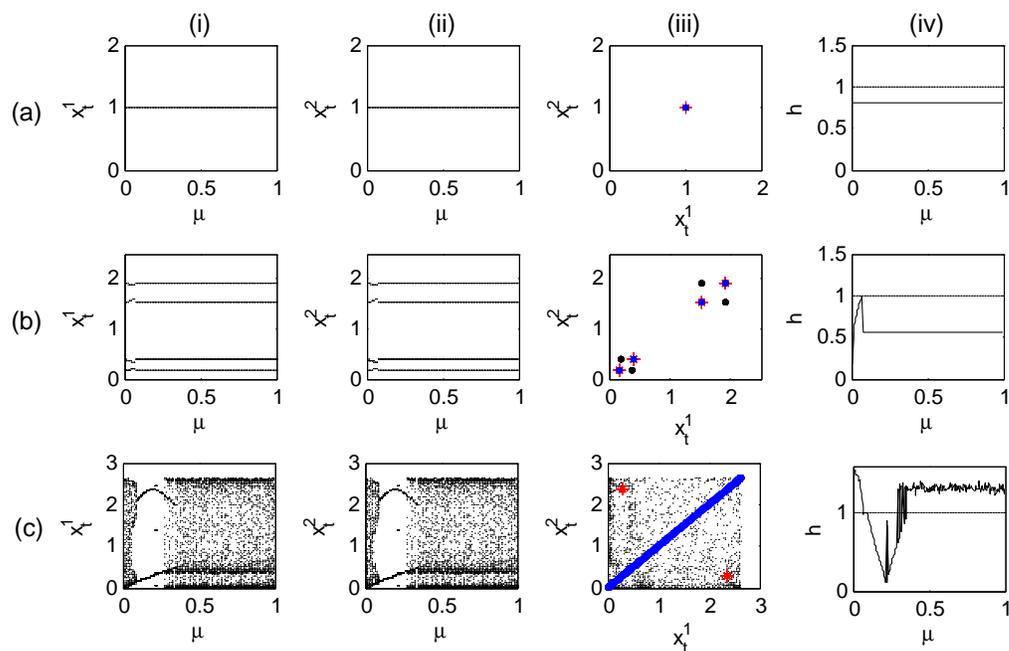


Figura 5.7: Atrator sincronizado para dois sítios e distribuição uniforme. Dinâmica local de cada grupo é dada por $f(x_1, x_2) = (x_1 e^{r(1-x_1)}, x_2 e^{r(1-x_2)})$. (a) $r = 1, 8$. (b) $r = 2, 6$. (c) $r = 3, 1$. (i) x_t^1 vs μ . (ii) x_t^2 vs μ . (iii) x_t^2 vs x_1^1 para $\mu = 0, 01$ (preto.), $\mu = 0, 2$ (vermelho*) e $\mu = 0, 5$ (azul.). (iv) Número de Lyapunov paralelo vs μ .

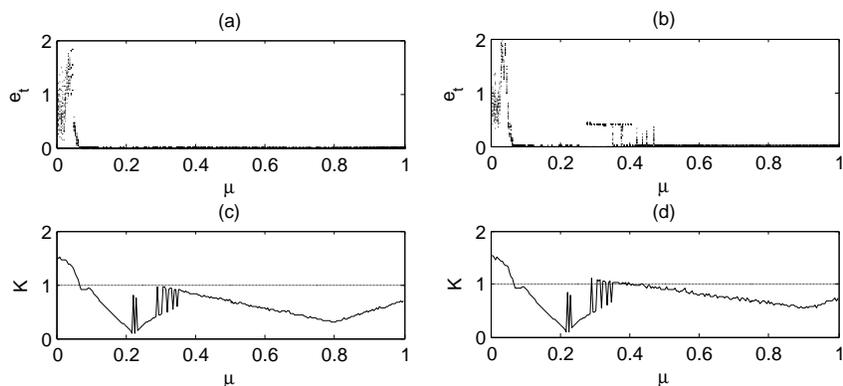


Figura 5.8: Erro de sincronização ((a) e (b)) e respectivo maior número de Lyapunov transversal ((c) e (d)) vs μ , para dois sítios em cada grupo e distribuição uniforme. Dinâmica local dada por $f(x_1, x_2) = (x_1 e^{r(1-x_1)}, x_2 e^{r(1-x_2)})$ com $r = 3, 1$. (a) 5 grupos. (b) 10 grupos.

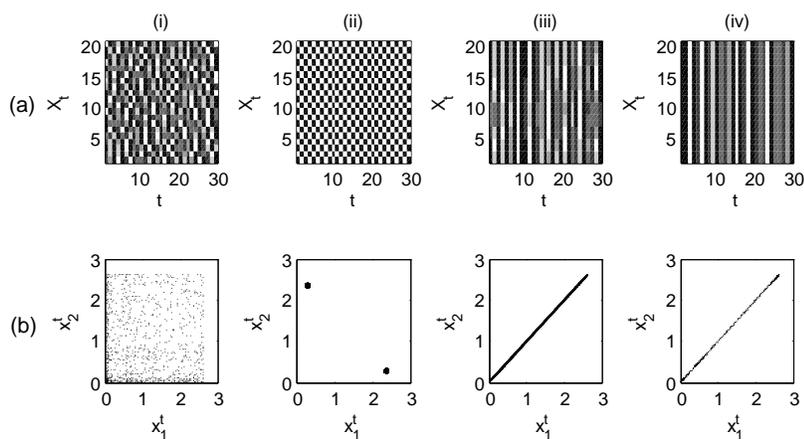


Figura 5.9: Gráficos sítios-tempo considerando 10 grupos e movimento preferencial. (a) X_t vs t . (b) x_t^1 vs x_t^2 . (i) $\mu = 0, 01$. (ii) $\mu = 0, 2$. (iii) $\mu = 0, 38$. (iv) $\mu = 0, 8$.

Ao considerarmos a dinâmica local de cada sítio dada pela função de Hassell (Figura 5.10), ou pela função logística (Figura 5.11), o comportamento das trajetórias sincronizadas seguem um padrão análogo ao caso da dinâmica local dada pela função exponencial logística. Dependendo da taxa de crescimento, as trajetórias sincronizadas estão sobre a diagonal de fase, ou apresentam um comportamento fora de fase de período 2, ou um comportamento caótico.

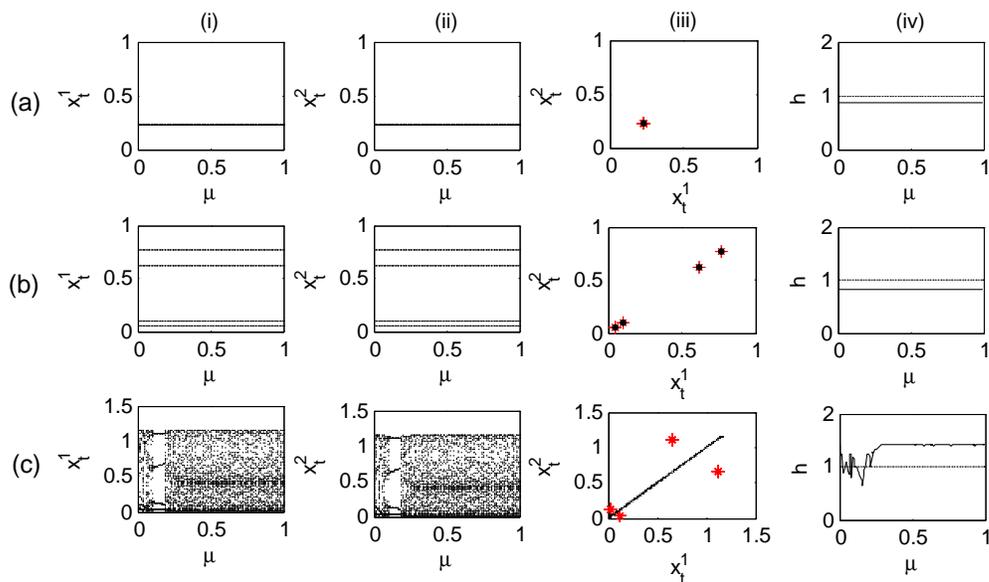


Figura 5.10: Atrator sincronizado para dois sítios e distribuição uniforme. Dinâmica local de cada grupo é dada por $f(x_1, x_2) = \left(\frac{rx_1}{(1+x_1)^\beta}, \frac{rx_2}{(1+x_2)^\beta}\right)$. (a) $r = 8$. (b) $r = 20$. (c) $r = 30$. (i) x_t^1 vs μ . (ii) x_t^2 vs μ . (iii) x_t^2 vs x_t^1 para $\mu = 0,2$ (vermelho*) e $\mu = 0,5$ (preto.). (iv) Número de Lyapunov paralelo vs μ .

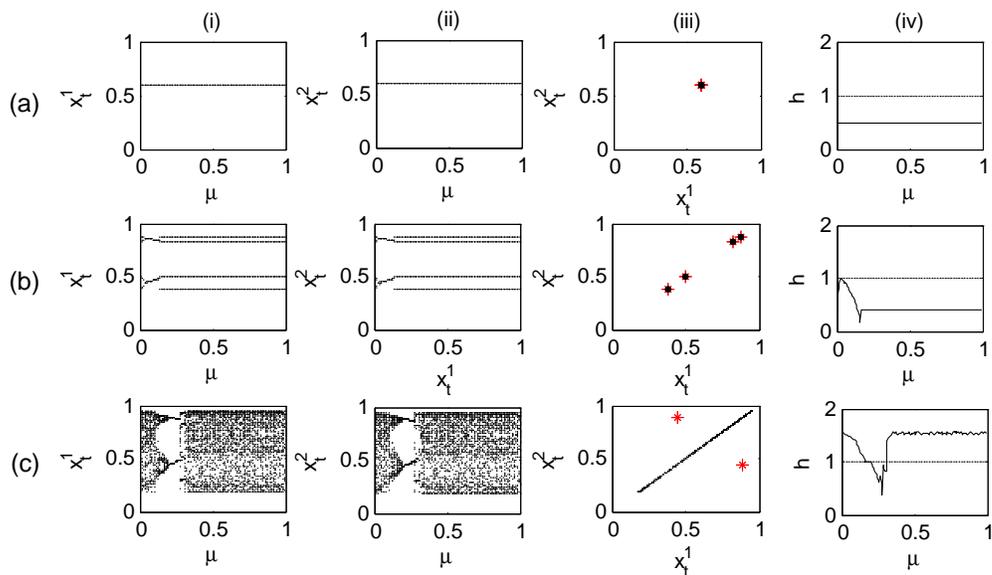


Figura 5.11: Atrator sincronizado para dois sítios e distribuição uniforme. Dinâmica local de cada grupo é dada por $f(x_1, x_2) = (x_1 r(1 - x_1), x_2 r(1 - x_2))$. (a) $r = 2, 5$. (b) $r = 3, 5$. (c) $r = 3, 8$. (i) x_1^t vs μ . (ii) x_2^t vs μ . (iii) x_2^t vs x_1^t para $\mu = 0, 2$ (vermelho*) e $\mu = 0, 5$ (preto.). (iv) Número de Lyapunov paralelo vs μ .

A partir de agora, consideraremos que a dinâmica local de cada sítio é dada pela função exponencial logística e mostraremos os comportamentos do modelo para diferentes matrizes de distribuição.

5.1.3 Distribuição com Movimento Preferencial a um Sítio

Na distribuição com movimento preferencial a um sítio, consideramos que os indivíduos escolhem ambos os sítios com diferentes probabilidades. A matriz de distribuição é dada por

$$W = \begin{pmatrix} 0,8 & 0,8 \\ 0,2 & 0,2 \end{pmatrix}. \quad (5.22)$$

Isso significa que 80 % dos indivíduos que chegam ao grupo vizinho escolhem o sítio 1, enquanto 20 % escolhem o sítio 2. O sistema de equações (5.2) que gera os atratores sincronizados é dado por

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_t^1 e^{(r(1-x_t^1))} - 0, 2\mu x_t^1 e^{(r(1-x_t^1))} + 0, 8\mu x_t^2 e^{(r(1-x_t^2))} \\ x_t^2 e^{(r(1-x_t^2))} - 0, 8\mu x_t^2 e^{(r(1-x_t^2))} + 0, 2\mu x_t^1 e^{(r(1-x_t^1))} \end{pmatrix}. \quad (5.23)$$

Nessa distribuição, os atratores sincronizados são uma mistura das duas distribuições anteriores, como pode ser observado na Figura 5.12. Podemos observar um efeito estabilizante sobre as trajetórias a medida que a taxa de migração aumenta, como no caso de distribuição preferencial. Além disso, os atratores sincronizados fora de fase são caracterizados por migração intermediária, como no caso de distribuição uniforme.

Na Figura 5.13, o erro de sincronização e o maior número transversal de Lyapunov mostram as regiões onde os atratores sincronizados são estáveis para $r = 3,1$. Para $\mu < 0,1$ não ocorre sincronização entre os grupos de sítios. Na região onde $0,1 \leq \mu \leq 0,27$, os atratores sincronizados são estáveis. Assim, se considerarmos condições iniciais para os grupos de sítios próximas ao estado sincronizado mostrado na Figura 5.12, a metapopulação irá sincronizar e a dinâmica dos sítios é caracterizada por trajetórias fora de fase. À medida que a taxa de migração aumenta, as trajetórias sincronizadas tornam-se instáveis e voltam a ser estáveis para taxas de migração maiores que 0,475 para 5 grupos e 0,489 para 10 grupos.

A Figura 5.14 mostra o comportamento das trajetórias metapopulacionais. Podemos observar que para $\mu = 0,1$ e $\mu = 0,2$, as trajetórias da metapopulação estão quase fora de fase. Para $\mu = 0,3$, a trajetória metapopulacional concentra-se em torno de uma reta com inclinação positiva. Para $\mu = 0,8$, o comportamento metapopulacional é de período 2. De fato, esses dois comportamentos são característicos no modelo metapopulacional, temos regiões onde as trajetórias metapopulacionais se distribuem em torno de retas com inclinação positiva e regiões onde as trajetórias metapopulacionais possuem um comportamento fora de fase.

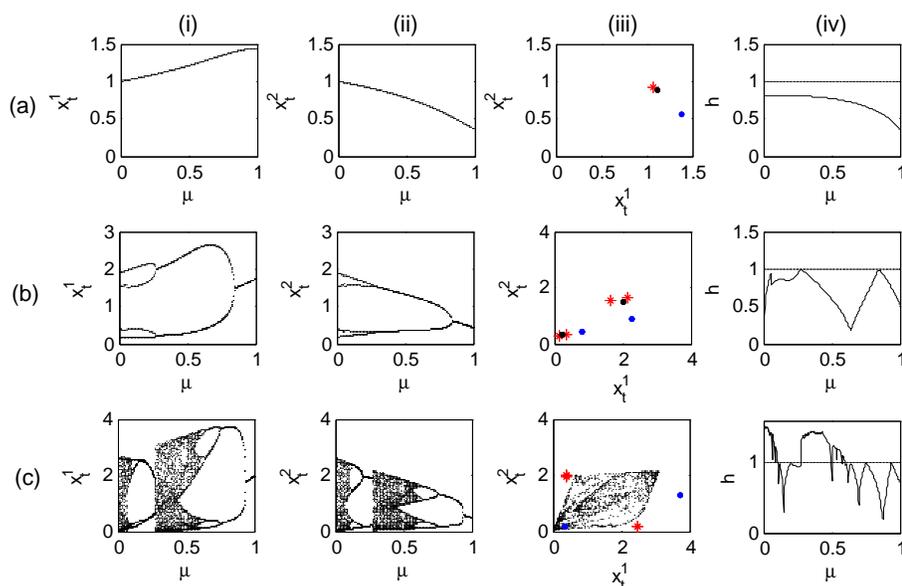


Figura 5.12: Atrator sincronizado para 2 sítios e distribuição preferencial a um sítio. A dinâmica local de cada grupo é dada por $f(x_1, x_2) = (x_1 e^{r(1-x_1)}, x_2 e^{r(1-x_2)})$. (a) $r = 1, 8$. (b) $r = 2, 6$. (c) $r = 3, 1$. (i) x_t^1 vs μ . (ii) x_t^2 vs μ . (iii) x_t^2 vs x_t^1 para $\mu = 0, 2$ (red*), $\mu = 0, 3$ (preto) e $\mu = 0, 8$ (azul). (iv) Número paralelo de Lyapunov vs μ .

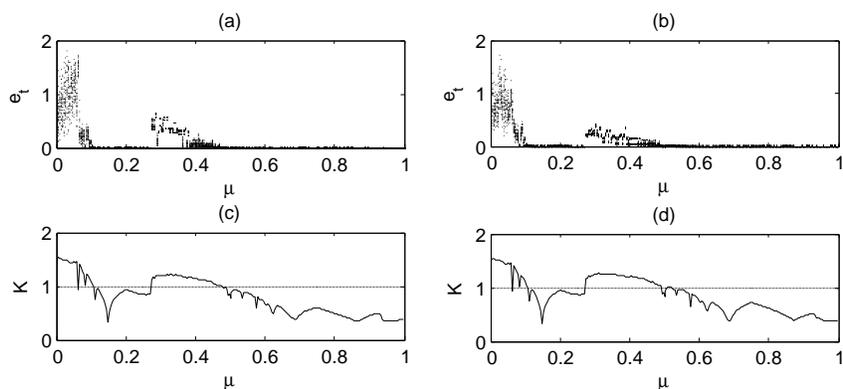


Figura 5.13: Erro de sincronização ((a) e (b)) e respectivo maior número de Lyapunov transversal ((c) e (d)) vs μ , para dois sítios e distribuição preferencial a um sítio. Dinâmica local é dada por $f(x_1, x_2) = (x_1 e^{r(1-x_1)}, x_2 e^{r(1-x_2)})$ com $r = 3, 1$. (a) 5 grupos. (b) 10 grupos.

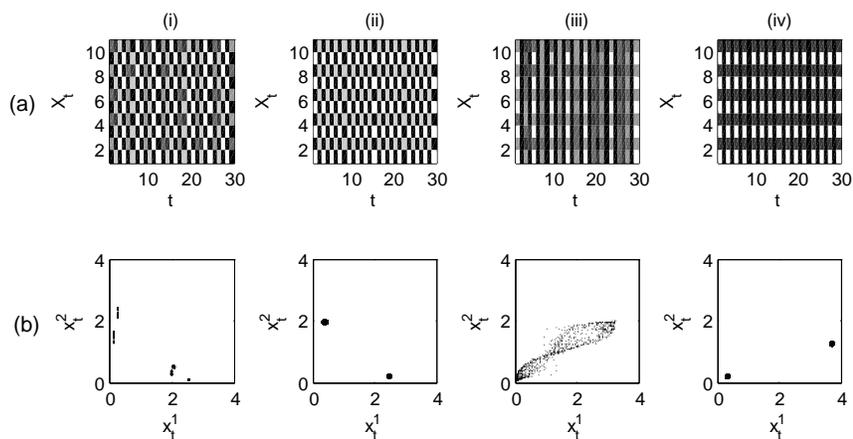


Figura 5.14: Gráficos sítios-tempo considerando 5 grupos e distribuição preferencial a um sítio. (a) X_t vs t . (b) x_t^1 vs x_t^2 . (i) $\mu = 0, 1$. (ii) $\mu = 0, 2$. (iii) $\mu = 0, 4$. (iv) $\mu = 0, 8$.

5.1.4 Distribuição Triangular

Na próxima distribuição, consideramos que os indivíduos do sítio 1 migram para o sítio 1 no grupo de chegada, enquanto indivíduos que migram do sítio 2 escolhem entre os sítios 1 e 2 no grupo de chegada com a mesma probabilidade. Esse caso é denominado de distribuição triangular pois a matriz de distribuição é dada por

$$W = \begin{pmatrix} 1 & \frac{1}{2} \\ 0 & \frac{1}{2} \end{pmatrix}. \quad (5.24)$$

As equações (5.2) que geram os atratores sincronizados são dadas por

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_t^1 e^{r(1-x_t^1)} + 0,5\mu x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} \\ x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} - 0,5\mu x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} \end{pmatrix}. \quad (5.25)$$

Observe que as equações acima têm similaridades com as equações que consideram distribuição preferencial, assim como as trajetórias sincronizadas (Figura 5.15). À medida que a taxa de migração é aumentada, as trajetórias sincronizadas estabilizam.

O erro de sincronização e o maior número transversal de Lyapunov são mostrados na Figura 5.16 para 5 e 10 sítios. Podemos observar que os padrões dessa distribuição são similares ao caso de distribuição preferencial, a estabilidade de trajetórias caóticas depende da dinâmica local e do processo migratório, enquanto ciclos periódicos são localmente estáveis.

