

A Instabilidade de Turing em Metapopulações com Dispersão Dependente da Densidade

Jacques A. L. da Silva, Ana Luísa Rempel,

Depto de Matemática Pura e Aplicada, PPGMAp, UFRGS,

91.509-900, Av. Bento Gonçalves, 9500, Porto Alegre, RS

E-mail: jaqx@mat.ufrgs.br, ana.rempel@unibanco.com.br

1 Introdução

O papel da dispersão e de movimentos migratórios tem sido exaustivamente investigado em modelos populacionais nas últimas décadas. Complexos padrões espaciais foram observados em Hassel et al. (1992) através de simulações de redes de populações acopladas via dispersão. Segundo os estudos de Hassel et al. (1994), a migração de espécies fornece um mecanismo que permite a co-existência de espécies em competição. Um grande número de estudos tem atribuído um papel estabilizador à dispersão, no sentido em que a inclusão de aspectos migratórios tende a simplificar a dinâmica (Hastings, 1993, Doebeli 1995, Lloyd 1995).

Consideremos uma rede de populações acopladas via movimento migratório, isto é, um conjunto de sítios (“patches”) submetidos a uma mesma dinâmica local (processos de reprodução e sobrevivência) interligados por um processo de dispersão. Tendo em mente a conhecida teoria da instabilidade de Turing (1952) para modelos de reação-difusão (o modelo de reação é supostamente estável e a instabilidade é gerada a partir da inclusão da difusão), é natural questionarmos se esse tipo de instabilidade também ocorre em modelos de populações acopladas (metapopulações). E, em caso de uma resposta positiva, que tipo de padrões espaciais podem ocorrer a partir da instabilidade de Turing em metapopulações? Qual o grau de intensidade desse tipo de instabilidade? Existe a possibilidade de dinâmica caótica causada somente pelo movimento migratório? Rohani et al. (1996) mostraram que a instabilidade de Turing não ocorre em metapopulações de uma só espécie submetido a um processo de dispersão passiva (independente da densidade).

Mas, quando há mais de uma espécie envolvida, a instabilidade do equilíbrio homogêneo pode ser quebrada através de dispersão independente da densidade, desde que as taxas migratórias de cada espécie sejam bem diferentes (Rohani e Ruxton 1999). Observações semelhantes foram feitas em De Castro et al. (2006) em metapopulações de uma única espécie, mas com estrutura etária. Neste caso as diferentes classes etárias fazem o papel das distintas espécies.

Apesar de fortes evidências de que os processos de dispersão são dependentes da densidade em um grande número de espécies (Ylikarjula et al. 2000, Matthysen (2005)), a grande maioria dos estudos em modelos metapopulacionais desconsidera este importante aspecto. No contexto da instabilidade de Turing, algumas exceções são os trabalhos de Ruxton (1996), Jang e Mitra (2000), Silva et al. (2001), Huang e Diekmann (2003) e Giordani e Silva (2004).

Neste trabalho damos seqüência aos estudos realizados em Giordani e Silva (2004). Consideramos uma rede de populações de uma única espécie submetidos a uma mesma dinâmica local e a um processo de dispersão dependente da densidade local. Supondo um sistema com interações simétricas entre os sítios, obtemos uma descrição completa da região de instabilidade de Turing em termos das taxas de variação do número de indivíduos e do número de migrantes calculados no ponto de equilíbrio. Aplicamos os resultados a exemplos específicos de dinâmica local (modelo exponencial logístico) e processos migratórios. Realizamos simulações numéricas e identificamos vários tipos de dinâmica, inclusive caótica e associamos os mesmos a diferentes tipos de dinâmica local e dispersão dependente da den-

sidade.

2 O Modelo Matemático

Consideramos um conjunto de n populações idênticas, isto é, submetidos a um mesmo processo de reprodução e sobrevivência. Assim, na ausência de dispersão teríamos

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

onde x_t^i é o número de indivíduos presentes no instante t no sítio i e f é uma função de classe C^1 em \mathbb{R}^+ com valores em \mathbb{R}^+ . Exemplos biologicamente relevantes podem ser encontrados em Hassel (1975), entre os quais citamos as conhecidas famílias logística, de Ricker e de Beverton-Holt.