A Figura 5.17 apresenta os gráficos sítios-tempo para esse caso. Podemos observar que para $\mu = 0,1$ e $\mu = 0,2$, as trajetórias sincronizadas são instáveis e caóticas. Isso faz com que os grupos de sítios convirjam para um outro atrator. Observe que esse atrator é periódico, ou seja, a dinâmica local de cada sítio, assim como as trajetórias sincronizadas geradas pela distribuição triangular são caóticas, mas o modelo composto por grupos de sítios estabiliza devido ao processo migratório e apresenta um comportamento periódico. Para $\mu = 0,5$ e $\mu = 0,8$, as trajetórias sincronizadas são estáveis e ocorre sincronização entre os grupos de sítios. No caso de $\mu = 0,5$, os grupos de sítios sincronizam com um comportamento fora de fase e caótico, enquanto para $\mu = 0,8$ eles convergem para um ciclo de período 4.

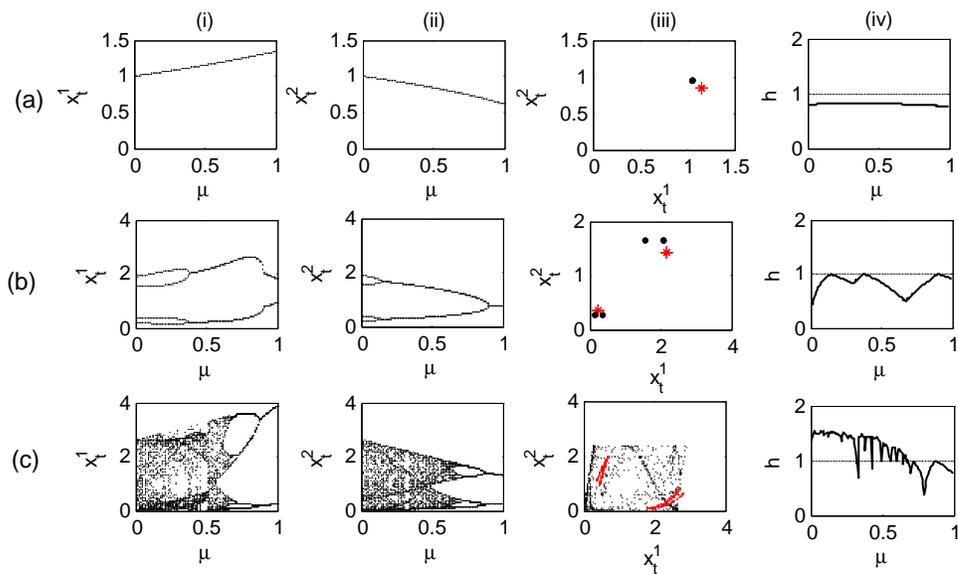


Figura 5.15: Atrator sincronizado para 2 sítios e distribuição triangular. Dinâmica local dada por $f(x_1, x_2) = (x_1 e^{r(1-x_1)}, x_2 e^{r(1-x_2)})$. (a) $r = 1, 8$. (b) $r = 2, 5$. (c) $r = 3, 1$. (i) x_t^1 vs μ . (ii) x_t^2 vs μ . (iii) x_t^2 vs x_t^1 para $\mu = 0, 2$ (vermelho*), $\mu = 0, 3$ (preto.) e $\mu = 0, 8$ (azul.). (iv) Número de Lyapunov paralelo vs μ .

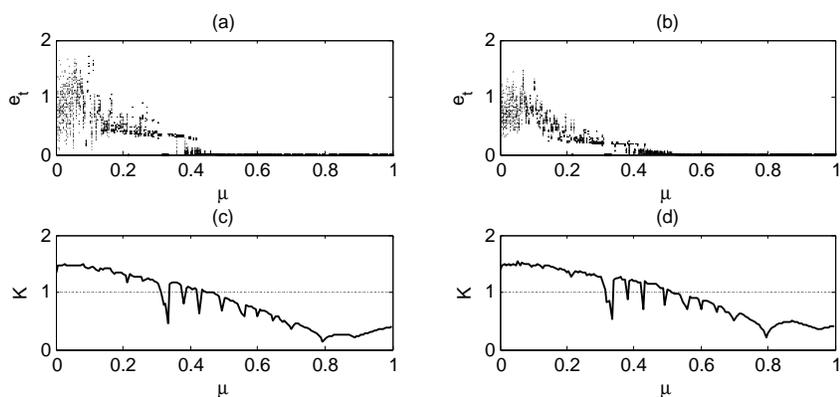


Figura 5.16: Erro de sincronização ((a) e (b)) e respectivo maior número de Lyapunov transversal ((c) e (d)) vs μ , dois sítios e distribuição triangular. Dinâmica local: $f(x_1, x_2) = (x_1 e^{r(1-x_1)}, x_2 e^{r(1-x_2)})$ com $r = 3, 1$. (a) 5 grupos. (b) 10 grupos.

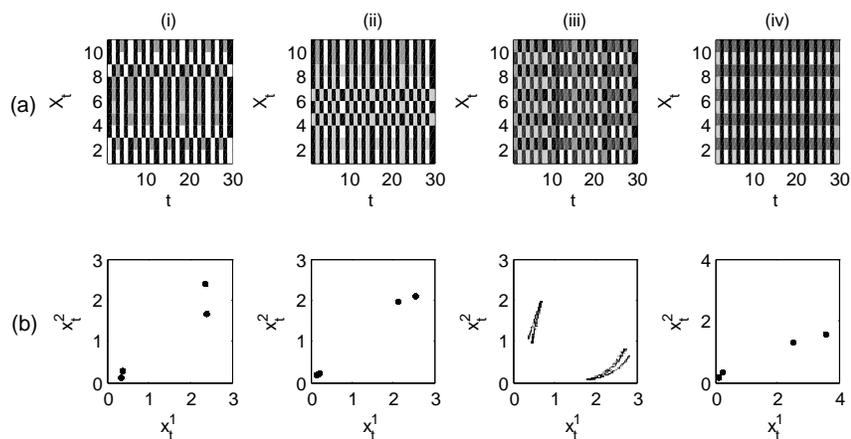


Figura 5.17: Gráficos sítios-tempo considerando 5 grupos e distribuição triangular. (a) X_t vs t . (b) x_t^1 vs x_t^2 . (i) $\mu = 0, 1$. (ii) $\mu = 0, 2$. (iii) $\mu = 0, 5$. (iv) $\mu = 0, 8$.

5.1.5 Distribuição com Mudança de Sítio

Finalizamos esta seção considerando uma distribuição onde os indivíduos mudam o índice do sítio quando chegam no grupo vizinho, ou seja, se indivíduos migram do sítio 1, eles se estabelecem no sítio 2, se migram do sítio 2, se estabelecem no sítio 1. Esse caso é denominado como distribuição com mudança de sítio e a matriz W é dada por

$$W = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}. \quad (5.26)$$

O sistema de equações que gera as trajetórias sincronizadas é dado por

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_t^1 e^{r(1-x_t^1)} - \mu x_t^1 e^{r(1-x_t^1)} + \mu x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} \\ x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} - \mu x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} + \mu x_t^1 e^{r(1-x_t^1)} \end{pmatrix}. \quad (5.27)$$

Podemos observar similaridades do sistema de equações acima com as equações do caso de distribuição uniforme (5.21). De fato, os sistemas de equações são equivalentes se dividirmos a taxa de migração da equação acima por 2. Conseqüentemente, para $\mu \leq 0,5$, os atratores sincronizados mostrados na Figura 5.18 são exatamente os mesmos que no caso de distribuição uniforme (ver Figura 5.7). Nesse caso, para $r = 1,8$ as trajetórias sincronizadas convergem para um estado de equilíbrio que é exatamente o ponto fixo da função exponencial logística. Para $r = 2,6$, as trajetórias apresentam um dinâmica diferente para pouca e alta dispersão. Para $r = 3,1$, elas são caracterizadas por 4 comportamentos, como mostrado na Figura 5.18(c). Para pouca e alta dispersão ($0 < \mu < 0,045$ e $0,96 < \mu < 1$), as trajetórias sincronizadas são caracterizadas por um comportamento caótico. Para migrações intermediárias ($0,135 < \mu < 0,88$), elas são caracterizados por um comportamento caótico e estão contidas na diagonal do espaço de fase ($x_t^1 = x_t^2$). Para $0,045 \leq \mu \leq 0,135$, elas convergem para um ciclo de período 2 e tem um comportamento fora de fase, enquanto para $0,88 \leq \mu \leq 0,96$, elas convergem para um estado de equilíbrio.

A estabilidade das trajetórias sincronizadas segue um padrão similar ao caso da distribuição uniforme. Para 5 e 10 grupos, elas são instáveis para pouca interação e estáveis quando elas apresentam um comportamento periódico e fora de fase. A principal

diferença é a redução da sua estabilidade na região onde elas estão sobre a diagonal de fase (Figura 5.19).

A Figura 5.20 mostra o comportamento dos grupos de sítios para diferentes taxas de migração. Para $\mu = 0,01$, os grupos de sítios não sincronizam e possuem um comportamento aleatório. Para $\mu = 0,1$, eles sincronizam com um comportamento fora de fase e de período 2. Para $\mu = 0,8$, o sistema sincroniza e todos os sítios em todos os grupos seguem a mesma dinâmica, enquanto para $\mu = 0,95$ a metapopulação converge para um ponto fixo.

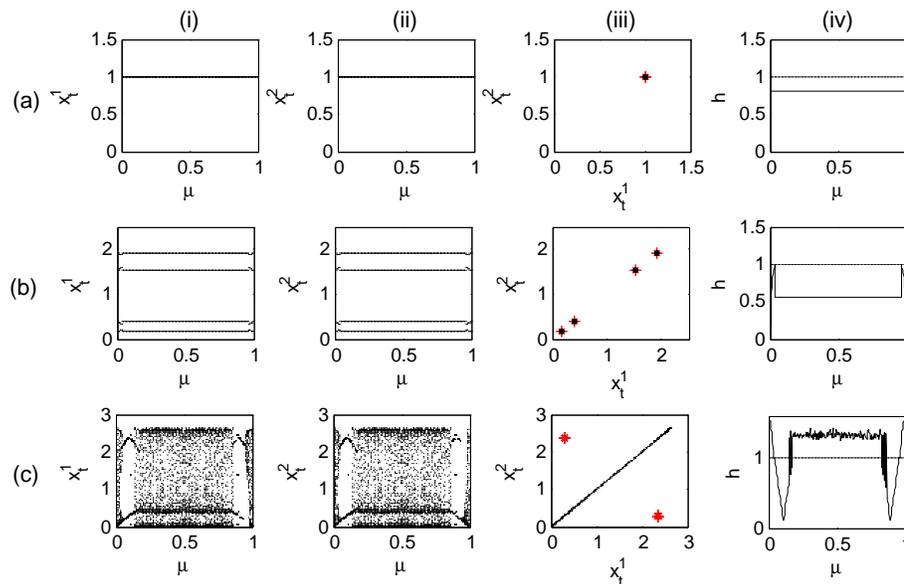


Figura 5.18: Atrator sincronizado para dois sítios e distribuição com mudança de sítio. A dinâmica local é dada por $f(x_1, x_2) = (x_1 e^{r(1-x_1)}, x_2 e^{r(1-x_2)})$. (a) $r = 1,8$. (b) $r = 2,6$. (c) $r = 3,1$. (i) x_1^t vs μ . (ii) x_2^t vs μ . (iii) x_2^t vs x_1^t para $\mu = 0,1$ (vermelho*) e $\mu = 0,5$ (preto.). (iv) Número paralelo de Lyapunov vs μ .

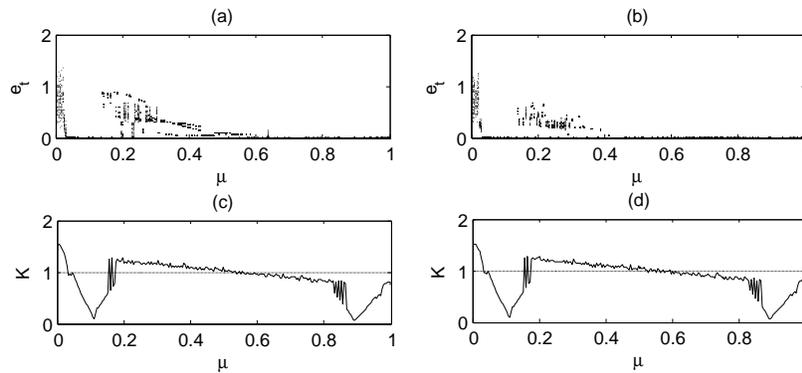


Figura 5.19: Erro de sincronização ((a) e (b)) e respectivo maior número de Lyapunov transversal ((c) e (d)) vs μ , para dois sítios e distribuição com mudança de sítio. Dinâmica local é dada por $f(x_1, x_2) = (x_1 e^{r(1-x_1)}, x_2 e^{r(1-x_2)})$ com $r = 3.1$. (a) 5 grupos. (b) 10 grupos.

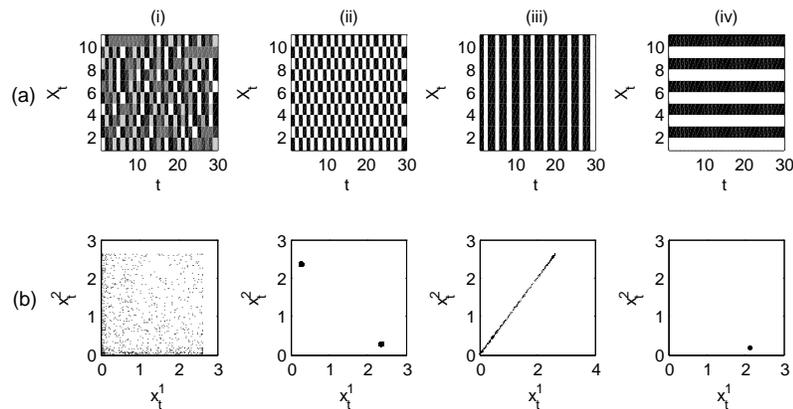


Figura 5.20: Gráficos sítios-tempo considerando 5 grupos e distribuição com mudança de sítio. (a) X_t vs t . (b) x_t^1 vs x_t^2 . (i) $\mu = 0,01$. (ii) $\mu = 0,1$. (iii) $\mu = 0,8$. (iv) $\mu = 0,95$.

5.2 Sincronização nas Duas Escalas

Um caso particular de sincronização ocorre quando todos os sítios em todos os grupos seguem a mesma dinâmica. Isso ocorre se e somente se $\vec{1}$ é um autovetor da matriz $A = I - M + WM$. Como comentado na seção anterior (seção 4.2.1), a dinâmica dos sítios encontra-se na diagonal do espaço de fase e é dada pela dinâmica local de cada sítio. Para isso acontecer, as linhas assim como as colunas da matriz W devem somar 1. Duas distribuições que se enquadram nesse caso são a distribuição uniforme e a distribuição com mudança de sítio.

Para fazermos algumas interpretações de sincronização nas duas escalas, definimos o erro de sincronização nas duas escalas, e_t , por

$$e_t = \frac{e_t^1 + e_t^2}{2} \quad (5.28)$$

onde

$$e_t^1 = \frac{1}{nd} \sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^d |x_t^{i,j} - x_t^{i+1,j}| \quad (5.29)$$

e

$$e_t^2 = \frac{1}{nd} \sum_{i=1}^d \sum_{j=1}^n |x_t^{i,j} - x_t^{i,j+1}| \quad (5.30)$$

com $x_t^{d+1,j} = x_t^{1,j}$, $x_t^{i,n+1} = x_t^{i,1}$. O primeiro erro, e_t^1 , calcula o erro de sincronização entre os sítios de cada grupo, enquanto e_t^2 calcula o erro entre os grupos. Assim, obtemos sincronização nas duas escalas se $e_t \rightarrow 0$ ao $t \rightarrow \infty$.

Na Figura 5.21 apresentamos o erro de sincronização e o respectivo maior número transversal de Lyapunov para a distribuição uniforme e para a distribuição com mudança de sítio, para $r = 3, 1$ e 5 grupos. Podemos observar que a estabilidade desse atrator é caracterizada por altas taxas de migração. Além disso, a metapopulação é caracterizada por comportamentos fora de fase nas regiões onde não ocorre sincronização nas duas escalas (ver Figuras 5.22 e 5.23).

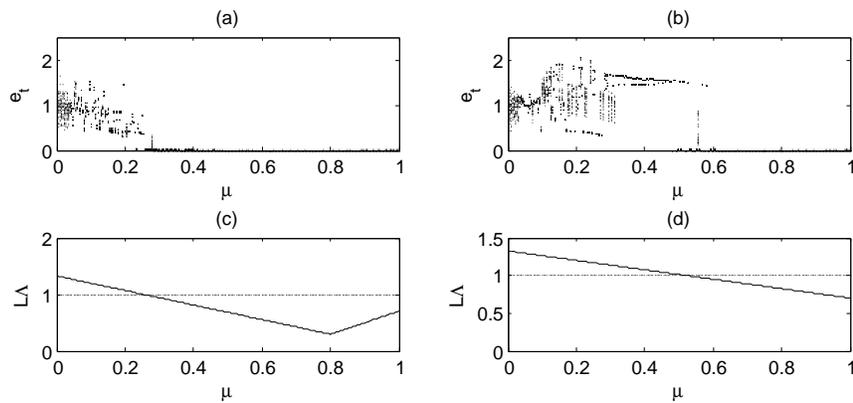


Figura 5.21: Erro de sincronização ((a) e (b)) e respectivo maior número transversal de Lyapunov ((c) e (d)) vs μ . Dinâmica local é dada por $f(x_1, x_2) = (x_1 e^{r(1-x_1)}, x_2 e^{r(1-x_2)})$ com $r = 3, 1$ e $n = 5$. (a) Distribuição uniforme. (b) Distribuição com mudança de sítio.

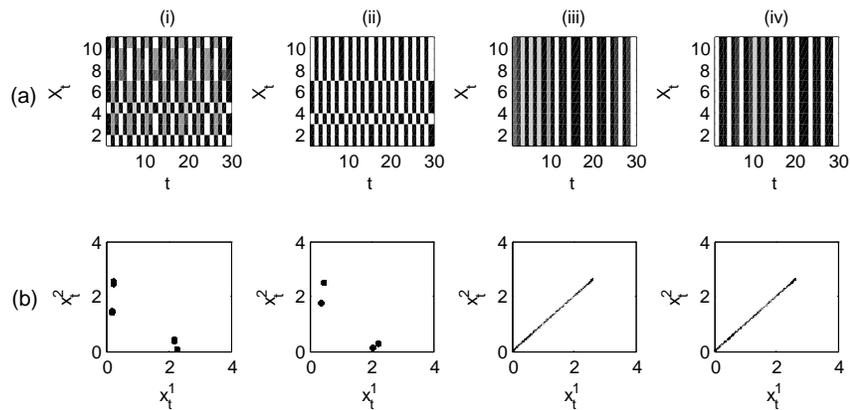


Figura 5.22: Gráficos sítios-tempo considerando sincronização nas duas escalas, distribuição uniforme e 5 grupos. (a) X_t vs t . (b) x_t^1 vs x_t^2 . (i) $\mu = 0, 1$. (ii) $\mu = 0, 2$. (iii) $\mu = 0, 5$. (iv) $\mu = 0, 8$.

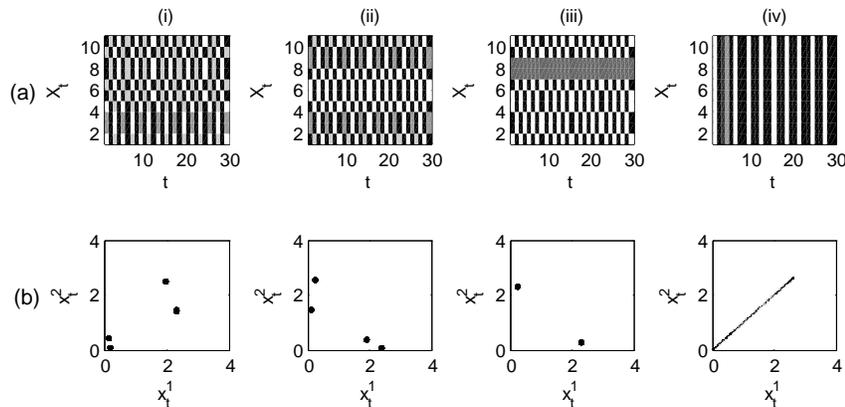


Figura 5.23: Gráficos sítios-tempo considerando sincronização nas duas escalas, distribuição com mudança de sítio e 5 grupos. (a) X_t vs t . (b) x_t^1 vs x_t^2 . (i) $\mu = 0, 1$. (ii) $\mu = 0, 2$. (iii) $\mu = 0, 5$. (iv) $\mu = 0, 8$.

5.3 Distribuição com Migração Interna entre os Sítios

Na seção anterior, exploramos casos do modelo considerando diferentes distribuições entre os sítios. Um fator importante no modelo é a interação entre os sítios dos grupos, principalmente pelo fato deles serem acoplados por processo de dispersão de curta distância. Por simplicidade, exploramos as consequências desse fator para duas distribuições: distribuição preferencial e distribuição uniforme.

5.3.1 Distribuição Preferencial com Migração Interna entre os Sítios

Agora consideramos os sítios de cada grupo conectados por movimentos migratórios. A dinâmica local em cada grupo é dada por

$$\mathbf{f}(x_1, x_2) = \begin{pmatrix} (1 - m)f(x_1) + mf(x_2) \\ (1 - m)f(x_2) + mf(x_1) \end{pmatrix}, \quad (5.31)$$

onde m é a fração de migração entre os sítios locais e f é a função exponencial de Ricker ($f(x) = xe^{r(1-x)}$).

Para o caso de distribuição preferencial, o sistema de equações que gera as trajetórias sincronizadas é dada por

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1(x_t^1, x_t^2) + \mu f_2(x_t^1, x_t^2) \\ f_2(x_t^1, x_t^2) - \mu f_2(x_t^1, x_t^2) \end{pmatrix}, \quad (5.32)$$

onde $f_1(x_t^1, x_t^2) = (1 - m)f(x_t^1) + mf(x_t^2)$ e $f_2(x_t^1, x_t^2) = (1 - m)f(x_t^2) + mf(x_t^1)$.

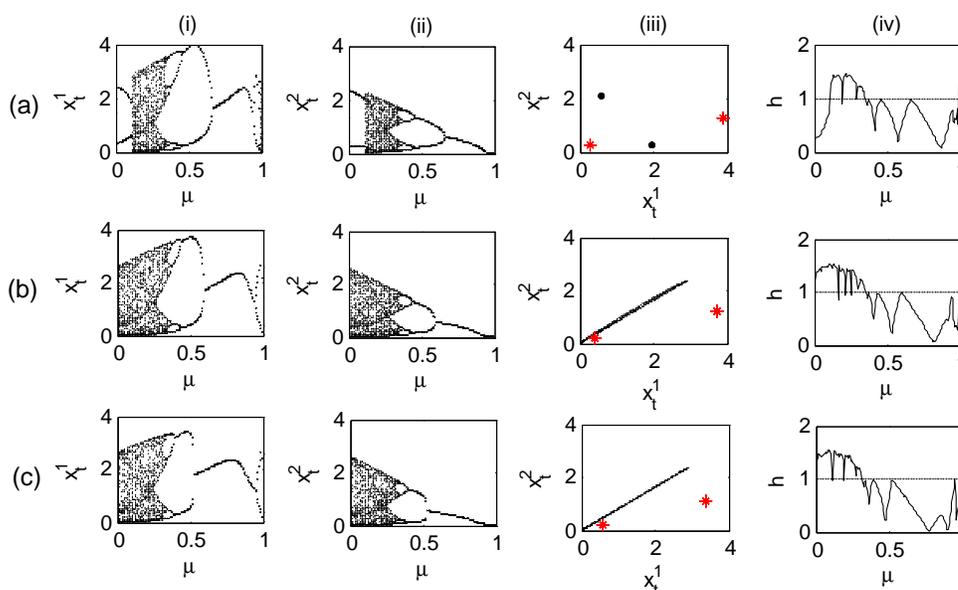


Figura 5.24: Atrator sincronizado com interação entre os sítios locais de cada grupo e distribuição uniforme. A dinâmica local de cada grupo é dada por $\mathbf{f}(x_1, x_2) = ((1 - m)x_1e^{r(1-x_1)} + mx_2e^{r(1-x_2)}, (1 - m)x_2e^{r(1-x_2)} + mx_1e^{r(1-x_1)})$, com $r = 3, 1$. (a) $m = 0, 1$. (b) $m = 0, 35$. (c) $m = 0, 5$. (i) x_t^1 vs μ . (ii) x_t^2 vs μ . (iii) x_t^2 vs x_t^1 for $\mu = 0, 1$ (preto.) e $\mu = 0, 5$ (vermelho*). (iv) Número paralelo de Lyapunov* vs μ .

A Figura 5.24 mostra as trajetórias sincronizadas para 3 valores da taxa de migração entre os sítios locais de cada grupo, com $r = 3, 1$. Para $m = 0, 1$, observamos atratores sincronizados com um comportamento periódico mesmo quando as taxas de migração entre os grupos é pequena, $\mu < 0, 125$ (Figura 5.24(a)). O aumento da taxa de migração entre os sítios para $m = 0, 35$ (Figura 5.24(b)) não apresenta trajetórias periódicas para pouca interação. Para $m = 0, 5$, observa-se um padrão similar ao caso de $m = 0, 35$ (Figura

5.24(c)). Além disso, ao compararmos com o caso que não ocorre interação entre os sítios (ver Figura 5.12 (c)), as trajetórias são diferentes nas regiões caracterizadas por atratores com um comportamento fora de fase ($0, 1 \leq \mu \leq 0, 27$), enquanto para $\mu \geq 0, 27$, elas são praticamente as mesmas. Na coluna (iii), mostramos o espaço de fase. Para $\mu = 0, 1$ e $m = 0, 1$, a trajetória sincronizada é atraída para um ciclo de período 2 e fora de fase, enquanto para $m = 0, 35$ e $m = 0, 5$ a trajetória sincronizada muda seu comportamento e se distribui próxima a diagonal do espaço de fase. Para $\mu = 0, 5$, as trajetórias sincronizadas possuem período 2, para $m = 0, 1$, $m = 0, 35$ e $m = 0, 5$.

5.3.2 Distribuição Uniforme com Migração Interna entre os Sítios

Na distribuição uniforme, o sistema de equações que gera as trajetórias sincronizadas é dado por

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1(x_t^1, x_t^2) - 0,5\mu f_1(x_t^1, x_t^2) + 0,5\mu f_2(x_t^1, x_t^2) \\ f_2(x_t^1, x_t^2) - 0,5\mu f_2(x_t^1, x_t^2) + 0,5\mu f_1(x_t^1, x_t^2) \end{pmatrix}, \quad (5.33)$$

onde $f_1(x_t^1, x_t^2) = (1 - m)f(x_t^1) + mf(x_t^2)$ e $f_2(x_t^1, x_t^2) = (1 - m)f(x_t^2) + mf(x_t^1)$.

A Figura 5.25 mostra os atratores sincronizados para 3 valores da taxa de migração, com $r = 3, 1$. Novamente, para $m = 0, 1$, observamos atratores sincronizados mesmo quando a interação entre os grupos é pequena, $\mu < 0, 125$ (Figura 5.25(a)). Para $m = 0, 35$ e $m = 0, 5$ (Figura 5.25(b) e (c)) apresentam o mesmo padrão independentemente das taxas de migração e as trajetórias estão contidas no espaço de fase. Note que o fator migração interna entre os grupos de sítios faz as trajetórias sincronizadas com um comportamento caótico e de período 2 fora de fase serem instáveis, enquanto as trajetórias sincronizadas e contidas na diagonal do espaço de fase são estáveis, principalmente para $m = 0, 35$ e $m = 0, 5$.

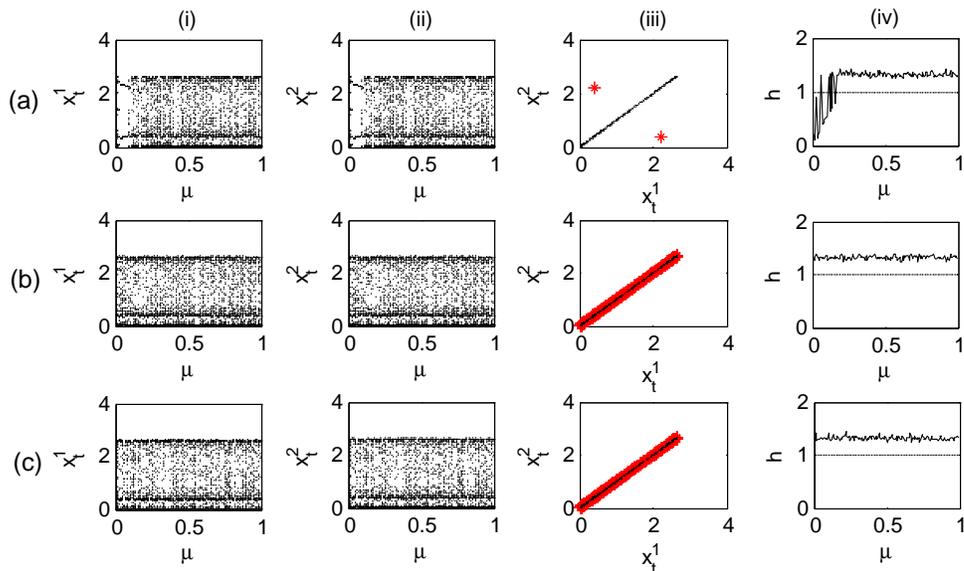


Figura 5.25: Atrator sincronizado com interação entre os sítios e distribuição uniforme. A dinâmica local de cada grupo é dada por $\mathbf{f}(x_1, x_2) = ((1 - m)x_1e^{r(1-x_1)} + mx_2e^{r(1-x_2)}, (1 - m)x_2e^{r(1-x_2)} + mx_1e^{r(1-x_1)})$ com $r = 3, 1$. (a) $m = 0, 1$. (b) $m = 0, 35$. (c) $m = 0, 5$. (i) x_t^1 vs μ . (ii) x_t^2 vs μ . (iii) x_t^2 vs x_t^1 para $\mu = 0, 1$ (vermelho*) e $\mu = 0, 5$ (preto.). (iv) Número de Lyapunov paralelo vs μ .

5.4 Grupos com um Número Arbitrário de Sítios

O aumento no número de sítios em cada grupo e a migração por dispersão de curta distância pode mudar a dinâmica das trajetórias sincronizadas. Vamos relatar a influência desses fatores para as distribuições preferencial e uniforme.

5.4.1 Distribuição Preferencial

Considerando distribuição preferencial e um número arbitrário de sítios em cada grupo, as equações que geram as trajetórias sincronizadas com d sítios podem ser escritas

como

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \\ \vdots \\ x_{t+1}^d \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} y_t^1 \\ y_t^2 \\ \vdots \\ y_t^d \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} \mu_1 y_t^1 \\ \mu_2 y_t^2 \\ \vdots \\ \mu_d y_t^d \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 1 & 1 & \dots & 1 \\ 0 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix} * \begin{pmatrix} \mu_1 y_t^1 \\ \mu_2 y_t^2 \\ \vdots \\ \mu_d y_t^d \end{pmatrix} \quad (5.34)$$

onde $(y_t^1, y_t^2, \dots, y_t^d) = (x_t^1 e^{r(1-x_t^1)}, x_t^2 e^{r(1-x_t^2)}, \dots, x_t^d e^{r(1-x_t^d)})$. Assim, podemos escrever as equações acima na forma

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \\ \vdots \\ x_{t+1}^d \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_t^1 e^{r(1-x_t^1)} + \mu_2 x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} + \dots + \mu_d x_t^d e^{r(1-x_t^d)} \\ x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} - \mu_2 x_t^2 e^{r(1-x_t^2)} \\ \vdots \\ x_t^d e^{r(1-x_t^d)} - \mu_d x_t^d e^{r(1-x_t^d)} \end{pmatrix}. \quad (5.35)$$

Procedendo de maneira análoga à seção 5.1.1, podemos calcular pontos fixos e analisar a sua estabilidade. Os pontos fixos são dados por

- Populações extintas: $\mathbf{x}_1^* = (0, 0, \dots, 0)$,
- População 1 persiste: $\mathbf{x}_2^* = (1, 0, 0, \dots, 0)$,
- As populações persistem: $\mathbf{x}_3^* = (x_1^*, 1 - \frac{\log(\frac{1}{1-\mu_2})}{r}, \dots, 1 - \frac{\log(\frac{1}{1-\mu_d})}{r})$.

Linearizando o sistema de equações, obtemos que a matriz Jacobiana é triangular superior e os valores da diagonal aplicada nos pontos fixos são dados por: $\{1 - r x_1^* e^{r(1-x_1^*)}, (1 - r x_2^* - \mu_2 + r \mu_2 x_2^*) e^{r(1-x_2^*)}, \dots, (1 - r x_d^* - \mu_d + r \mu_d x_d^*) e^{r(1-x_d^*)}\}$. Assim, obtemos

- \mathbf{x}_1^* é estável se $r < 0$;
- \mathbf{x}_2^* é estável se $0 < r < 2$, $\mu_i > 1 - e^{-r}$, $i = 2, \dots, d$;
- $\mathbf{x}_3^* = (x_1^*, 1 - \frac{\log(\frac{1}{1-\mu_2})}{r}, \dots, 1 - \frac{\log(\frac{1}{1-\mu_d})}{r})$ é estável se $1 - e^{-r+2} < \mu_i < 1 - e^{-r}$, $i = 1, \dots, d$.

Apesar da similaridade nos cálculos com o caso de 2 sítios, podemos observar que o aumento no número de sítios em cada metapopulação diminui significativamente a região onde os pontos fixos são estáveis. Por exemplo, para o ponto $\mathbf{x}_3^* = (x_1^*, 1 - \frac{\log(\frac{1}{1-\mu_2})}{r}, \dots, 1 - \frac{\log(\frac{1}{1-\mu_d})}{r})$ ser estável, todas as taxas de migração μ_i devem estar contidas no intervalo $(1 - e^{-r+2}, 1 - e^{-r})$, $i = 1, \dots, d$.

Na figura 5.26 mostra-se o valor do número paralelo de Lyapunov e o maior número transversal de Lyapunov, com diferentes números de sítios em 5 grupos, em função da migração local entre os sítios (m) e da migração entre os grupos, tal que $\mu := \mu_1 = \mu_2 = \dots = \mu_d$. Podemos observar diferentes regiões que geram trajetórias periódicas e caóticas e sua estabilidade transversal. A medida que a taxa de migração interna é aumentada, $m = 0, 1$ e $m = 0, 2$, as trajetórias possuem um efeito estabilizante e tornam-se periódicas independentemente do valor de μ . Para $m = 0, 5$ e $m = 0, 8$, as trajetórias sincronizadas dependem da taxa de migração μ , assim como a sua estabilidade (Figura 5.27).

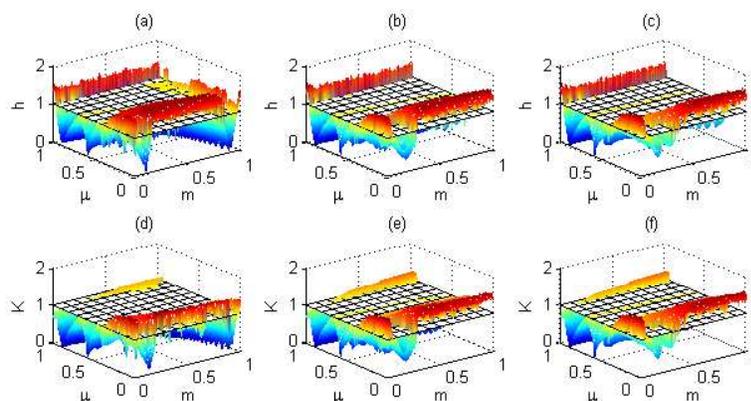


Figura 5.26: Número de Lyapunov paralelo ((a), (b) e (c)) e maior número de Lyapunov transversal ((d), (e) e (f)) vs μ , com distribuição preferencial. Dinâmica local de cada sítio: $f(x) = x \exp(r(1 - x))$, com $r = 3, 1$. Considera-se 5 grupos. (a) 2 sítios, (b) 5 sítios e (c) 10 sítios em cada grupo.

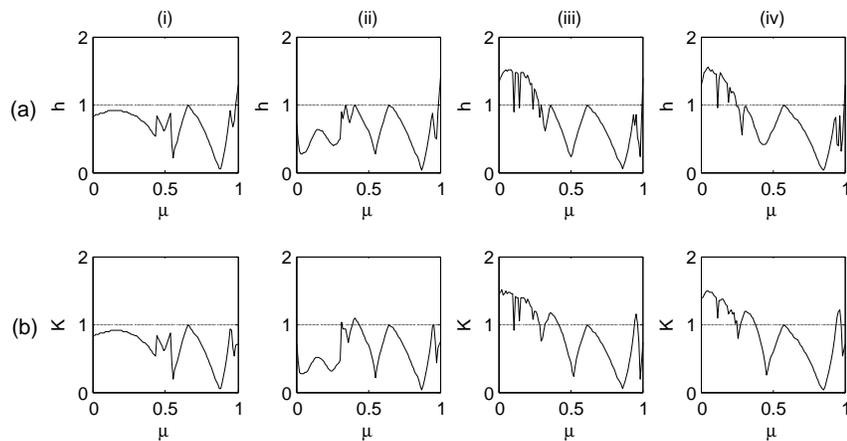


Figura 5.27: (a) Número paralelo de Lyapunov e (b) Maior número transversal de Lyapunov vs μ com movimento preferencial e 5 sítios em cada grupo. Considera-se 5 grupos. (i) $m = 0, 1$. (ii) $m = 0, 2$. (iii) $m = 0, 5$. (iv) $m = 0, 8$.

5.4.2 Distribuição Uniforme

Considerando um número arbitrário de sítios em cada grupo e distribuição uniforme, observamos três comportamentos típicos das trajetórias sincronizadas. Pouca interação tanto entre os sítios locais de cada grupo quanto entre os grupos de sítios, observamos trajetórias caóticas. Nas regiões onde os números paralelos de Lyapunov são inferiores a 1, os atratores são caracterizados por um comportamento fora de fase, enquanto na região restante, as trajetórias sincronizadas estão contidas na diagonal do espaço de fase (ver Figura 5.28). Os cortes transversais apresentados na Figura 5.29 mostram que para $m = 0, 1$ e $m = 0, 2$, temos trajetórias sincronizadas fora de fase e contidas na diagonal de fase. Ao aumentarmos a taxa de migração interna para $m = 0, 5$ e $m = 0, 8$, observamos apenas trajetórias contidas na diagonal do espaço de fase.

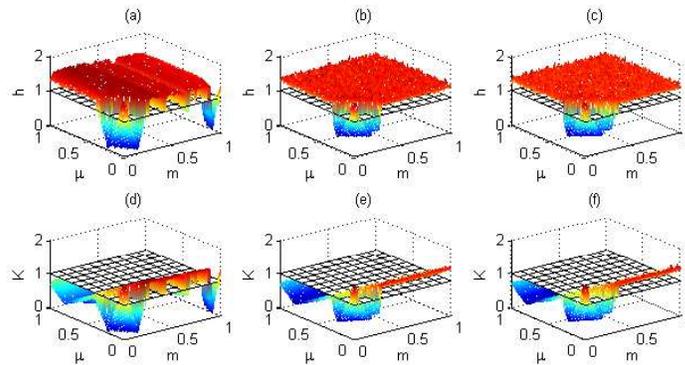


Figura 5.28: Número de Lyapunov paralelo ((a), (b) e (c)) e maior número de Lyapunov transversal ((d), (e) e (f)) vs μ , com distribuição uniforme. Dinâmica local de cada sítio: $f(x) = x \exp(r(1 - x))$, com $r = 3, 1$. Considera-se 5 grupos. (a) 2 sítios, (b) 5 sítios e (c) 10 sítios em cada grupo.

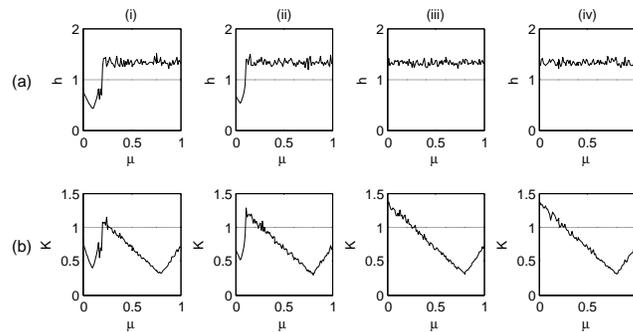


Figura 5.29: (a) Número de Lyapunov paralelo e (b) maior número transversal de Lyapunov vs μ , com distribuição uniforme e 5 sítios em cada grupo. Considera-se 5 grupos. (i) $m = 0, 1$. (ii) $m = 0, 2$. (iii) $m = 0, 5$. (iv) $m = 0, 8$.