Consideramos agora um processo migratório entre os sítios, que resultará no acoplamento das n populações. Seja $\mu(x_t^j)$ a fração de indivíduos que sai do sítio j no instante t . A função $\mu(x)$ é chamada de fração migratória. É claro que $0 \leq \mu(x) \leq 1, \forall x > 0$. Além disto supomos μ de classe C^1 em \mathbb{R}^+ . Vamos supor que a dinâmica local (dada por (1)) precede o processo migratório em cada intervalo de tempo, assim no instante t $\mu(f(x_t^j))f(x_t^j)$ indivíduos deixam o sítio j . Desses indivíduos que saem do sítio j apenas uma fração deles se estabelecem no sítio i . Denotamos por c_{ij} esta proporção. É claro que $c_{ii} = 0$. Agora podemos escrever as equações da dinâmica da metapopulação:

$$x_{t+1}^i = [1 - \mu_i(f(x_t^j))]f(x_t^i) + \sum_{j=1}^n c_{ij}\mu_j(f(x_t^j))f(x_t^j), \quad (2)$$

para $i = 1, 2, \dots, n$.

Denotamos por C a matriz dos coeficientes c_{ij} , $i, j = 1, 2, \dots, n$. Esta matriz $n \times n$ é chamada de matriz de configuração da rede e determina o sistema de vizinhanças de cada sítio. Vamos supor que as interações são simétricas, assim C é uma matriz simétrica. Além disto supomos que o processo migratório é conservativo, isto é, não há perda de indivíduos durante a dispersão. Logo, $\sum_{i=1}^n c_{ij} = 1$. Mas como C é simétrica e $c_{ij} \geq 0$, temos que C é uma matriz $n \times n$ duplamente estocástica.

Seja $x^* > 0$ o único ponto de equilíbrio não trivial do sistema desacoplado (eq. (1)). Então é fácil ver que o equilíbrio homogêneo

$X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)$ é o único estado estacionário não trivial do sistema (2). Para estudar a instabilidade de Turing desse sistema, vamos supor que o sistema desacoplado seja estável, isto é, $|f'(x^*)| < 1$ e analisar a possibilidade de quebra dessa estabilidade quando consideramos o sistema de populações acopladas (equilíbrio homogêneo instável). A matriz Jacobiana do sistema (2) calculada no equilíbrio homogêneo X^* é dada por

$$J(X^*) = f'(x^*)M, \quad (3)$$

onde M é uma matriz $n \times n$ com entradas m_{ij} dadas por

$$m_{ij} = \begin{cases} 1 - \varphi'(x^*), & i = j \\ c_{ij}\varphi'(x^*), & i \neq j \end{cases}, \quad (4)$$

onde $\varphi(x) = x\mu(x)$, isto é, $\varphi(x)$ representa o número de migrantes. Seja $B = I - C$, onde I é matriz identidade $n \times n$. Então podemos escrever o Jacobiano na forma

$$J(X^*) = f'(x^*)(I - \varphi'(x^*)B). \quad (5)$$

3 Resultados Analíticos

Sejam λ_i , $i = 0, 1, \dots, n-1$ os autovalores de $J(X^*)$. Em virtude da eq. (5) temos que

$$\lambda_i = f'(x^*)(1 - \varphi'(x^*)\beta_i), \quad i = 0, 1, \dots, n-1, \quad (6)$$

onde β_i são os autovalores da matriz B . Note que $\beta_0 = 0$ é um autovalor de B , já que a soma de cada linha de B é zero (C é uma matriz duplamente estocástica). Assim, $\lambda_0 = f'(x^*)$ é um autovalor de $J(X^*)$, o que mostra que a migração não consegue estabilizar um sistema onde o modelo local é instável, que é um fato conhecido e demonstrado em Rohani et al. (1996).