5.5 Discussão

Neste capítulo, apresentamos simulações numéricas do comportamento do modelo metapopulacional com sítios distribuídos em duas escalas. Na escala local, os sítios estão acoplados por dispersão de curta distância formando um grupo. Na escala regional, os grupos de sítios estão acoplados por processo de dispersão de longo alcance. Nossas simulações mostram os diferentes comportamentos gerados por diferentes matrizes de distribuição que ditam como os indivíduos se distribuem nos grupos de sítios vizinhos após o processo de dispersão de longo alcance.

No caso de distribuição preferencial, indivíduos que chegam num novo grupo migram preferencialmente para o sítio de número 1, sintetiza um sistema de equações que descreve uma dispersão assimétrica entre duas populações onde apenas uma delas migra. Nesse caso, observa-se extinção e persistência nos sítios locais e um efeito estabilizante nas trajetórias sincronizadas especialmente para altas taxas de migração (Figura 5.1). O efeito estabilizante é observado para qualquer taxa de crescimento, exceto para $0 < r < 2$ cuja dinâmica local de um sítio isolado e a trajetória sincronizada convergem para um ponto fixo. No caso de distribuição uniforme, indivíduos se distribuem nos sítios dos grupos vizinhos com a mesma probabilidade, o sistema de equações que gera as trajetórias sincronizadas sintetiza duas populações com dispersão simétrica. Observam-se trajetórias totalmente diferentes quando comparadas com o caso de distribuição preferencial (Figura 5.7). Para $r = 3,1$, cuja dinâmica local tem uma trajetória caótica, as trajetórias sincronizadas apresentam basicamente 3 diferentes comportamentos. Trajetórias sincronizadas com comportamento caótico são observadas para taxas de migração pequenas ($\mu < 0,09$). Taxas de migração intermediária ($0,09 \leq \mu \leq 0,27$) caracterizam trajetórias sincronizadas de período 2 e fora de fase ($x_{t+1}^1 = x_t^2$). Enquanto para taxas de migração maiores que 0,27, elas estão contidas na diagonal do espaço de fase ($x_t^1 = x_t^2$). Se o conjunto de grupos evolui com seus sítios com período 2 e fora de fase, então a soma de indivíduos em cada grupo é a mesma, mas os sítios locais não evoluem com a mesma densidade. Por outro lado, se os grupos evoluem de acordo com a trajetória contida na diagonal do espaço de fase, então todos os sítios em todos os grupos seguem a mesma dinâmica.

O caso com distribuição preferencial a um sítio, onde indivíduos se distribuem com maior frequência para determinados sítios no grupo vizinho, mistura os comportamentos observados nas duas distribuições descritas acima (Figura 5.12), enquanto a distribuição com mudança de sítio, onde indivíduos que migram do sítio 1 escolhem o sítio 2 no grupo vizinho e indivíduos que migram do sítio 2 escolhem o sítio 1, sintetiza duas populações com dispersão simétrica e as trajetórias sincronizadas tem o mesmo comportamento da distribuição uniforme (Figura 5.18(c)), a principal diferença é um estado de equilíbrio para altas taxas de migração. Sendo assim, a forma de dispersão em um modelo espacial pode ter um impacto muito grande nas previsões desses sistemas. Em nosso modelo com dois sítios em cada grupo, observamos que cada distribuição é caracterizada por um comportamento característico. No caso da distribuição preferencial, temos trajetórias sincronizadas caracterizadas por um efeito estabilizante, enquanto a distribuição uniforme tem trajetórias sincronizadas em fase e fora de fase.

As regiões da estabilidade de trajetórias sincronizadas para diferentes matrizes de distribuição também foram analisadas. Em todos os casos, foi observado que trajetórias sincronizadas com um comportamento periódico não são desestabilizadas. Portanto, se a trajetória sincronizada é periódica, os sítios locais que compõem um grupo não mudam suas propriedades devido ao processo migratório. Por outro lado, a estabilidade de trajetórias sincronizadas com um comportamento caótico depende do processo de dispersão. Na distribuição preferencial, as trajetórias sincronizadas são estáveis se as taxas de migração são maiores que um determinado valor, enquanto pouca interação é mais caracterizada por trajetórias sincronizadas instáveis com um comportamento caótico para várias distribuições (Figura 5.3, 5.8, 5.13, e 5.19). Obviamente, outras dinâmicas locais, topologias de rede, matrizes de distribuição poderiam ser consideradas, mas nosso principal objetivo foi descrever padrões metapopulacionais importantes do ponto de vista ecológico e epidemiológico.

6 SISTEMA METAPOPOPULACIONAL EM DUAS ESCALAS COM MULTI-ESPÉCIES

A maior parte da teoria e aplicações em metapopulação considera uma única espécie. Entretanto, modelos reais com sítios poderão conter uma coleção de espécies. A dinâmica individual de cada espécie pode apresentar interações biológicas como competição [14, 28], predação e parasitismo [33] que podem afetar a composição e estabilidade da metapopulação. Estudos para descrever modelos metapopulacionais habitados por multi-espécies foram feitos em [28, 39, 58, 64, 68, 69]. Em [39] foi analisado a estabilidade local de soluções homogêneas (todas as populações locais tem a mesma densidade a cada geração). O agrupamento dos sítios é descrito por uma matriz e a estabilidade local de soluções homogêneas é dada pelos autovalores dessa matriz. Um resultado obtido em [68] é que a dispersão não possui efeito na estabilidade de equilíbrios homogêneos quando a dinâmica local é dada por uma simples espécie ou até mesmo por espécies que competem [68]. Por outro lado, se a dinâmica local é dada por um modelo hospedeiro-parasitóide com taxas de dispersão extremas (uma alta e a outra baixa), a dispersão pode causar instabilidades [69]. Em [58] adiciona-se na dinâmica local um fator onde a taxa de ataque do parasitóide depende de cada sítio e mostram-se os efeitos deste fator na dinâmica de hospedeiros e parasitóides.

Neste capítulo estendemos o caso de uma única espécie para multi-espécies no modelo metapopulacional com sítios distribuídos em duas escalas. Analogamente ao capítulo 4, descrevemos o modelo e analisamos a estabilidade local de soluções sincronizadas para populações em uma escala local e regional. Apresentamos o modelo de equações discretas, analisamos a estabilidade local de trajetórias sincronizadas e obtemos um critério baseado no cálculo dos números transversais de Lyapunov. Simulações numéricas considerando a dinâmica local dada por modelos que consideram hospedeiro-parasitóide e competição de duas espécies são apresentadas.

6.1 Modelo Metapopulacional

Para descrever o modelo metapopulacional composto por multi-espécies e sítios distribuídos em duas escalas geográficas, iniciamos descrevendo o modelo visto da escala local, ou seja, os sítios estão acoplados por processo de dispersão de curta distância formando um grupo de sítios, ou conglomerados. Em seguida, descrevemos o modelo visto da escala global onde os grupos de sítios são conectados por processo de dispersão de longo alcance. De fato, a configuração da rede é a mesma descrita no capítulo 4, temos n grupos de sítios espacialmente distribuídos onde cada grupo possui d sítios iguais, totalizando nd sítios.

6.1.1 Modelo Metapopulacional na Escala Local

Iniciamos descrevendo o modelo visto da escala local. Consideramos d sítios enumerados por $1, 2, \dots, d$ onde p espécies interagem e conectados por processo de dispersão de curta distância. A dinâmica local de cada sítio é dada por um mapeamento $F : R^p \rightarrow R^p$ de classe C^1 . Na falta de dispersão entre os sítios, a evolução da população é dada por

$$\mathbf{x}_{t+1}^i = F(\mathbf{x}_t^i), \quad (6.1)$$

onde $\mathbf{x}_t^i = (x_t^{i,1}, x_t^{i,2}, \dots, x_t^{i,p}) \in R^p$ é o vetor de densidade populacional do sítio i e cada $x_t^{i,q}$ representa a densidade de indivíduos da espécie q , $q = 1, 2, \dots, p$, no sítio i , $i = 1, 2, \dots, d$, no passo de tempo t . A função F resulta no número de indivíduos da espécie q após a interação com as outras espécies e pode ser dada por modelos conhecidos da literatura que consideram interação presa-predador, hospedeiro-parasitóide, competição de espécies ou sistemas epidemiológicos.

Após a dinâmica local dada por (6.1), indivíduos migram entre esses sítios. Seja m_q a fração de indivíduos da espécie q que parte do sítio i , $0 \leq m_q \leq 1$, $q = 1, 2, \dots, p$. A densidade de indivíduos que parte do sítio i no passo de tempo t é dado por $\mathbf{M}_{EL}F(\mathbf{x}_t^i)$, onde $\mathbf{M}_{EL} = \text{diag}(m_1, m_2, \dots, m_p)$, $i = 1, 2, \dots, d$. Assim como no caso de uma simples espécie, o processo de migração entre os sítios é descrito por uma matriz de configuração Γ com entradas γ_{ik} que representam a preferência de indivíduos que partem do sítio k para se estabelecer no sítio i , $0 \leq \gamma_{ik} \leq 1$, $i, k = 1, 2, \dots, d$. Fazendo essas considerações,

o número de indivíduos que partem do sítio i e move-se para o sítio k é $\gamma_{ik}\mathbf{M}_{EL}F(\mathbf{x}_t^i)$. Supomos que indivíduos não retornam ao sítio original, portanto $\gamma_{ii} = 0$ para todo $i = 1, 2, \dots, d$. Além disso, com a suposição na conservação de indivíduos durante a dispersão, temos $\sum_{i=1}^d \gamma_{ik} = 1$, para todo $k = 1, 2, \dots, d$. Portanto, podemos escrever as equações descrevendo a dinâmica do sistema de sítios com multi-espécies conectados por processo de dispersão de curta distância por

$$\mathbf{x}_{t+1}^i = (I - \mathbf{M}_{EL})F(\mathbf{x}_t^i) + \sum_{k=1}^d \gamma_{ik}\mathbf{M}_{EL}F(\mathbf{x}_t^k), \quad i = 1, 2, \dots, d. \quad (6.2)$$

As hipóteses feitas sobre a rede para descrever a dinâmica entre d sítios e conectados por dispersão de curta distância são as mesmas feitas para descrever o comportamento de uma simples espécie. Se F for unidimensional, temos o modelo com uma simples espécie descrito no capítulo 3. Além disso, por simplicidade, consideramos que as taxas de migração não dependem da densidade e do tempo.

6.1.2 Modelo Metapopulacional em Duas Escalas Geográficas

O modelo metapopulacional em duas escalas geográficas considera grupos de sítios habitados por multi-espécies e conectados por processo de dispersão de longo alcance. Em cada grupo, os sítios estão conectados por processo de dispersão de curta distância. Denotamos por $x_t^{j,i,q}$ o número de indivíduos no sítio i do grupo j da espécie q , $i = 1, 2, \dots, d$, $j = 1, 2, \dots, n$, $q = 1, 2, \dots, p$ no tempo t . A distribuição de indivíduos em cada grupo de sítio j é descrita pelo vetor de dimensão dp dado por $X_t^j = (\mathbf{x}_t^{j1}, \mathbf{x}_t^{j2}, \dots, \mathbf{x}_t^{jd}) \in R^{dp}$, onde $\mathbf{x}_t^{ji} = (x_t^{ji,1}, x_t^{ji,2}, \dots, x_t^{ji,p}) \in R^p$. Supomos que ocorre uma dinâmica local em cada grupo de sítios, onde indivíduos migram entre os sítios que compõem um conglomerado. Portanto, movimentos locais precedem dispersão regional. Definimos a seguinte função vetorial $\mathbf{F} : R^{dp} \rightarrow R^{dp}$ para descrever o processo de dinâmica local em cada grupo de sítios j

$$\mathbf{F}(X_t^j) = \begin{pmatrix} (I - \mathbf{M}_{EL})F(\mathbf{x}_t^{j1}) + \sum_{k=1}^d \gamma_{1k}\mathbf{M}_{EL}F(\mathbf{x}_t^{jk}) \\ (I - \mathbf{M}_{EL})F(\mathbf{x}_t^{j2}) + \sum_{k=1}^d \gamma_{2k}\mathbf{M}_{EL}F(\mathbf{x}_t^{jk}) \\ \vdots \\ (I - \mathbf{M}_{EL})F(\mathbf{x}_t^{jd}) + \sum_{k=1}^d \gamma_{dk}\mathbf{M}_{EL}F(\mathbf{x}_t^{jk}) \end{pmatrix}. \quad (6.3)$$

Após ocorrer a dinâmica local em cada grupo de sítios, indivíduos migram entre eles por processo de dispersão de longo alcance. Seja $\mu_{i,q}$ a fração de indivíduos da espécie q que parte do sítio i de qualquer grupo em um movimento de dispersão de longo alcance e se estabelece no grupo vizinho. Consideramos que cada espécie migra para os grupos vizinhos e se distribui com diferentes probabilidades nos sítios locais. A ideia é a mesma do capítulo anterior, indivíduos podem migrar para um grupo vizinho e ter uma preferência para se estabelecerem em determinados sítios, ou indivíduos podem escolher os sítios locais no grupo vizinho com a mesma probabilidade. De modo a ter essa consideração no modelo, definimos o coeficiente de interação por w_{ki}^q , $0 \leq w_{ki}^q \leq 1$, para todo $i, k = 1, 2, \dots, d$ e $q = 1, 2, \dots, p$. Esse coeficiente representa o percentual de indivíduos da espécie q que parte do sítio i em um determinado grupo e se estabelece no sítio k do grupo vizinho (ver Figura 6.1).

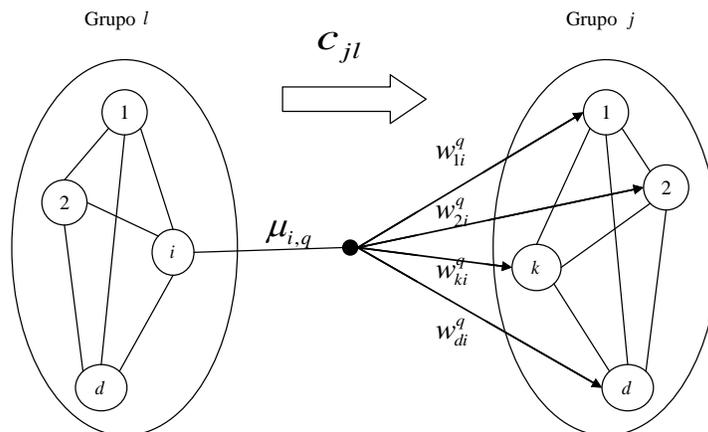


Figura 6.1: Distribuição de indivíduos de uma determinada espécie entre os grupos de sítios. Uma fração de indivíduos $\mu_{i,q}$ da espécie q parte do sítio i do grupo j e uma fração c_{jl} migra para o grupo vizinho l . Os indivíduos que chegam no grupo l se distribuem nos d sítios com proporções w_{ki}^q . Portanto, a fração de indivíduos que parte do sítio i do grupo l e chega no sítio k do grupo j é $w_{ki}^q c_{jl} \mu_{i,q}$.

Fazendo essas considerações, a fração de indivíduos que parte do sítio i no grupo l e chega no sítio k do grupo j é dada por $w_{ki}^q c_{jl} \mu_{i,q}$. Portanto, podemos escrever um sistema de equações que dita a dinâmica do modelo metapopulacional de sítios com multi-espécies

e distribuídos em duas escalas como

$$X_{t+1}^j = (I - \mathbf{M}_{EG})\mathbf{F}(X_t^j) + \sum_{l=1}^n c_{jl}W\mathbf{M}_{EG}\mathbf{F}(X_t^l), \quad j = 1, 2, \dots, n, \quad (6.4)$$

onde \mathbf{M}_{EG} é uma matriz de dimensão $dp \times dp$ dada por $\text{diag}(\mathbf{M}_1, \mathbf{M}_2, \dots, \mathbf{M}_d)$, onde cada \mathbf{M}_i é uma matriz de dimensão $p \times p$ dada por $\text{diag}(\mu_{i,1}, \mu_{i,2}, \dots, \mu_{i,p})$. Além disso, W é a matriz de distribuição com entradas w_{ik} , para todo $i, k = 1, 2, \dots, d$ tal que

$$w_{ik} = \begin{pmatrix} w_{ik}^1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & w_{ik}^2 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & w_{ik}^p \end{pmatrix}. \quad (6.5)$$

Observe que se a metapopulação possuir apenas uma espécie, o sistema de equações (6.4) se reduz ao sistema de equações descrito no capítulo 4. Além disso, o sistema de equações (6.4) é bastante similar ao caso de uma simples espécie, sendo que a principal diferença são os blocos de matrizes w_{ik} da matriz W . Os elementos da diagonal desses blocos representam a preferência de cada espécie se estabelecer num sítio do grupo vizinho. O modelo se reduz ao caso de uma simples espécie se w_{ik} possuir apenas um elemento w_{ik}^1 .

A matriz W diz como os indivíduos se distribuem nos grupos de chegada. A soma de uma coluna de W deve ser zero ou 1. O caso onde a coluna de W é zero significa que a espécie do correspondente sítio não contribui com a dispersão. No caso de ocorrer dispersão, a coluna de W deverá somar 1. Uma distribuição uniforme é obtida no caso de todas as entradas da diagonal de w_{ik} serem iguais a $\frac{1}{d}$.

6.2 Sincronização e Estabilidade Transversal do Modelo

Local

Primeiramente, analisamos a estabilidade transversal de soluções sincronizadas do modelo local dado pelo sistema de equações (6.2). Nosso principal objetivo é descrever as diferenças que o fator multi-espécies pode ter na estabilidade de soluções sincronizadas

num modelo metapopulacional ao compararmos com um modelo com uma simples espécie. Nesse caso, sincronização entre os sítios ocorre se a densidade de cada sítio é a mesma a cada passo de tempo, ou seja, $\mathbf{x}_t^i = \mathbf{x}_t^s, i = 1, 2, \dots, d$, onde $\mathbf{x}_t^s = (x_t^{s,1}, x_t^{s,2}, \dots, x_t^{s,p}) \in \mathbb{R}^p$. Substituindo $\mathbf{x}_t^i = \mathbf{x}_t^s$ na equação (6.2), obtemos a existência de tais soluções sincronizadas se $\sum_{i=1}^d \gamma_{ik} = 1, i = 1, 2, \dots, d$. Além disso, a dinâmica de cada sítio no estado sincronizado satisfaz $\mathbf{x}_{t+1}^i = F(\mathbf{x}_t^i)$, ou seja, no estado sincronizado todo o sistema segue a mesma dinâmica de um sítio isolado dado em (6.1).

Estamos interessados em estudar a estabilidade assintótica do estado sincronizado. Supondo que a matriz Γ é estocástica, podemos proceder de maneira análoga à demonstração do Teorema 4.1 para decompor a matriz Jacobiana em d blocos de dimensão $p \times p$. Nesse caso, o sistema linearizado é dado por

$$Y_{t+1} = \bigoplus_{i=0}^{d-1} (I - \mathbf{M}_{EL} + \kappa_i \mathbf{M}_{EL}) DF(\mathbf{x}_t^s) Y_t, \quad (6.6)$$

onde \bigoplus representa a soma direta e cada κ_i é um autovalor da matriz de configuração Γ e Y_t é uma substituição de variáveis dada por $(Q \otimes I) \Delta_t$, tal que Q é a matriz que diagonaliza Γ e Δ_t representa a evolução da perturbação do estado sincronizado.

A importância da decomposição por blocos está no fato que a estabilidade local do estado sincronizado do sistema (6.2) pode ser estudado analisando o espectro dos blocos individuais de (6.6). Supondo que Γ é duplamente estocástica, temos que 1 é o autovalor dominante de Γ . O bloco correspondendo a tal autovalor resulta nos números paralelos de Lyapunov, que é exatamente os números de Lyapunov do mapeamento local F . Enquanto os outros $d - 1$ blocos correspondem às direções transversais do estado sincronizado e governam sua estabilidade assintótica local. De modo a descrever a estabilidade assintótica local do atrator sincronizado, definimos o maior número transversal de Lyapunov por

$$K(\mathbf{x}_0^s) = \max_{i=1,2,\dots,d-1} \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{i,\tau-1} \cdot \dots \cdot P_{i,1} P_{i,0}\|^{1/\tau} \right), \quad (6.7)$$

onde $P_{i,t} = (I - \mathbf{M}_{EL} + \kappa_i \mathbf{M}_{EL}) DF(\mathbf{x}_0^s), i = 1, 2, \dots, d - 1$, para todos pontos iniciais \mathbf{x}_0^s .

Seja ρ_{EL} a medida natural de probabilidade para F . Supondo a integrabilidade de $\ln^+ \| [I - \mathbf{M}_{EL} + \kappa_i \mathbf{M}_{EL}] DF(X_t^s) \|$ com a ergodicidade de ρ_{EL} , podemos aplicar o

teorema Ergódico de Oseledec [22] para garantir a existência e unicidade ρ_{EL} -quase sempre do limite definindo K em (6.7) e estabelecer um critério para a estabilidade assintótica de um atrator contido na variedade invariante sincronizada dado por

$$K < 1. \quad (6.8)$$

Observe que para uma simples espécie, obtemos que $P_{i,t} = (1 - m_1 + \kappa_i m_1) f'(x_t^s)$, onde $F = f$. Assim, o critério se reduz ao caso de uma simples espécie descrita no capítulo 3 e dado pelo produto de dois quantificadores, onde um deles estava relacionado à dinâmica local e o outro a todo processo migratório, ou seja, $L\Lambda$, onde L é o número de Lyapunov de uma trajetória começando em x_0^s e $\Lambda = \max_{i=1,\dots,d-1} (|1 - m_1 + \kappa_i m_1|)$. Nesse caso, tanto Λ quanto L são menores que 1, portanto, temos que o equilíbrio homogêneo da metapopulação é estável. Por outro lado, quando a dinâmica local for dada por multi-espécies, essa separação não pode ser feita pois as matrizes $(I - \mathbf{M}_{EL} + \kappa_i \mathbf{M}_{EL})$ e $DF(\mathbf{x}_0^s)$ não são comutativas. A exceção ocorre quando as taxas de migração de todas as espécies são as mesmas, ou seja, $m := m_1 = m_2 = \dots = m_p$. Assim, podemos escrever $P_{i,t} = (1 - m + \kappa_i m) DF(\mathbf{x}_0^s)$, $i = 1, 2, \dots, d - 1$. Nesse caso, temos $K = L\Lambda$, onde L é o maior número de Lyapunov do mapeamento p -dimensional que dita a interação entre as espécies e $\Lambda = \max_{i=1,\dots,d-1} (|1 - m + \kappa_i m|)$.

6.3 Sincronização e Estabilidade Transversal do Modelo em Duas Escalas

A seguir, analisamos a estabilidade do estado sincronizado com sítios habitados por multi-espécies e distribuídos em duas escalas geográficas. Para isso, linearizamos o sistema de equações (6.4) em torno de trajetórias sincronizadas obtendo um critério para a estabilidade assintótica local baseado no cálculo dos números transversais de Lyapunov. Para isso, decomposmos a matriz Jacobiana do sistema de equações (6.4) em n blocos de dimensão $dp \times dp$.

O estado sincronizado é alcançado se a densidade de todos os grupos de sítio é a mesma, ou seja, $X_t^j = X_t^s, j = 1, 2, \dots, n$, onde $X_t^s = (\mathbf{x}_t^1, \mathbf{x}_t^2, \dots, \mathbf{x}_t^d) \in R^{dp}$ e $\mathbf{x}_t^i =$

$(x_t^{i,1}, x_t^{i,2}, \dots, x_t^{i,q}) \in R^p$, $t = 0, 1, 2, \dots$. Substituindo $X_t^j = X_t^s$, $j = 1, 2, \dots, n$, na equação (6.4), obtemos a existência de tais soluções sincronizadas se $\sum_{l=1}^n c_{jl} = 1$, $j = 1, 2, \dots, n$. Além disso, a dinâmica de cada grupo de sítios no estado sincronizado satisfaz

$$X_{t+1}^s = (I - \mathbf{M}_{EG} + W\mathbf{M}_{EG})\mathbf{F}(X_t^s). \quad (6.9)$$

O conjunto solução de (6.9) representa o atrator sincronizado e depende da dinâmica local de cada habitat dada por F , do processo de dispersão e da distribuição de indivíduos nos grupos de sítios.

Novamente, estamos interessados em estudar a estabilidade assintótica do estado sincronizado. Linearizando o sistema de equações (6.4) em torno do estado sincronizado e procedendo de maneira análoga a demonstração do Teorema 4.1, obtemos o seguinte sistema linearizado

$$Y_{t+1} = \bigoplus_{j=0}^{n-1} (I - \mathbf{M}_{EG} + \lambda_j W\mathbf{M}_{EG})D\mathbf{F}(X_t^s)Y_t, \quad (6.10)$$

onde \bigoplus representa a soma direta e cada λ_j é um autovalor da matriz de configuração C , $j = 0, 1, 2, \dots, n - 1$.

Novamente, a importância da decomposição por blocos está no fato que a estabilidade local do estado sincronizado do sistema (6.4) pode ser estudado analisando a espectro dos blocos individuais de (6.10). A matriz C é duplamente estocástica e $\lambda_0 = 1$ é o autovalor dominante de C . O bloco correspondendo a tal autovalor corresponde a matriz variacional do sistema de equações (6.9) que gera a trajetória sincronizada, enquanto os outros $n - 1$ blocos correspondem às direções transversais do estado sincronizado e governam sua estabilidade assintótica local. De modo a descrever o comportamento do atrator sincronizado e sua estabilidade local, definimos o número paralelo de Lyapunov por

$$h(z_0^s) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{0,\tau-1} \cdot \dots \cdot P_{0,1}P_{0,0}\|^{1/\tau}, \quad (6.11)$$

onde $P_{0,t} = (I - \mathbf{M}_{EG} + W\mathbf{M}_{EG})D\mathbf{F}(z_t^s)$, e o maior número transversal de Lyapunov por

$$K(X_0^s) = \max_{j=1, \dots, n-1} \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{j,\tau-1} \cdot \dots \cdot P_{j,1}P_{j,0}\|^{1/\tau} \right), \quad (6.12)$$

onde $P_{j,t} = (I - \mathbf{M}_{FG} + \lambda_j W \mathbf{M}_{FG}) D\mathbf{F}(X_t^s)$, $j = 1, 2, \dots, n-1$, para todos pontos iniciais X_0^s .

Seja ρ_{ME} medida natural de probabilidade para \mathbf{g} , onde $\mathbf{g} : R^{dp} \rightarrow R^{dp}$ é dada por $\mathbf{g}(z) = (I - \mathbf{M}_{FG} + W \mathbf{M}_{FG}) \mathbf{F}(X)$, ou seja, o mapeamento que gera o atrator sincronizado dado na equação (6.9). Supondo a integrabilidade de $\ln^+ \| [I - \mathbf{M}_{FG} + \lambda_j W \mathbf{M}_{FG}] D\mathbf{F}(X_t^s) \|$ com a ergodicidade de ρ_{ME} , podemos aplicar o teorema Ergódico de Oseledec [22] para garantir a existência e unicidade ρ_{ME} -quase sempre dos limites definindo h em (6.11) e K em (6.12) e estabelecer um critério para a estabilidade assintótica de um atrator no contido na variedade invariante sincronizada dado por

$$K < 1. \tag{6.13}$$

O valor h está associado ao atrator sincronizado e trajetórias caóticas são observadas se $h > 1$, enquanto trajetórias periódicas para $h < 1$. Observe que se a função responsável pela dinâmica local for unidimensional, o modelo com multi-espécies se reduz ao caso de uma única espécie descrito no capítulo 4.

6.4 Simulações Numéricas considerando um Modelo Hospedeiro-Parasitóide

Quando espécies interagem, a dinâmica de cada espécie é afetada. O uso de modelos para entender as interações entre espécies, tais como presa-predador, foi inicialmente feito por Vito Volterra [84]. A motivação foi que as oscilações observadas em populações de peixes poderiam ser explicadas formulando equações diferenciais que explicassem essa interação entre presas e predadores. Ao mesmo tempo, Alfred Lotka desenvolveu equações similares de modo a explicar problemas ecológicos [49]. Sistemas de hospedeiros e parasitóides podem ser empregados no combate de pestes e é uma das mais importantes interações biológicas do ponto de vista econômico [81], tal como no controle de populações de pulgões em produções de soja [89].

Uma forma mais geral do sistema de equações que considera a interação entre hospedeiros e parasitóides pode ser escrita na forma

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t g(N_t) f(N_t, P_t) \\ P_{t+1} &= c g(N_t) (1 - f(N_t, P_t)), \end{aligned} \quad (6.14)$$

onde c representa o número médio de novos parasitóides gerados por hospedeiro, N_t é a densidade de hospedeiros e P_t é a densidade de parasitóides no tempo t . A função parasitismo, $f(N, P)$, descreve a proporção dos hospedeiros que sobrevivem ao ataque dos parasitóides, enquanto a função $g(N)$ informa a taxa de aumento da população de hospedeiros.

Um modelo de equações discretas que analisam a interação de presas e predadores ou hospedeiros e parasitóides foi desenvolvido por Nicholson e Bailey [63] e dado por

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t \exp(r - aP_t) \\ P_{t+1} &= N_t (1 - \exp(-aP_t)), \end{aligned} \quad (6.15)$$

onde r representa a taxa de crescimento populacional e a mede a eficiência dos parasitóides. Nesse caso, a função parasitismo é dada por $\exp(-aP_t)$ e representa a probabilidade que os hospedeiros escapam do parasitismo.

O modelo de Nicholson-Bailey tem um ponto fixo positivo instável. Um número de efeitos estabilizantes foram assumidos de modo a estabilizar a coexistência nesse tipo de sistemas [6, 59]. Considerando o seguinte modelo baseado no modelo de Nicholson-Bailey,

$$\begin{aligned} N_{t+1} &= N_t \exp\left(r\left(1 - \frac{N_t}{k}\right) - aP_t\right) \\ P_{t+1} &= cN_t (1 - \exp(-aP_t)), \end{aligned} \quad (6.16)$$

onde k é a capacidade de suporte e o termo $\frac{N_t}{k}$ possui um efeito estabilizante no equilíbrio de coexistência, ou seja, temos um ponto fixo estável onde ambos hospedeiros e parasitóides coexistem. Assim, podemos verificar que o sistema de equações acima possui 3 equilíbrios dados por: $(0,0)$, $(k,0)$ e (N^*, P^*) , onde $P^* = \frac{r}{a} \left(1 - \frac{N^*}{k}\right)$ e N^* satisfaz $\frac{r}{acN^*} \left(1 - \frac{N^*}{k}\right) = 1 - \exp\left(-r\left(1 - \frac{N^*}{k}\right)\right)$. Os pontos de equilíbrio $(0,0)$ e $(k,0)$ são instáveis, enquanto a estabilidade de (N^*, P^*) depende dos parâmetros do modelo [6, 59]. Além disso, dependendo dos

parâmetros, o sistema de equações (6.16) pode apresentar variados comportamentos, como mostrado na Figura 6.2.

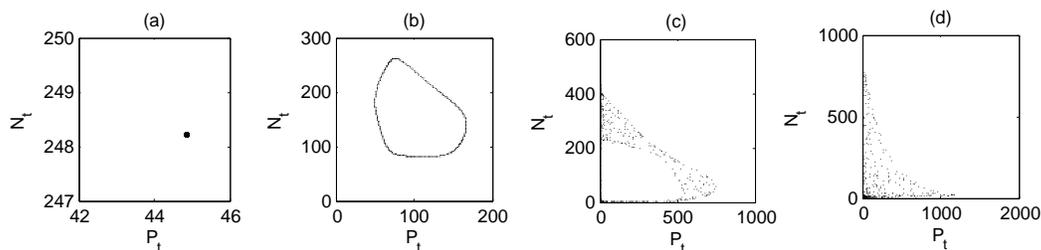


Figura 6.2: Comportamento do sistema hospedeiro parasitóide com $a = 0,01$. (a) $r = 2, c = 0,5, L = 0,85$. (b) $r = 2, c = 1,1, L \approx 1$. (c) $r = 2, c = 3, L = 1,105$. (d) $r = 3,1, c = 3, L = 1,368$.

A estrutura espacial apresentada por modelos metapopulacionais está conectada às propriedades de estabilidade do modelo local e observam-se diferentes padrões ao considerarmos diferentes frações de indivíduos migrando aos sítios vizinhos [32, 67, 70]. Além disso, a estabilidade de equilíbrios homogêneos onde as duas espécies coexistem pode ser desestabilizada quando as taxas de migração das espécies são consideradas altas para uma espécie e baixa para a outra [69].

Através de simulações numéricas, ilustramos o comportamento de uma rede de sítios conectados por processo de dispersão com multi-espécies. Nosso principal objetivo é mostrar as diferenças ao considerarmos a dinâmica local dada pelo sistema hospedeiro parasitóide em (6.16). Ilustramos o comportamento do modelo para um grupo de sítios e representado pelo sistema de equações (6.2) e para grupos de sítios para os casos de distribuição preferencial e distribuição uniforme considerando o sistema de equações (6.4). Nas simulações, os grupos de sítios são acoplados considerando os dois vizinhos mais próximos em forma de anel cujo autovalores são dados por $\lambda_0 = 1$ e $\lambda_j = \cos(\frac{2\pi j}{n})$, $j = 1, 2, \dots, n$.

6.4.1 Dinâmica de um Grupo de Sítios

Apresentamos a seguir a importância que o fator migração pode exercer na sincronização da metapopulação, cuja dinâmica local é dada pelo modelo hospedeiro-parasitóide

em (6.16). Nesse caso, a dinâmica de cada sítio no estado sincronizado segue a mesma dinâmica de um sítio isolado.

A Figura 6.3 mostra alguns casos do modelo considerando-se 5 sítios. No caso dos parâmetros serem dados por $a = 0,01$, $r = 2$ e $c = 0,5$, a trajetória de um sítio isolado converge para um ponto fixo. Nesse caso, o estado sincronizado é caracterizado por um equilíbrio homogêneo onde todos os sítios evoluem com a mesma densidade para cada passo de tempo t . Para $a = 0,01$, $r = 2$ e $c = 1,1$, a trajetória converge para um ciclo limite. Em ambos os casos, ao considerarmos uma rede com um número arbitrário de sítios, observamos que a estabilidade de trajetórias sincronizadas depende do processo migratório e são instáveis principalmente quando a taxa de migração do hospedeiro, m_H , for pequena e a taxa de migração do parasitóide, m_P , for alta e vice-versa (Figura 6.3 (a) e (b)). Isso não é observado nos mapeamentos unidimensionais, ou seja, quando consideramos uma simples espécie em cada sítio [20, 68]. No caso dos parâmetros do modelo dados por $a = 0,01$, $r = 2$ e $c = 3$, temos que a trajetória de um sítio isolado converge para um atrator caótico, assim como para $a = 0,01$, $r = 3,1$ e $c = 3$. Nesses casos, a estabilidade de trajetórias sincronizadas depende do processo migratório (Figura 6.3 (c) e (d)).

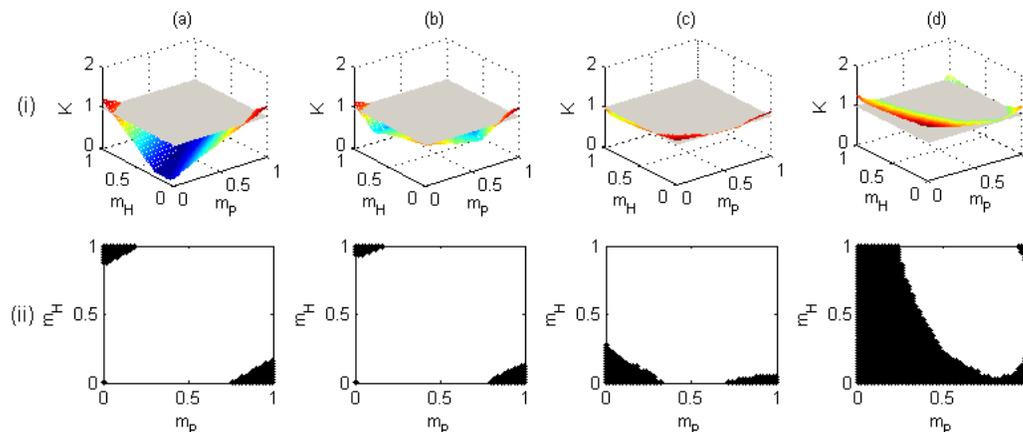


Figura 6.3: Maior número de Lyapunov transversal *vs* m_P e m_H com 5 sítios iguais, sendo $a = 0,01$. (a) $r = 2$, $c = 0,5$. (b) $r = 2$, $c = 1,1$. (c) $r = 2$, $c = 3$. (d) $r = 3,1$, $c = 3$. (i) K . (ii) Projeta-se os valores de $K > 1$ na cor preta.

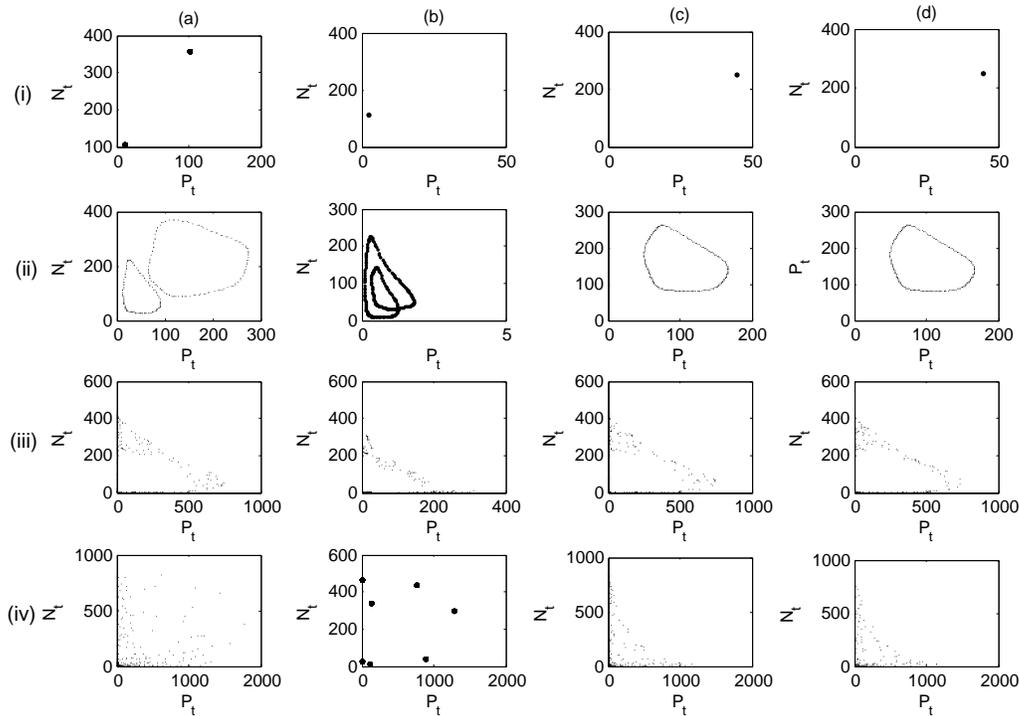


Figura 6.4: Comportamento de uma rede com 5 sítios conectados em forma de anel com dispersão simétrica. Plota-se o número de hospedeiros em função do número de parasitóides do sítio 3. (a) $m_H = 0,01$ e $m_P = 0,99$. (b) $m_H = 0,99$ e $m_P = 0,01$. (c) $m_H = 0,5$ e $m_P = 0,5$. (d) $m_H = 0,7$ e $m_P = 0,3$. (i) $r = 2$, $c = 0,5$, ou seja, a trajetória de um sítio isolado converge para um ponto fixo. (ii) $r = 2$, $c = 1,1$, a trajetória de um sítio isolado converge para um ciclo limite. (iii) $r = 2$, $c = 3$ e (iv) $r = 3,1$, $c = 3$, a trajetória de um sítio isolado converge para um atrator caótico.

A figura 6.4 mostra o comportamento do sítio 3 da rede com 5 sítios. Se $a = 0,01$, $r = 2$ e $c = 0,5$, o equilíbrio homogêneo é estável nas regiões onde o maior número transversal de Lyapunov é menor que 1 e a trajetória da metapopulação sincroniza de acordo com a dinâmica de um sítio isolado (Figura 6.4 linha (i), colunas (c) e (d)), enquanto nas regiões onde o maior número transversal de Lyapunov é maior que 1, o equilíbrio homogêneo é instável. Além disso, a instabilidade causada pelas migrações no equilíbrio homogêneo gera uma trajetória de período máximo 2, como pode ser observado na Figura 6.4 linha (i), coluna (a). O mesmo comportamento pode ser observado para trajetórias cuja dinâmica local é um ciclo limite (Figura 6.4 linha (ii)), enquanto para dinâmicas cuja

dinâmica local do sítio é caótica, as regiões de estabilidade das trajetórias sincronizadas são substancialmente afetadas (Figura 6.4 linhas (iii) e (iv)).

Temos fatores interessantes a serem observados no que diz respeito à instabilidade do equilíbrio homogêneo (Figura 6.3 (a)). Observamos que no caso dos parasitóides migrarem muito mais que os hospedeiros, a dinâmica instável tem a forma de um ciclo de período 2. Enquanto hospedeiros migrando muito mais que parasitóides, o sistema converge para outro estado de equilíbrio onde a metapopulação não evolui com os sítios possuindo a mesma densidade.