Como B é simétrica, temos que $\beta_i \in \mathbb{R}$, $i = 0, 1, \dots, n-1$. Uma simples aplicação do Teorema de Gershgorin implica que $0 \leq \beta_i \leq 2$, $i = 0, 1, \dots, n-1$. Não é difícil verificar que

$$\max_{i=0,1,\dots,n-1} |1 - \varphi'(x^*)\beta_i| = \begin{cases} 1, & 0 < \varphi'(x^*) < \frac{2}{\max\{\beta_i\}} \\ 1 - \varphi'(x^*)\max\{\beta_i\}, & \varphi'(x^*) < 0 \\ \varphi'(x^*)\max\{\beta_i\} - 1, & \varphi'(x^*) > \frac{2}{\max\{\beta_i\}} \end{cases} \quad (7)$$

Decorre de (6) e (7) que a região de instabilidade de Turing em termos de $f'(x^*)$ e $\varphi'(x^*)$

é dada pelas desigualdades

$$\left\{ \begin{array}{l} |f'(x^*)| < 1, \quad 0 < \varphi'(x^*) < \frac{2}{\max\{\beta_i\}} \\ \varphi'(x^*) < \frac{1}{\max\{\beta_i\}} \left(1 - \frac{1}{|f'(x^*)|} \right), \quad \varphi'(x^*) < 0 \\ \varphi'(x^*) > \frac{1}{\max\{\beta_i\}} \left(1 + \frac{1}{|f'(x^*)|} \right), \quad \text{se} \\ \varphi'(x^*) > \frac{2}{\max\{\beta_i\}} \end{array} \right. \quad (8)$$

A figura 1 mostra a região da instabilidade de Turing (região escura) descrita pelas desigualdades acima. A região clara corresponde a valores de $f'(x^*)$ e $\varphi'(x^*)$ para os quais prevalece a estabilidade do equilíbrio homogêneo X^* .

Note que no caso de dispersão independente da densidade temos que $\varphi(x) = \mu x$, logo $\varphi'(x^*) = \mu$. Mas $0 < \mu < 1$, assim temos que $0 < \varphi'(x^*) < \frac{2}{\max\{\beta_i\}}$ (já que $0 \leq \beta_i \leq 2$), o que nos remete à região clara da Figura 1, isto é, não há possibilidade para a instabilidade de Turing neste caso.

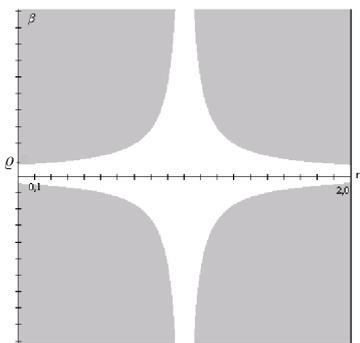


Figura 1: A região sombreada indica a região de instabilidade de Turing. A região clara indica a região onde o equilíbrio homogêneo é estável. No eixo horizontal $f'(x^*)$ e no eixo vertical $\varphi'(x^*)$.

4 Exemplos e Resultados Numéricos

Consideramos agora um exemplo específico de um processo migratório dependente da densidade local. Tomamos a fração migratória $\mu(x)$ usada em Ylikarjula et al. (2000)

$$\mu(x) = \frac{\alpha}{1 + e^{\beta(\gamma-x)}}, \quad (9)$$

onde $\alpha > 0$ é a fração máxima de dispersão, β descreve a intensidade de crescimento ou de-

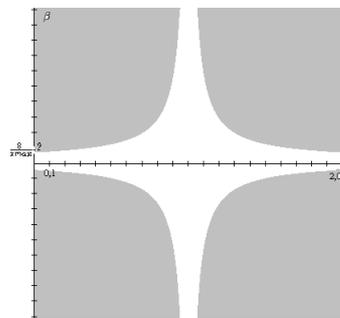


Figura 2: Região de instabilidade de Turing (região escura) em termos dos parâmetros r (eixo horizontal) e β (eixo vertical).

crescimento da fração migratória e $\gamma > 0$ determina o ponto de inflexão da curva (em todas as simulações $\gamma = 1$ por simplicidade). Quando $\beta > 0$ a eq. (9) descreve o caso onde a competição aumenta a atividade migratória por causa de um ganho em “fitness” por abandonar um sítio superpovoado (dependência positiva da densidade). Quando $\beta < 0$ a eq. (9) descreve a situação inversa, isto é, indivíduos tendem a deixar sítios com baixa densidade na tentativa de se agruparem ou por causa da dificuldade de encontrar parceiros (dependência negativa da densidade).