6.4.2 Modelo com Grupos de Sítios

Iniciamos descrevendo o modelo em duas escalas considerando cada grupo composto por dois sítios. Descrevemos os comportamentos do modelo considerando duas diferentes distribuições entre os grupos de sítios: distribuição preferencial e distribuição uniforme. Finalizamos descrevendo o comportamento do atrator sincronizado com cinco sítios em cada grupo.

6.4.2.1 Distribuição Preferencial

Começamos descrevendo o caso onde tanto os hospedeiros quanto os parasitóides migram preferencialmente para o sítio 1 no grupo de chegada. Nesse caso, a matriz de distribuição é dada por

$$W = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}. \quad (6.17)$$

Além disso, temos que o sistema de equações (6.9) que gera as trajetórias sincronizadas pode ser escrito na seguinte forma

$$\begin{aligned}
N_{t+1}^{1,s} &= N_t^{1,s} \exp(r(1 - \frac{N_t^{1,s}}{k}) - aP_t^{1,s}) + \mu_N N_t^{2,s} \exp(r(1 - \frac{N_t^{2,s}}{k}) - aP_t^{2,s}) \\
P_{t+1}^{1,s} &= cN_t^{1,s}(1 - \exp(-aP_t^{1,s})) + \mu_p cN_t^{2,s}(1 - \exp(-aP_t^{2,s})) \\
N_{t+1}^{2,s} &= (1 - \mu_N) N_t^{2,s} \exp(r(1 - \frac{N_t^{2,s}}{k}) - aP_t^{2,s}) \\
P_{t+1}^{2,s} &= (1 - \mu_p) cN_t^{2,s}(1 - \exp(-aP_t^{2,s})),
\end{aligned} \tag{6.18}$$

onde $N_t^{i,s}$ e $P_t^{i,s}$, $i = 1, 2$, representam os hospedeiros e parasitóides que seguem a trajetória sincronizada do sistema metapopulacional. Observe que as equações acima sintetizam uma rede composta por dois sítios onde ambas espécies migram para o sítio 1.

A Figura 6.5 mostra o comportamento das trajetórias sincronizadas em função do parâmetro μ , onde $\mu := \mu_N = \mu_P$. Em (a), observa-se extinção no sítio 2 e isso é caracterizado por altas taxas de migração. Em (b), (c) e (d), observa-se uma região onde as trajetórias convergem para um ponto fixo caracterizando um efeito estabilizador. Além disso, devido ao movimento preferencial, os atratores sincronizados tendem a ter mais densidade populacional no sítio 1 para qualquer valor da fração de migração. Assim como no caso de uma simples espécie, o caso de distribuição preferencial é caracterizado por trajetórias sincronizadas que convergem para pontos fixos caracterizando um efeito estabilizante, exceto para r cuja dinâmica local de cada sítio e trajetória sincronizada resultam num ponto fixo. Observe que esse efeito estabilizante não é dado por trajetórias que diminuam seu período e sim por ciclo limites que diminuam sua circunferência à medida que a taxa de migração é aumentada (Figura 6.5 coluna (iii), (c) e (d)).

A Figura 6.6 mostra o maior número transversal de Lyapunov. Observamos que trajetórias sincronizadas periódicas são estáveis (Figura 6.6 (a) e (b)). Enquanto os casos onde a dinâmica local de cada sítio exibe caos, a estabilidade local das trajetórias sincronizadas depende da fração de dispersão (Figura 6.6 (c) e (d)).

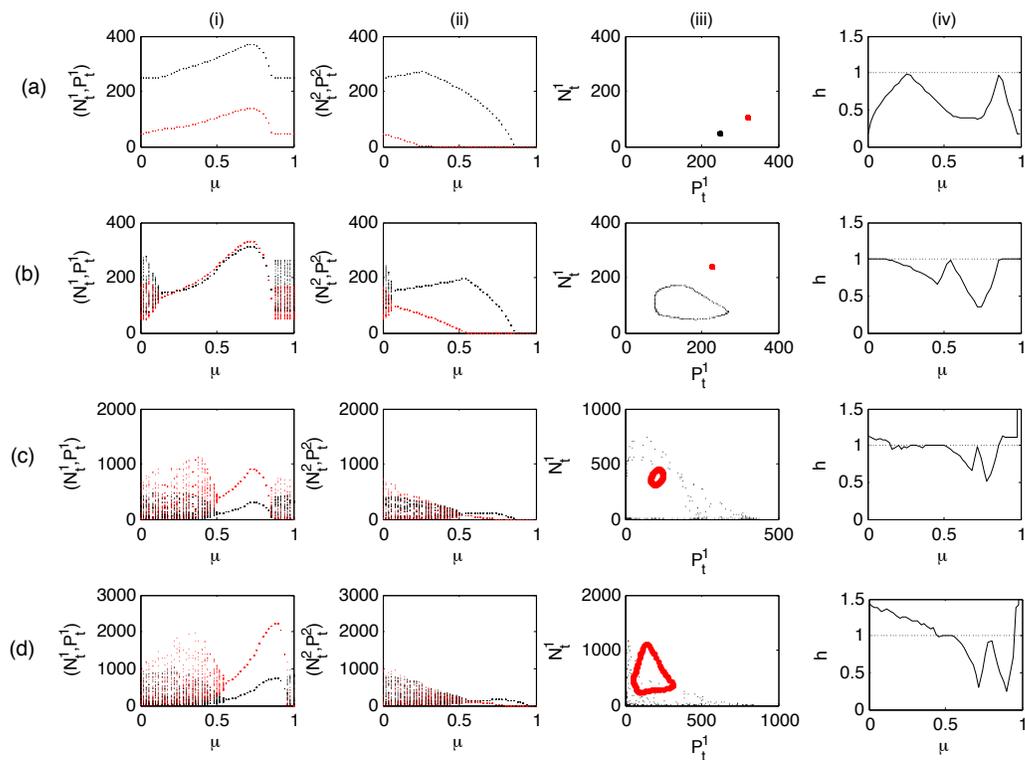


Figura 6.5: Atrator sincronizado com 2 sítios em cada grupo, distribuição preferencial e $a = 0,01$. (a) $r = 2, c = 0,5$. (b) $r = 2, c = 1,1$. (c) $r = 2, c = 3$. (d) $r = 3,1, c = 3$. (i) N_t^1 (preto.) e P_t^1 (vermelho.). (ii) N_t^2 em preto e P_t^2 em vermelho. (iii) N_t^1 vs P_t^1 para $\mu = 0,01$ em preto e $\mu=0,5$ em vermelho. (iv) Número paralelo de Lyapunov vs μ .

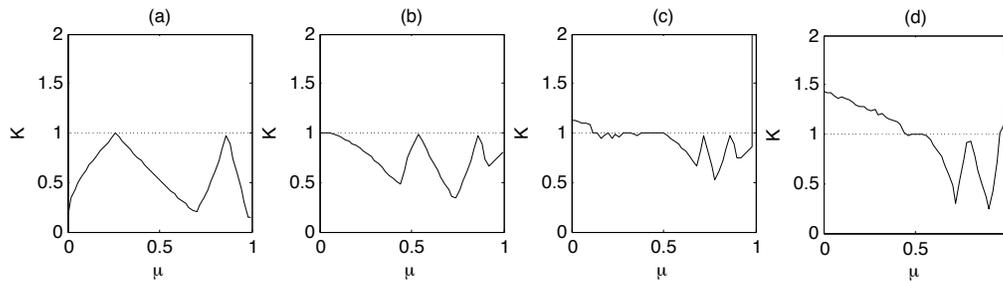


Figura 6.6: Maior número transversal de Lyapunov vs μ para distribuição preferencial. Considera-se 5 grupos sítios acoplados com os dois vizinhos mais próximos e 2 sítios em cada grupo, com $a = 0,01$. (a) $r = 2$, $c = 0,5$. (b) $r = 2$, $c = 1,1$. (c) $r = 2$, $c = 3$. (d) $r = 3,1$, $c = 3$.

Nas Figuras 6.7 e 6.8 mostramos o comportamento dos atratores sincronizados ao considerarmos 5 sítios em cada grupo e acoplados em forma de anel com os dois vizinhos mais próximos. Além disso, assumimos que ocorre uma migração local onde as taxas de migração são as mesmas que geraram os comportamentos apresentados na Figura 6.4, ou seja, em (a) $m_H = 0,01$ e $m_P = 0,99$, em (b) $m_H = 0,99$ e $m_P = 0,01$, em (c) $m_H = 0,5$ e $m_P = 0,5$ e em (d) $m_H = 0,7$ e $m_P = 0,3$. Ao ocorrer a migração entre os grupos, assumimos que parasitóides e hospedeiros migram com a mesma taxa, ou seja, $\mu := \mu_H = \mu_P$. Podemos observar que enquanto a assimetria na forma como os hospedeiros e parasitóides migram gera diferentes trajetórias, a simetria na dispersão entre os grupos estabiliza essas trajetórias ao aumentarmos a fração de migração. Isso faz com que a dinâmica siga um padrão já descrito anteriormente no caso de 2 sítios em cada grupo sem movimento entre eles, onde as trajetórias estabilizavam com uma tendência maior de indivíduos no sítio 1. Além disso, podemos observar na Figura 6.8 que esse efeito estabilizante é dado por trajetórias que são ciclos limites e esses ciclos diminuem sua circunferência à medida que a taxa de dispersão é aumentada.

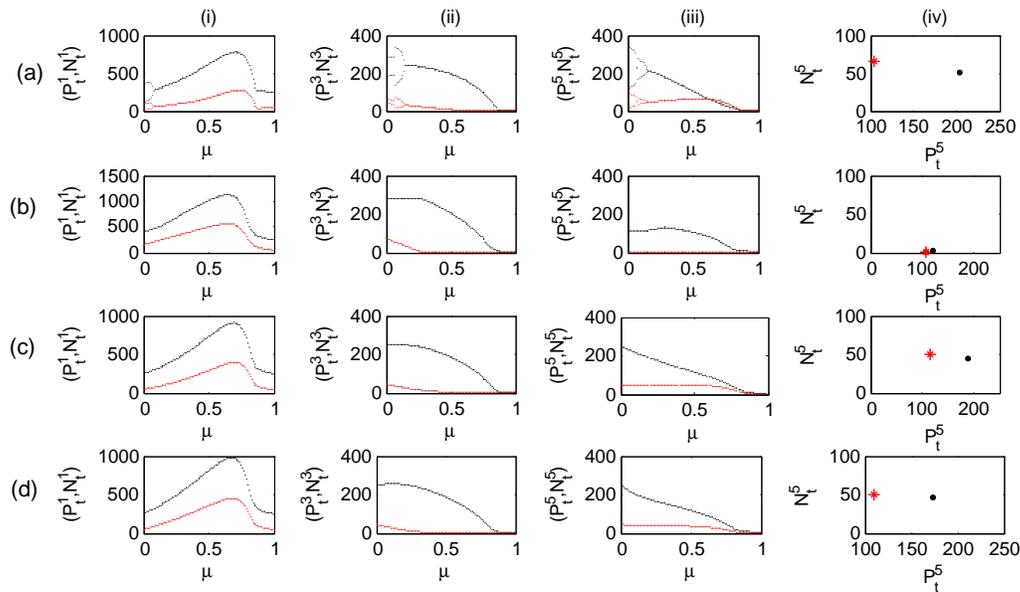


Figura 6.7: Comportamento do atrator sincronizado para uma rede com 5 sítios em cada grupo, habitados por hospedeiros (preto.) e parasitoides (vermelho.), conectados em forma de anel com dispersão simétrica e distribuição preferencial para $r = 2$, $c = 0,5$, ou seja, a trajetória de um sítio isolado converge para um ponto fixo. (a) $m_H = 0,01$ e $m_P = 0,99$. (b) $m_H = 0,99$ e $m_P = 0,01$. (c) $m_H = 0,5$ e $m_P = 0,5$. (d) $m_H = 0,7$ e $m_P = 0,3$. (i) (P_t^1, N_t^1) vs μ , (ii) (P_t^3, N_t^3) vs μ . (iii) (P_t^5, N_t^5) vs μ . (iv) P_t^1 vs N_t^1 para $\mu = 0,01$ (preto.) e $\mu = 0,5$ (vermelho*).

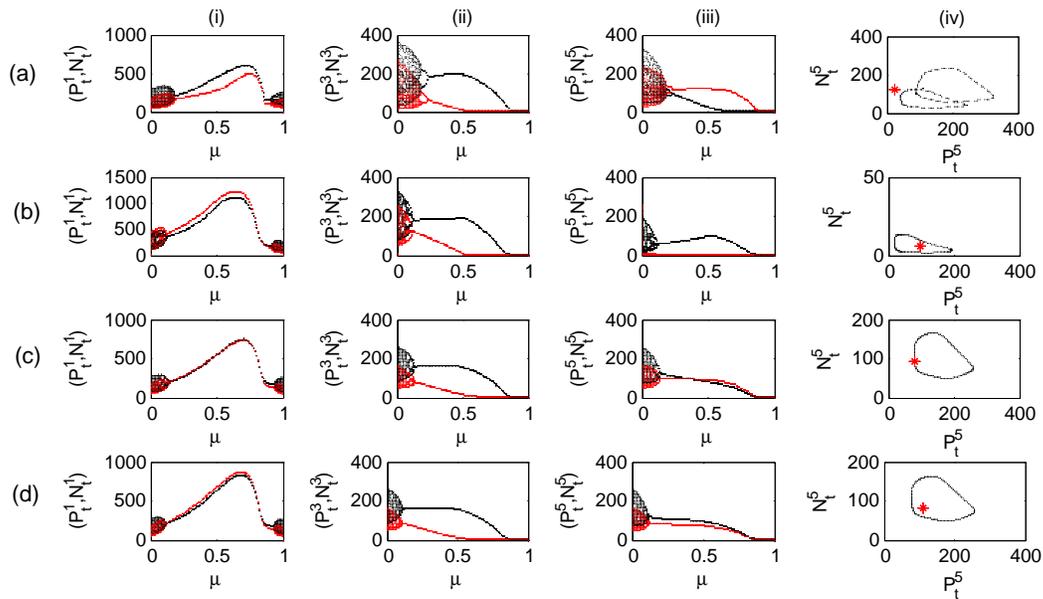


Figura 6.8: Comportamento do atrator sincronizado para uma rede com 5 sítios em cada grupo, habitados por hospedeiros (preto.) e parasitoides (vermelho.), conectados em forma de anel com dispersão simétrica e distribuição preferencial para $r = 2$, $c = 1, 1$, ou seja, a trajetória de um sítio isolado converge para um ciclo limite. (a) $m_H = 0,01$ e $m_P = 0,99$. (b) $m_H = 0,99$ e $m_P = 0,01$. (c) $m_H = 0,5$ e $m_P = 0,5$. (d) $m_H = 0,7$ e $m_P = 0,3$. (i) (P_t^1, N_t^1) vs μ , (ii) (P_t^3, N_t^3) vs μ . (iii) (P_t^5, N_t^5) vs μ . (iv) P_t^1 vs N_t^1 para $\mu = 0,01$ (preto.) e $\mu = 0,5$ (vermelho*).

6.4.2.2 Distribuição Uniforme

Agora supomos que tanto os hospedeiros quanto os parasitóides que chegam ao grupo vizinho se distribuem entre os sítios 1 e 2 com a mesma probabilidade. Nesse caso, a matriz de distribuição é dada por

$$W = \begin{pmatrix} 1/2 & 0 & 1/2 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 & 1/2 \\ 1/2 & 0 & 1/2 & 0 \\ 0 & 1/2 & 0 & 1/2 \end{pmatrix}. \quad (6.19)$$

Além disso, temos que o sistema de equações (6.9) que gera as trajetórias sincronizadas pode ser escrito na seguinte forma

$$\begin{aligned} N_{t+1}^{1,s} &= (1 - 0, 5\mu_N)N_t^{1,s} e^{r(1 - \frac{N_t^{1,s}}{k}) - aP_t^{1,s}} + 0, 5\mu_N N_t^{2,s} e^{r(1 - \frac{N_t^{2,s}}{k}) - aP_t^{2,s}} \\ P_{t+1}^{1,s} &= (1 - 0, 5\mu_p)cN_t^{1,s}(1 - e^{-aP_t^{1,s}}) + 0, 5\mu_p cN_t^{2,s}(1 - e^{-aP_t^{2,s}}) \\ N_{t+1}^{2,s} &= (1 - 0, 5\mu_N)N_t^{2,s} e^{r(1 - \frac{N_t^{2,s}}{k}) - aP_t^{2,s}} + 0, 5\mu_N N_t^{1,s} e^{r(1 - \frac{N_t^{1,s}}{k}) - aP_t^{1,s}} \\ P_{t+1}^{2,s} &= (1 - 0, 5\mu_p)cN_t^{2,s}(1 - e^{-aP_t^{2,s}}) + 0, 5\mu_p cN_t^{1,s}(1 - e^{-aP_t^{1,s}}). \end{aligned} \quad (6.20)$$

Observe que o sistema de equações acima sintetiza uma rede composta por 2 sítios com dispersão simétrica. A Figura 6.9 mostra o comportamento das trajetórias sincronizadas para $\mu := \mu_N = \mu_P$. Para $a = 0,01$, $r = 2$ e $c = 0,5$, a dinâmica local de cada sítio converge para um ponto fixo independente do valor da fração de migração (Figura 6.9 (a)), enquanto para $a = 0,01$, $r = 2$ e $c = 1,1$, a trajetória sincronizada converge para um ciclo limite (Figura 6.9 (b)). Para $a = 0,01$, $r = 2$, $c = 3$, cuja dinâmica local exibe caos, a trajetória sincronizada é diferente da gerada pela dinâmica local do sítio para pequenos valores da taxa de migração (Figura 6.9 (c)). Isso mostra que pouca interação pode gerar diferentes dinâmicas mesmo se a dinâmica local de cada sítio é a mesma. Ao aumentarmos a taxa de crescimento para $r = 3,1$, observamos que a região com diferentes dinâmicas também aumenta. Além disso, trajetórias sincronizadas com comportamento periódico ou com ciclo limite são estáveis, enquanto aquelas com comportamento caótico dependem de todo processo de dispersão (Figura 6.10).

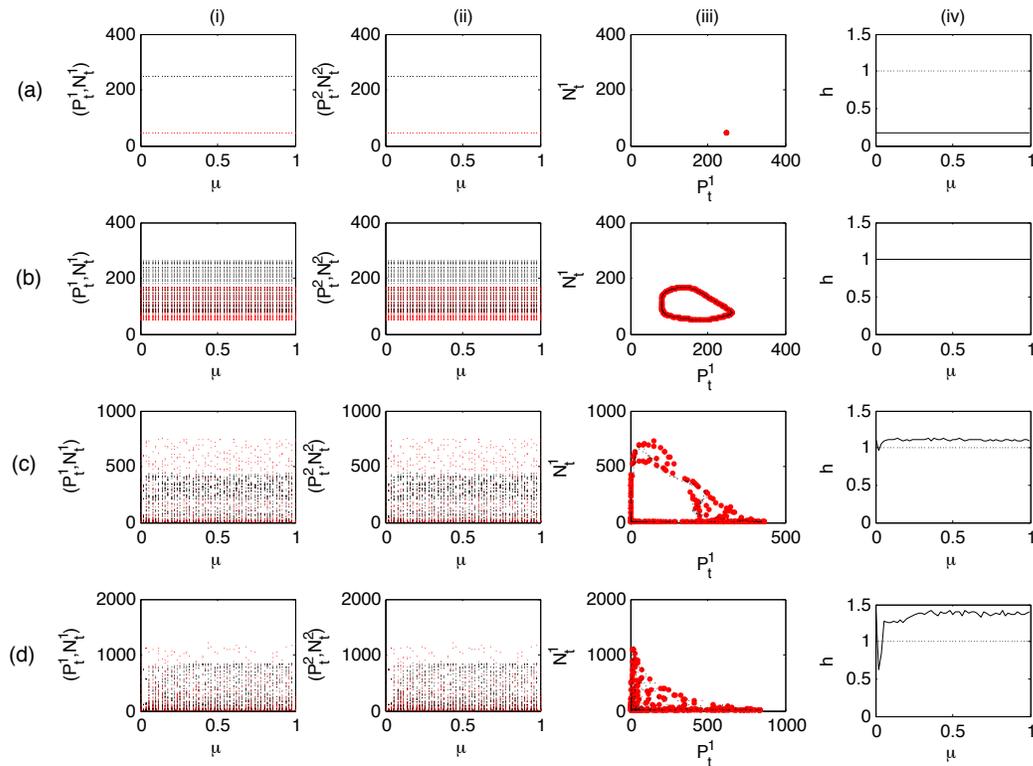


Figura 6.9: Comportamento do atrator sincronizado para 2 sítios em cada grupo, com distribuição uniforme e $a = 0,01$. (a) $r = 2$, $c = 0,5$. (b) $r = 2$, $c = 1,1$. (c) $r = 2$, $c = 3$. (d) $r = 3,1$, $c = 3$. (i) N_t^1 em preto e P_t^1 em vermelho. (ii) N_t^2 em preto e P_t^2 em vermelho. (iii) N_t^1 vs P_t^1 para $\mu = 0,01$ em preto e $\mu = 0,5$ em vermelho. (iv) Número paralelo de Lyapunov vs μ .

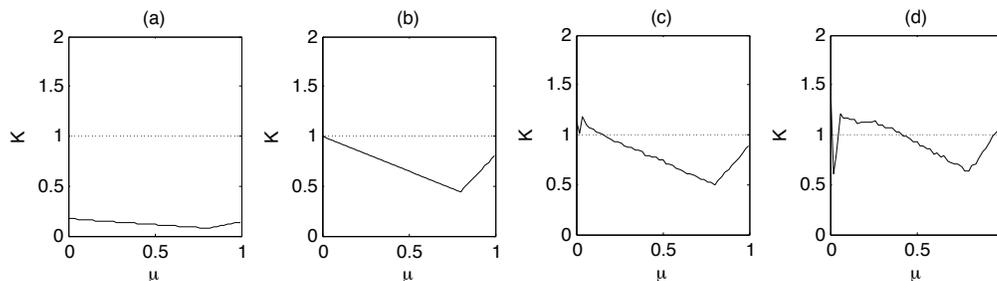


Figura 6.10: Maior número transversal de Lyapunov para distribuição uniforme vs μ . Considera-se 5 sítios acoplados com os dois vizinhos mais próximos em forma de anel e $a = 0,01$. (a) $r = 2$, $c = 0,5$. (b) $r = 2$, $c = 1,1$. (c) $r = 2$, $c = 3$. (d) $r = 3,1$, $c = 3$.

Na Figura 6.11 mostramos o comportamento dos atratores sincronizados ao considerarmos 5 sítios em cada grupo e acoplados em forma de anel com os dois vizinhos mais próximos. Além disso, assumimos que ocorre uma migração local onde as taxas de migração são dadas pelas mesmas que geraram os comportamentos apresentados na Figura 6.4, ou seja, em (a) $m_H = 0,01$ e $m_P = 0,99$, em (b) $m_H = 0,99$ e $m_P = 0,01$, em (c) $m_H = 0,5$ e $m_P = 0,5$ e em (d) $m_H = 0,7$ e $m_P = 0,3$. Ao ocorrer a migração entre os grupos, assumimos que parasitóides e hospedeiros migram com a mesma taxa, ou seja, $\mu = \mu_H = \mu_P$. É interessante observar que enquanto a assimetria na forma como os hospedeiros e parasitóides migram geram diferentes trajetórias, a simetria na dispersão em duas escalas estabiliza essas trajetórias sincronizadas. Observe que tanto o ponto fixo gerado pela dinâmica local quanto o ciclo limite são desestabilizados devido a migração assimétrica entre os sítios locais, por outro lado, a migração entre os grupos de sítios volta a estabilizar essas trajetórias. Portanto, a migração pode estabilizar atratores instáveis, fato que não é abordado em nenhum trabalho que envolva metapopulações [18, 20, 35, 42, 48, 68, 69, 77, 79, 86]. Em muitos desses trabalhos, observa-se que a dispersão possui um efeito estabilizante, mas em nenhum momento mostra-se que um equilíbrio instável pode ser estabilizado devido ao processo migratório.

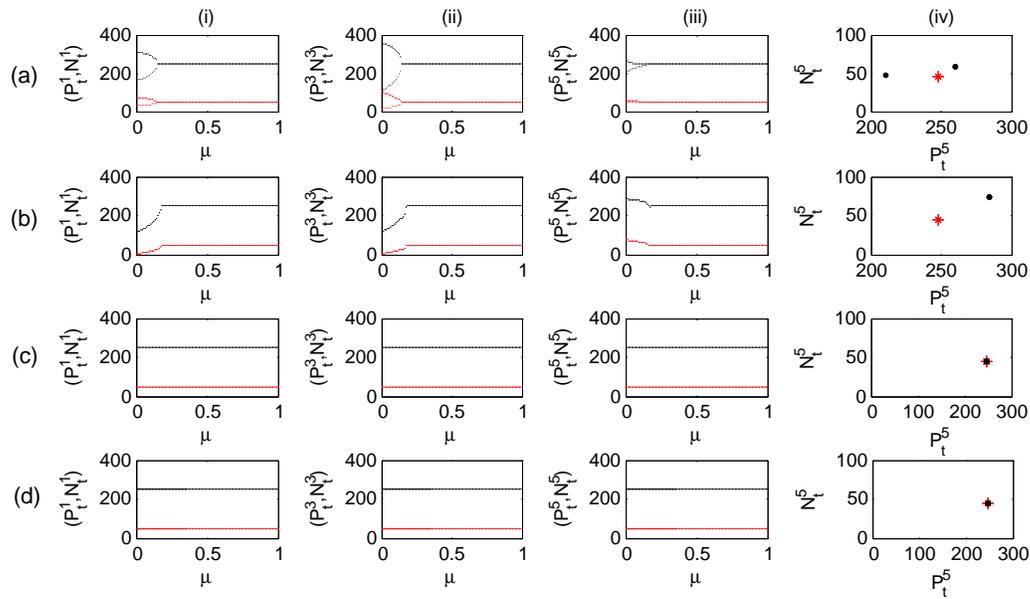


Figura 6.11: Comportamento do atrator sincronizado para uma rede com 5 sítios em cada grupo, habitados por hospedeiros (preto.) e parasitóides (vermelho.), conectados em forma de anel com dispersão simétrica para $r = 2$, $c = 0,5$, ou seja, a trajetória de um sítio isolado converge para um ponto fixo. (a) $m_H = 0,01$ e $m_P = 0,99$. (b) $m_H = 0,99$ e $m_P = 0,01$. (c) $m_H = 0,5$ e $m_P = 0,5$. (d) $m_H = 0,7$ e $m_P = 0,3$. (i) (P_t^1, N_t^1) vs μ , (ii) (P_t^3, N_t^3) vs μ . (iii) (P_t^5, N_t^5) vs μ . (iv) P_t^5 vs N_t^5 para $\mu = 0,01$ (preto.) e $\mu = 0,5$ (vermelho*).

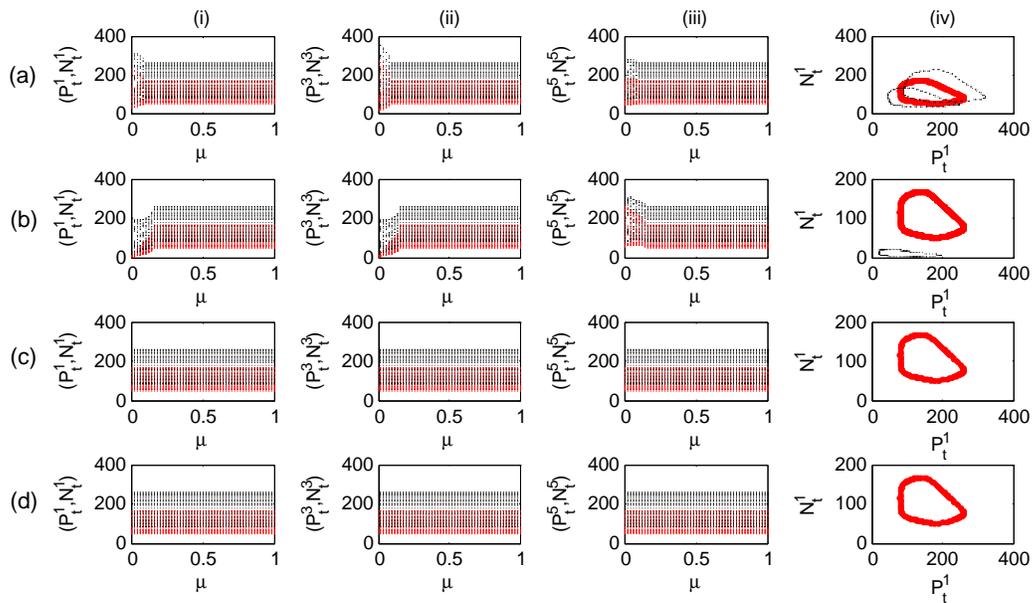


Figura 6.12: Comportamento do atrator sincronizado para uma rede com 5 sítios locais, habitados por hospedeiros (preto.) e parasitóides (vermelho.), conectados em forma de anel com dispersão simétrica para $r = 2$, $c = 1, 1$, ou seja, a trajetória de um sítio isolado converge para um ciclo limite. (a) $m_H = 0,01$ e $m_P = 0,99$. (b) $m_H = 0,99$ e $m_P = 0,01$. (c) $m_H = 0,5$ e $m_P = 0,5$. (d) $m_H = 0,7$ e $m_P = 0,3$. (i) (P_t^1, N_t^1) vs μ , (ii) (P_t^3, N_t^3) vs μ . (iii) (P_t^5, N_t^5) vs μ . (iv) P_t^5 vs N_t^5 para $\mu = 0,01$ (preto.) e $\mu = 0,5$ (vermelho*).

6.5 Simulações Numéricas considerando um Modelo de Competição

Outro modelo para descrever dinâmicas locais poderia ser o modelo de competição de Ricker [14] e dado por

$$\begin{aligned}x_{t+1} &= b_1 x_t \exp(-c_{11} x_t - c_{12} y_t) \\y_{t+1} &= b_2 y_t \exp(-c_{21} y_t - c_{22} x_t).\end{aligned}\tag{6.21}$$

Pelo fato de usarmos a função de Ricker $f(x) = x \exp(r(1-x))$ para descrever a dinâmica local e conhecermos seu comportamento, iremos considerar a seguinte variante do sistema de equações (6.21)

$$\begin{aligned}x_{t+1} &= x_t \exp(r(1-x_t) - \alpha y_t) \\y_{t+1} &= y_t \exp(r(1-y_t) - \beta x_t),\end{aligned}\tag{6.22}$$

onde r representa a taxa específica de crescimento populacional, α e β representam os coeficientes de competição. Por simplicidade, consideramos que $r := r_x = r_y$. Podemos verificar que o sistema de equações (6.22) possui 4 pontos de equilíbrio dados por: $E_0 = (0, 0)$, $E_1 = (1, 0)$, $E_2 = (0, 1)$, $E_3 = (1 - \frac{\alpha(r-\beta)}{r^2-\alpha\beta}, \frac{(r-\beta)r}{r^2-\alpha\beta})$. Calculando a matriz Jacobiana de (6.22), obtemos

$$\mathbf{J}(E) = \begin{pmatrix} (1 - rx^*)e^{r(1-x^*)-\alpha y^*} & -\alpha x^* e^{r(1-x^*)-\alpha y^*} \\ -\beta y^* e^{r(1-y^*)-\beta x^*} & (1 - ry^*)e^{r(1-y^*)-\beta x^*} \end{pmatrix},\tag{6.23}$$

e obtemos os seguintes intervalos de estabilidade para os 4 pontos fixos:

- E_0 é localmente estável se $r < 0$;
- E_1 é localmente estável se $0 < r < 2$ e $r < \beta$;
- E_2 é localmente estável se $0 < r < 2$ e $r < \alpha$;
- E_3 é localmente estável se $0 < r < 2$ e $|\frac{r^3 - r^2(1+\alpha+\beta) + \alpha\beta r + \alpha\beta}{r^2 - \alpha\beta}| < 1$.

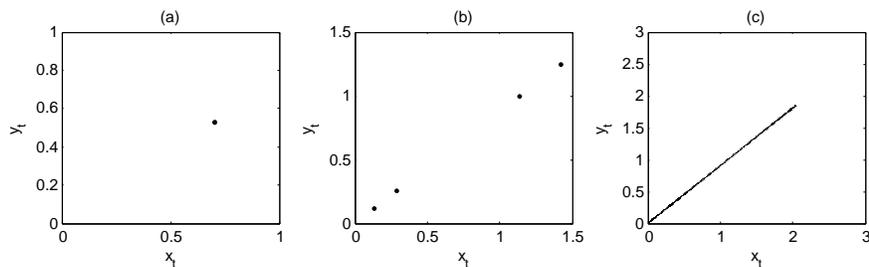


Figura 6.13: Comportamento do modelo local com competição entre duas espécies, com $\alpha = 1$ e $\beta = 1, 2$. (a) $r = 1, 8$. (b) $r = 2, 6$, (c) $r = 3, 1$.

A Figura 6.13 mostra o comportamento entre a interação de duas espécies com três diferentes taxas de crescimento. Observe que pelo fato de $\beta > \alpha$, a espécie x tende a ter mais população e prevalecer sobre a espécie y . Ao considerarmos uma rede de 5 sítios cuja dinâmica local é dada por (6.22) e acoplados com os dois vizinhos mais próximos, observamos que o equilíbrio homogêneo da metapopulação é estável independentemente da taxa de migração (Figura 6.14 (a)). Enquanto para trajetórias periódicas e caóticas, a trajetória sincronizada pode ser instável (Figura 6.14, linha (b) e colunas (ii) e (iii)).

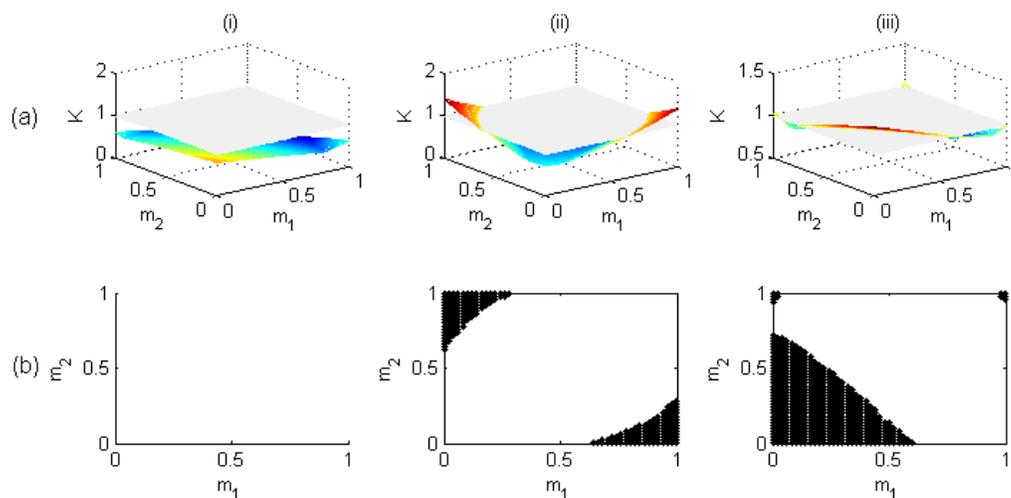


Figura 6.14: Número transversal de Lyapunov *vs* m_1 e m_2 com 5 sítios. (a) $r = 1, 8$, (b) $r = 2, 6$, (c) $r = 3, 1$. (i) K . (ii) Projeta-se os valores de $K > 1$ na cor preta.

Além disso, as trajetórias sincronizadas seguem um padrão similar ao caso de uma simples espécie tanto no caso de distribuição preferencial (ver Figura 6.15) quanto no caso de distribuição uniforme (ver Figura 6.16). Observamos que ambas as espécies apresentam um efeito estabilizante devido a distribuição preferencial ao sítio 1 no grupo vizinho, enquanto na distribuição uniforme as trajetórias sincronizadas são caracterizadas por 3 comportamentos similares aos descritos no capítulo 5 com uma simples espécie.

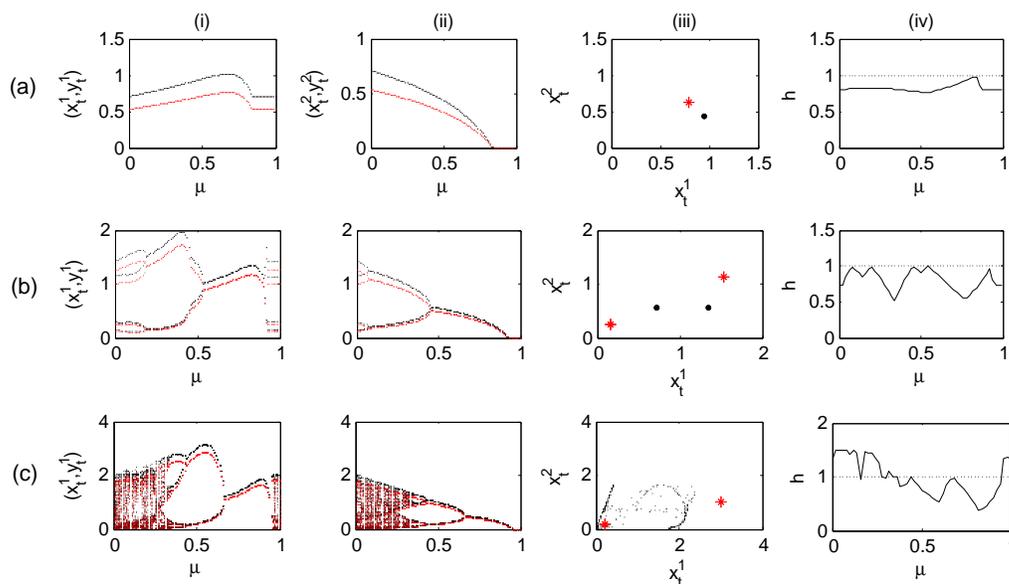


Figura 6.15: Atrator sincronizado para 2 sítios e distribuição preferencial com duas espécies competindo em cada sítio. (a) $r = 1, 8$. (b) $r = 2, 6$. (c) $r = 3, 1$. (i) (x_t^1, y_t^1) vs μ (x_t^1 preto., y_t^1 vermelho.). (ii) (x_t^2, y_t^2) vs μ (x_t^2 preto., y_t^2 vermelho.). (iii) x_t^2 vs x_t^1 para $\mu = 0, 2$ (vermelho*) e $\mu = 0, 5$ (preto.). (iv) Número paralelo de Lyapunov vs μ .

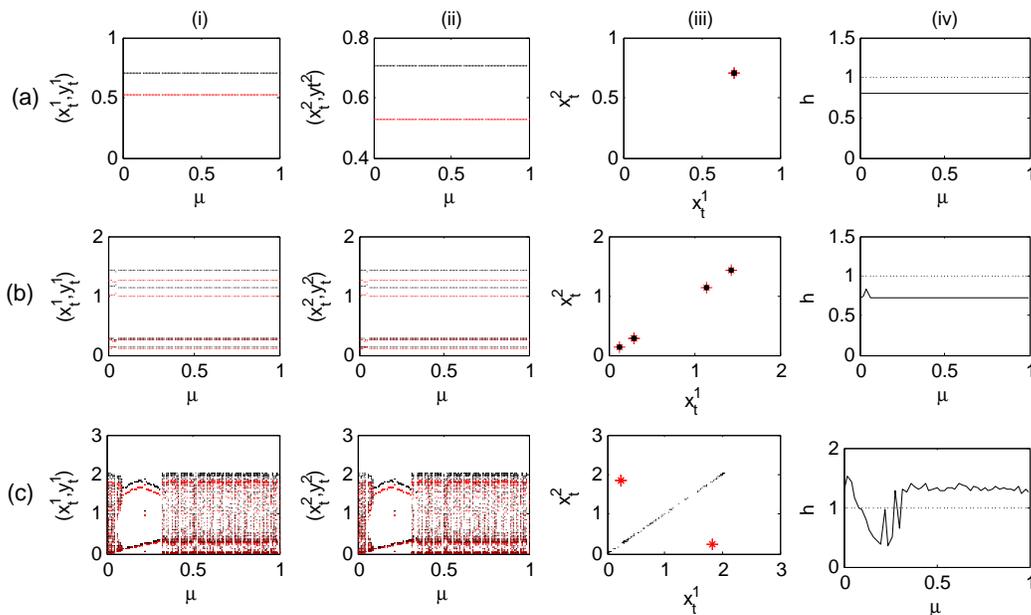


Figura 6.16: Atrator sincronizado para 2 sítios e distribuição uniforme com duas espécies competindo em cada sítio. (a) $r = 1, 8$. (b) $r = 2, 6$. (c) $r = 3, 1$. (i) (x_t^1, y_t^1) vs μ (x_t^1 preto., y_t^1 vermelho.). (ii) (x_t^2, y_t^2) vs μ (x_t^2 preto., y_t^2 vermelho.). (iii) x_t^2 vs x_t^1 para $\mu = 0, 2$ (vermelho*) e $\mu = 0, 5$ (preto.). (iv) Número paralelo de Lyapunov vs μ .