Escolhemos como exemplo de dinâmica local a conhecida família Exponencial Logística $f(x) = xe^{r(1-x)}$. É fácil verificar que a região de estabilidade do modelo exponencial logístico (sem migração) corresponde a $0 < r < 2$.

A Figura 2 mostra a região de instabilidade de Turing para este exemplo obtida através da equação (8). O diagrama está representado em função dos parâmetros r (do modelo local) e β (do processo migratório), enquanto que α e γ foram mantidos constantes.

A Figura 3 ilustra uma comparação das regiões de instabilidade de Turing entre redes globalmente conectadas (todos os sítios estão interligados com a mesma intensidade) e redes conectadas somente através dos 2 vizinhos mais próximos. Estas diferenças são expressas unicamente através da matriz de configuração C . No caso da instabilidade de Turing o que realmente importa (conforme a eq. (8) é o maior autovalor da matriz $B = I - c$. A figura 3 foi gerada usando a eq. (8) fixando os parâmetros α e γ num anel de 50 sítios adotando o modelo exponencial logístico como dinâmica local.

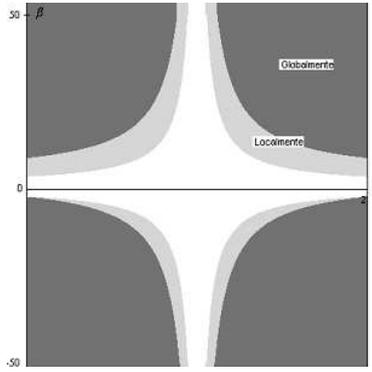
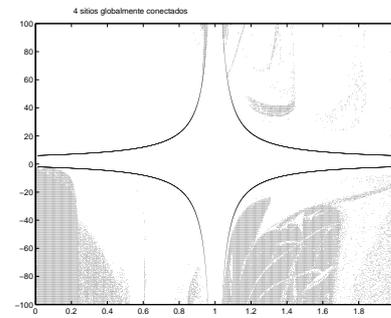


Figura 3: Comparação da região de instabilidade de Turing da rede conectada com 2 vizinhos mais próximos com a rede globalmente conectada. A região cinza escuro representa a região de instabilidade de Turing da rede globalmente conectada e a união desta com a região cinza claro representa a instabilidade da rede conectada com os vizinhos mais próximos.

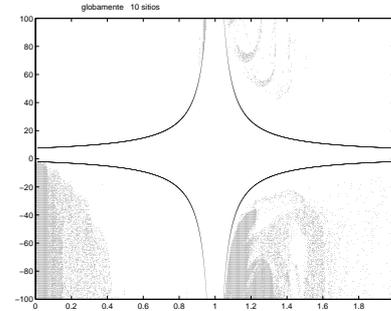
Observamos que a rede globalmente conectada apresenta uma região de instabilidade de Turing menor do que a rede conectada através dos vizinhos mais próximos.

Dentro da região de instabilidade de Turing podemos ter uma dinâmica laminar (estabilidade de pontos de equilíbrio ou periodicidade) ou turbulenta (caos). Neste trabalho a dinâmica caótica é identificada com pelo menos um expoente de Liapunov (ver Eckmann e Ruelle, 1985) positivo. O caos de Turing é ilustrado na Figura 4 para um anel globalmente conectado com modelo local exponencial logístico. A região sombreada indica a presença de pelo menos um expoente de Liapunov positivo. Podemos observar que uma rede com mais sítios apresenta menor região de caos de Turing. Também observamos que o caos de Turing tem presença mais forte quando temos a dependência negativa da densidade no processo migratório. O mesmo tipo de simulação foi realizado no caso de rede conectada com os 2 vizinhos mais próximos com resultados qualitativamente semelhantes.