6.6 Discussão

Neste capítulo, apresentamos uma rede de sítios habitados por multi-espécies e distribuídos em duas escalas geográficas. A distribuição espacial dos sítios é exatamente a mesma considerada no capítulo 4. Na escala local, os sítios estão conectados por processo de dispersão de curta distância formando grupos. Na escala regional, assumimos que os grupos de sítios estão geograficamente distantes para serem acoplados por processo de dispersão de curta distância, portanto, os grupos de sítios estão acoplados por processo de dispersão de longo alcance. Assim, após a dinâmica local que considera a interação entre as espécies, ocorre a dispersão entre os sítios que compõem um grupo e dispersão de indivíduos entre esses grupos. Novamente, analisamos o fenômeno de sincronização entre os grupos de sítios e obtemos um critério analítico para a estabilidade assintótica de trajetórias sincronizadas baseado no cálculo dos números de Lyapunov.

Apresentamos a importância da dinâmica local ser dada por multi-espécies. Ao considerarmos apenas um grupo de sítios e compararmos o caso de uma única espécie com multi-espécies, diferentes cenários são observados.

No caso de uma única espécie, obtemos que a estabilidade de soluções sincronizadas é dada pelo produto de dois quantificadores onde um deles está relacionado à dinâmica local e o outro a todo processo migratório, ou seja, $L\Lambda$, onde L é o número de Lyapunov de uma trajetória começando em x_0^s e $\Lambda = \max_{i=1, \dots, d-1} (|1 - m_1 + \kappa_i m_1|)$. A importância desse resultado está no fato de que podemos mudar a dinâmica local e a forma da rede de sítios de modo a termos ou não soluções sincronizadas estáveis. No caso da análise do equilíbrio homogêneo (todas as populações locais tem a mesma densidade a cada geração), a dispersão entre os sítios é simétrica e não altera as propriedades da população local. Além disso, podemos concluir que o equilíbrio homogêneo é assintoticamente estável independentemente do valor da fração de migração pois tanto L quanto Λ resultam em valores inferiores a 1.

No caso de multi-espécies, não é possível separar o critério em quantificadores que dependem da dinâmica local e do processo migratório. Isso se deve ao fato de a matriz que dita o processo migratório, $(I - \mathbf{M}_{EL} + \kappa_i \mathbf{M}_{EL})$, e a matriz Jacobiana relativa à dinâmica local, $DF(\mathbf{x}_0^s)$, não serem comutativas, exceto o caso em que a taxa de migração dos parasitóides é a mesma que a dos hospedeiros. Portanto, a estabilidade do equilíbrio homogêneo pode ser afetada devido ao fato de termos a interação entre os sítios habitados por multi-espécies e isso é o que acontece (ver Figura 6.3). No caso da dinâmica local ser dada por um modelo hospedeiro-parasitóide, observamos que o equilíbrio homogêneo é instável principalmente quando ocorre uma dispersão assimétrica entre parasitóides e hospedeiros, uma alta e a outra baixa (Figura 6.4). Além disso, no modelo com hospedeiros e parasitóides, a dinâmica local dos hospedeiros é dada pela função de Ricker, que é a função utilizada nesse trabalho para calcular a densidade no caso de uma simples espécie. Por outro lado, ao considerarmos a dinâmica local dada por um sistema de duas espécies competindo, não observamos que a migração possa desestabilizar equilíbrios homogêneos (Figura 6.14). Esses resultados estão de acordo com [2, 20, 68, 69], onde observou-se que em modelos com uma espécie e duas espécies competindo, equilíbrios homogêneos são

estáveis, enquanto dispersão assimétrica em sistemas hospedeiros-parasitóides pode ser desestabilizante mesmo quando a população local isolada possui um equilíbrio estável.

Ao considerarmos grupos de sítios com distribuição preferencial, o comportamento das trajetórias sincronizadas apresentam um efeito estabilizante à medida que a taxa de migração é aumentada (Figura 6.6) e a estabilidade de tais trajetórias depende do processo migratório (Figura 6.6). No caso de distribuição uniforme, por um lado temos que a migração assimétrica nos sítios que compõem um grupo torna equilíbrios homogêneos instáveis, por outro lado a simetria na dispersão entre os grupos estabiliza esses equilíbrios, à medida que a migração entre os grupos é aumentada (Figura 6.9). O fato da dispersão estabilizar um equilíbrio homogêneo instável não é observado no contexto do estudo de metapopulações. Nos trabalhos estudados [18, 20, 35, 42, 48, 68, 69, 77, 79, 86], observa-se que a dispersão possui um efeito estabilizante, mas em nenhum momento, analiticamente ou numericamente, mostra-se que um equilíbrio homogêneo instável possa ser estabilizado devido ao processo migratório. Em todas nossas observações, a dispersão apresenta um efeito estabilizante sobre as trajetórias populacionais tanto num modelo composto por um grupo de sítios acoplados por dispersão de curta distância quanto num modelo mais regional composto por grupos de sítios acoplados por dispersão de longo alcance. Por outro lado, não observamos que a migração possa causar instabilidades mais complexas. Por exemplo, no caso de um equilíbrio homogêneo ser desestabilizado, não observamos dinâmicas mais complexas do que um ciclo de período 2.

Referências Bibliográficas

- [1] P. C. Alexandre, E. A. Luiz, P. A. Piana, L. C. Gomes, A. A. Agostinho, Relação estoque-recrutamento para as piranhas *Serrasalmus marginatus* (Valenciennes, 1847) e *S. maculatus* (Kner, 1860) no rio Baía, alto rio Paraná, *Acta Scientiarum. Biological Sciences* **26(3)** (2004), 303–307.
- [2] J. C. Allen, Mathematical models of species interactions in time and space. *American Naturalist*, **109** (1975), 319–342.
- [3] J. C. Allen, W. M. Schauffer, D. Rosko, Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise, *Nature* **364** (1993), 229–232.
- [4] K. T. Alligood, T. D. Sauer, J. A. Yorke, “CHAOS An introduction to Dynamical Systems”, *Springer-Verlag*, New York, 1997.
- [5] A. L. Barabasi, R. Albert, Emergence of Scaling in Random Networks, *Science*, **286** (1999), 509–512.
- [6] J. R. Beddington, C. A. Free, J. H. Lawton, Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations, *Nature* **225** (1975), 58–60.
- [7] B. Blasius, L. Stone, Chaos and phase synchronization in ecological systems, *International Journal of Bifurcation and Chaos* **10**, (2000), 2361–2380.
- [8] B. Blasius, A. Huppert, L. Stone, Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems, *Nature* **399** (1999), 353–359.
- [9] B. Cazelles, S. Bottani, L. Stone, Unexpected coherence and conservation, *Biological Sciences* **268** (2001), 2595–2602.
- [10] C. Castillo-Chavez, Discrete-Time S-I-S Models with Complex Dynamics, *Non-linear Sciences* **47** (2001), 4753–4761.
- [11] C. Castillo-Chavez, A. Yakubu, Dispersal, disease and life-history evolution, *Mathematical Biosciences*, **173** (2001), 35–53.

- [12] P. Checco, M. Biey, L. Kocarev, Synchronization in random networks with given expected degree sequences, *Chaos, Solitons and Fractals* **35** (2008), 562–577.
- [13] D. A. T. Cummings, R. A. Irizarry, N. E. Huang, T. P. Endy, A. Nisalak, K. Ungchusak, D. S. Burke, Travelling waves in the occurrence of dengue haemorrhagic fever in Thailand, *Nature* **427** (2004), 344–347.
- [14] J. M. Cushing, S. Leverage, N. Chitnis, S. M. Henson, Some Discrete Competition Models and the Competitive Exclusion Principle, *Journal of Difference Equations and Applications*, **10**, (2004), 1139–1151.
- [15] S. Dmitriev, M. Shirokov, S. O. Starkov, Chaotic Synchronization in Ensembles of Coupled Maps, *IEEE Transactions on Circuits and Systems—I: Fundamental Theory and Applications* **44** (1997), 918–926.
- [16] P. J. Davis, “Circulant Matrices”, John Wiley and Sons, New York, (1979).
- [17] L. J. Díaz, D. R. Jorge, Uma Introdução aos Sistemas Dinâmicos via Frações Contínuas, IMPA, 2007.
- [18] M. Doebeli, Dispersal and Dynamics, *Theoretical Population Biology* **47** (1995), 82–106.
- [19] D. J. D. Earn, S. A. Levin, Global asymptotic coherence in discrete dynamical systems, *PNAS* **103** (2006), 3968–3971.
- [20] D. J. D. Earn, S.A. Levin, P. Rohani, Coherence and Conservation, *Science* **290** (2000), 1360–1364.
- [21] D. J. D., Earn, R. Pejman, B. T. Grenfell, Persistence, chaos and synchrony in ecology and epidemiology, *Proc. R. Soc. Lond. B* **265** (1998), 7–10.
- [22] J. P. Eckmann, D. Ruelle, Ergodic Theory of chaos and strange attractors, *The American Physical Society* **57** (1985), 617–656.
- [23] L. Esteva, C. Vargas, Analysis of a dengue disease transmission model, *Mathematical Biosciences* **150** (1998), 131–151.

- [24] L. Esteva, C. Vargas, Influence of vertical and mechanical transmission on the dynamics of dengue disease, *Mathematical Biosciences* **167** (2000), 51–64.
- [25] J. E. Franke, A. Yakubu, Periodic dynamical systems in unidirectional metapopulation models, *Journal of Difference Equations and Applications* **11** (2005), 687–700.
- [26] A. J. Green, J. Figuerola, Recent advances in the study of long-distance dispersal of aquatic invertebrates via birds, *Diversity and Distributions*, **11** (2005) 149–156.
- [27] I. A. Hanski, D. Simberloff, The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In: I.A. Hanski, M.E. Gilpin (eds). *Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution*. pp 5–26. Academic Press, San Diego, California, 1997.
- [28] I. Hanski, M. Singer, Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulations, *Am. Nat.* **158**, (2001), 341–353.
- [29] I. Hanski, O. Ovaskainen, The metapopulation capacity of a fragmented landscape, *Nature* **404**, (2000), 1360–1364.
- [30] I. Hanski, P. Turchin, E. Korpimaki, H. Henttonen. Population oscillations of boreal rodents: regulation by mustelid predators leads to chaos, *Nature* **364** (1993), 232–235.
- [31] L. Hansson, Dispersal and connectivity in metapopulations, *Biological Journal of the Linnean Society* **42** (1991) 89–103.
- [32] M. P. Hassell, R. M. May, Spatial heterogeneity and the dynamics of parasitoid-host systems, *Ann. Zoo. Fennici* (1988) **25**, 55–61.
- [33] M. P. Hassell, O. Miramontes, P. Rohani, R. M. May, Appropriate Formulation for Dispersal in Spatially Structured Models: Comments in Bascompte and Sole, *The Journal of Animal Ecology* **64** (1995), 662–664.

- [34] M. P. Hassell, Host-parasitoid population dynamics, *Journal of Animal Ecology*, **69** (4) (2000), 543-566.
- [35] A. Hastings, Complex interactions between dispersal and dynamics: lessons from coupled logistic equations, *Ecology* **74** (1993), 1362–1372.
- [36] M. Heino, V. Kaitala, E. Ranta, J. Lindström, Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations, *Proc. R. Soc. London B* **264** (1997), 481–486.
- [37] K. Hoffman, *Linear Algebra*, Prentice-Hall Inc., 1961.
- [38] R. A. Ims, H. P. Andreassen, Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds, *Nature* **408** (2000), 194–196.
- [39] V. A. A. Jansen, A. L. Lloyd, Local stability analysis of spatially homogeneous solutions of multi-patch systems, *J. Math. Biol.* **41** (2000), 232–252.
- [40] M. Karsten, B. J. van Vuuren, A. Barnaud, J. S. Terblanche, Population Genetics of *Ceratitidis capitata* in South Africa: Implications for Dispersal and Pest Management. *PLoS ONE* **8**(1) (2013), e54281. doi:10.1371/journal.pone.0054281
- [41] D. Keller, R. Holderegger, J. Marten, M. J. van Strien, Spatial scale affects landscape genetic analysis of a wetland grasshopper. *Molecular Ecology* **22**(9) (2013), 2467–2482
- [42] B. E. Kendall, Spatial Structure, Environmental, Heterogeneity, and Population Dynamics: Analysis of the Coupled Logistic Map, *Theor. Pop. Biol.* **54** (1998), 11–37.
- [43] B. P. Kinlan, S. D. Gaines, S. E. Lester, Propagule dispersal and the scales of marine community process. *Diversity and Distributions*, **11** (2005) 139–148.
- [44] D. Kleinhans, P. R. Jonsson, On the impact of dispersal asymmetry on metapopulation persistence, *Journal of Theoretical Biology* **290** (2011), 37–45.
- [45] P. Lancaster, M. Tismenetsky, “The Theory of Matrices”, Academic Press, London, 1985.

- [46] Y. C. Lai, C. C. Grebogi, J. A. Yorke, S. C. Venkataramani, Riddling Bifurcation in Chaotic Dynamical Systems, *Physical Review Letters* **77**, (1996), 55–58.
- [47] Levins R., Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control, *Bulletin of the Entomological Society of America* **15** (1969) 237–240.
- [48] A. L. Lloyd, The coupled logistic map: a single model for the effects of spatial heterogeneity on population dynamics, *Journal of Theoretical Biology* **173** (1995), 217–230.
- [49] V. Lotka, Elements of physical biology. Baltimore, Williams and Wilkins Company, 1925.
- [50] H. D. Loxdale, J. Hardie, S. Halbert, R. Foottit, N. A. C. Kidd, C. I. Carter, The Relative Importance of Short- and Long-Range Movement of Flying Aphids, *Biological Reviews* **68** (1993), 291–311.
- [51] V. Manica, J. A. L. Silva, Population Distribution and Synchronized Dynamics in a Metapopulation Model in two Geographic Scales, *Mathematical Biosciences*, **250** (2014), 1–9.
- [52] V. Manica, J. A. L. Silva, Sincronização de Metapopulações em duas Escalas Geográficas, *Tend. Mat. Apl. Comput.*, **14(1)** (2013), 1–12.
- [53] R. M., May, Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos *Science*, **186** (1974), 645–647.
- [54] R. M., May, A. L. Lloyd, Simple mathematical models with very complicated dynamics *Nature*, **261** (1976), 1–16.
- [55] R. M. May, A. L. Lloyd, Synchronicity, chaos and population cycles: spatial coherence in an uncertain world, *Trends Ecol. Evol.*, **14** (1999), 417–418.
- [56] A. Meats, J. E. Edgerton, Short- and long-range dispersal of the Queensland fruit fly, *Bactrocera tryoni* and its relevance to invasive potential, sterile insect tech-

- nique and surveillance trapping, *Australian Journal of Experimental Agriculture* **48(9)** (2008), 1237–1245.
- [57] A. Meats, C. J. Smallridge, Short- and long-range dispersal of medfly, *Ceratitis capitata* (Dipt., Tephritidae), and its invasive potential, *Journal of Applied Entomology*, **131** (2007), 518–523.
- [58] D. C. Mistro, L. A. D. Rodrigues, M. C. Varriale, The Role of Spatial Refuges in Coupled Map Lattice Model for Host-Parasitoid Systems, *Bulletin of Mathematical Biology* **71** (2009), 1934–1953.
- [59] J. D. Murray, “Mathematical Biology I: An Introduction”, Springer, New York, 2003.
- [60] M. E. J. Newman, Finding community structure in networks using the eigenvectors of matrices. *Phys. Rev. E* **74** (2006), 1–22.
- [61] M. E. J. Newman, Networks An Introduction, OXFORD University Press, 2010.
- [62] M. E. J. Newman, M. Girvan, Finding and evaluating community structure in networks. *Phys. Rev. E* **69** (2004), 1–15.
- [63] A. J. Nicholson, V. A. Bailey, The balance of animal populations. *Part I. Proc Zool Lond* (1935), 551–598.
- [64] K. Ohsawa, K. Kawasaki, F. Takasu, N. Shigesada. Recurrent Habitat Disturbance and Species Diversity in a Multiple-Competitive Species System. *J. Theor. Biol.* **216** (2002), 123–138.
- [65] D. S., Paramanatha, M.R. Sudhakaran, P. Parvathiraj, Habitat Preference of Microchiropteran Bats in three Districts of Tamilnadu, South India. *I. Res. J. Biological Sci.* **1(5)** (2012), 24–30.
- [66] L. M. Pecora, T. L. Carroll, Master Stability Functions for Synchronized Coupled Systems, *The American Physical Society*, **80** (1998), 2109–2112.

- [67] P. Rohani, O. Miramontes, Host-parasitoid metapopulations – the consequences of parasitoid aggregation on spatial dynamics and searching efficiency, *Proceedings of the Royal Society of London*, (1995) **260**, 335–342.
- [68] P. Rohani, R. M. May, M. P. Hassell, Metapopulations and Equilibrium Stability: The Effects of Spatial Structure, *J. theor. Biol.* **181** (1996), 97–109.
- [69] P. Rohani, G. D. Ruxton, Dispersal-Induced Instabilities in Host–Parasitoid Metapopulations, *Theoretical Population Biology* **55** (1999), 23–36.
- [70] L. A. D. Rodrigues, D. C. Mistro, S. Petrovskii, Pattern formation in a space- and time-discrete predator-prey system with a strong Allee effect, *Theor. Ecol.*, **5** (2012), 341–362.
- [71] G. D. Ruxton, Density-Dependent migration and stability in a system of linked populations, *Bull. Math. Biol.* **58** (1996), 643–660.
- [72] R. P. Satorras, A. Vespignani, Epidemic Spreading in Scale-Free Networks, *Physical Review Letters*, **86(14)** (2001), 3200–3203.
- [73] A. S. Shaw, S. A. Levin, To breed or not to breed: a model of partial migration, *Oikos*, **120** (2011), 1871–1879.
- [74] N. Shigesada, K. Kawasaki, Invasion and range expansion of species: effects of long-distance dispersal, *Dispersal ecology* (2002), 350–373.
- [75] I. Shimada, T. Nagashima, A Numerical Approach to Ergodic Problem of Dissipative Dynamical Systems, *Prog. Theor. Phys.* **61** (1979), 1605–1616.
- [76] J. A. L. Silva, M. L. De Castro, D. A. R. Justo, Synchronism in a metapopulation model. *Bull. Math. Biol.* **62** (2000), 337–349.
- [77] J. A. L. Silva, M. L. De Castro, D. A. R. Justo, Stability in a metapopulation model with density-dependent dispersal, *Bull. Math. Biol.* **63** (2001), 485–505.
- [78] J. A. L. Silva, J. A. Barrionuevo, F. T. Giordani, Synchronism in population networks with non linear coupling, *Nonlinear Analysis: Real World Applications* **11** (2010), 1005–1016.

- [79] J. A. L. Silva, F. T. Giordani, Density-dependent migration and synchronism in metapopulations, *Bull. Math. Biol.* **68** (2006), 451–465.
- [80] S. A. Silva, J. A. Ferreira, M. L. Martins, Epidemic spreading in a scale-free network of regular lattices, *Physica A* **377** (2007), 689–697.
- [81] S. Tang, Y. Xiao, R. A. Cheke. Multiple attractors of host-parasitoid models with integrated pest management strategies: Eradication, persistence and outbreak. *Theoretical Population Biology* **73** (2008), 181-197.
- [82] H. Thunberg, Periodicity versus Chaos in One-Dimensional Dynamics, *SIAM Review* **43** (2001), 3–30.
- [83] A. Trakhtenbrot, R. Nathan, G. Perry, D. M. Richardson, The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity Distributions*, **11** (2005), 173–181.
- [84] V. Volterra, Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature* **118** (1926), 558-560.
- [85] J. Y. Yang, Y. Chen, F. Q. Zhang, Stability analysis and optimal control of a hand-foot-mouth disease (HFMD) model, *J. Appl. Math. Comp.* (2012), 1633–1641.
- [86] J. Ylikarjula, S. Alaja, J. Laakso, D. Tesar, Effects of patch number and dispersal patterns on population dynamics and synchrony, *J. Theor. Biol.*, **207** (2000), 377–387.
- [87] L. Wang, S. Li, F. Tian, X. Fu, A Noisy Chaotic Neural Network for Solving Combinatorial Optimization Problems: Stochastic Chaotic Simulated Annealing, *IEEE Transactions on Systems, Man, and Cybernetics-Part B: Cybernetics* **34(5)** (2004), 2119–2125.
- [88] J. B. Wenger, E. N. Naumova, Seasonal Synchronization of Influenza in the United States Older Adult Population, *PLoS ONE* **207**, (2010), DOI: 10.1371/journal.pone.0010187.

- [89] W. Zhanga, S. M. Swintonb, Incorporating natural enemies in an economic threshold for dynamically optimal pest management, *Ecological Modelling* **220** (2009), 1315–1324.