Sistemas de populações acopladas podem apresentar instabilidades causadas pela dispersão mesmo quando não há dependência da densidade no processo migratório. Os trabalhos de Rohani et al. (1996) e Rohani e Ruxton (1999) ilustram bem esse fato em modelos do tipo hospedeiro-parasitóide, e en-



(a)



(b)

Figura 4: A delimitação central indica que na região central estão os valores de r e β para os quais o sistema permanece estável com a migração, fora dela temos instabilidade de Turing. A região sombreada indica os valores de r e β para os quais o processo migratório gera dinâmica caótica. Simulações feitas com anel globalmente conectado com (a) $n = 4$ e (b) $n = 10$.

quanto Hastings (1992) e De Castro (2006) o demonstram para modelos locais com estrutura etária. Em ambos os casos é necessário que uma das “espécies” (hospedeiro ou parasitóide; jovem ou adulto) tenha um poder de dispersão muito maior que o da outra “espécie”. Este mecanismo ainda exige uma alta dependência da densidade na dinâmica local de uma das espécies. Assim a instabilidade do equilíbrio homogêneo acontece porque o efeito estabilizador causado por uma das espécies sobre a outra é reduzido por causa da migração em excesso de uma das espécies. O mecanismo de formação de instabilidade de Turing apresentado aqui é completamente diferente. Quando a migração é dependente da densidade, instabilidades podem ocorrer mesmo quando o modelo local não possui nenhuma estrutura e mesmo quando o grau de não linearidade do modelo local for baixo.

Referências

- [1] M. L. De Castro and J. A. L. Silva and D. A. R. Justo, Stability in an age-structured metapopulation model, *J. Math. Biol.*, 52, (2006) 183-208.
- [2] M. Doebeli, Dispersal and Dynamics, *Theor. Pop. Biology*, 47, (1994) 82-106.
- [3] F. T. Giordani and J. A. L. Silva, A Instabilidade Causada pela Migração Dependente da Densidade em Redes de Populações Acopladas, *Tend. Mat. Apl. Comp.*, 5, (2004) 87-96.
- [4] M. P. Hassell and H. N. Comins and R. M. May, Species coexistence and self-organizing spatial dynamics, *Nature*, 370, (1994) 290-292.
- [5] M. P. Hassell and H. N. Comins and R. M. May, The spatial dynamics of host parasitoid systems, *J. Anim. Ecol.*, 61, (1992) 471-489.
- [6] A. Hastings, Age Dependent Dispersal Is Not a Simple Process: Density Dependence, Stability and Chaos, *Theor. Pop. Biol.*, 41, (1992) 388-400.
- [7] A. Hastings, Complex Interactions between Dispersal and Dynamics: lessons from coupled logistic equations, *Ecology*, 74, (1993) 1362-1372.
- [8] Y. Huang and O. Diekmann, Interspecific influence on mobility and Turing instability. *Bull. Math. Biol.*, 65, (2003) 143-156.
- [9] S. R. J. Jang and A. K. Mitra, Equilibrium stability of single - species metapopulations. *Bull. Math. Biol.*, 62, (2000) 155-161.
- [10] A. L. Lloyd, The coupled logistic map: a simple model for the effects of spatial heterogeneity on population dynamics, *Theor. Pop. Biol.*, 173, (1995) 217-230.
- [11] E. Matthysen, Density-dependent dispersal in birds and mammals, *Ecography*, 28, (2005) 403-416.
- [12] P. Rohani and R. M. May and M. P. Hassell, Metapopulation and equilibrium stability: the effects of spatial structure, *J. Theor. Biol.*, 181, (1996) 97-109.
- [13] P. Rohani and G. D. Ruxton, Dispersal-induced instabilities in host-parasitoid metapopulations, *Theor. Population Biology*, 55, (1999) 23-36.
- [14] G. D. Ruxton, Density-dependent migration and stability in a system of linked populations, *Bull. Math. Biol.*, 58, (1996) 643-660.
- [15] J. A. L. Silva and M. L. De Castro and D. A. R. Justo, Stability in a Metapopulation Model with Density-dependent Dispersal, *Bull. Math. Biol.*, 63, (2001) 485-506.
- [16] A. M. Turing, The chemical basis of morphogenesis, em *Phil. Trans. Royal Soc. London B*, 237, (1952) 37-72.
- [17] J. Ylikarjula and S. Alaja and J. Laakso and D. Tesar, Effects of patch number and dispersal patterns on population dynamics and synchrony, *J. Theor. Biol.*, 207, (2000) 377-387.