

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

Modelo Metapopulacional de Múltiplas Espécies em Ambiente Heterogêneo

por

Otonio Dutra da Silva

Trabalho submetido como requisito parcial
para obtenção do grau de
Doutor em Matemática Aplicada

Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro da Silva
Orientador

Porto Alegre, março de 2018.

CIP - CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

Silva, Otonio Dutra da

Modelo Metapopulacional de Múltiplas Espécies em Ambiente Heterogêneo / Otonio Dutra da Silva.—Porto Alegre: PPGMAp da UFRGS, 2018.

103 p.: il.

Tese (Doutorado)—Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Porto Alegre, 2018.

Orientador: da Silva, Jacques Aveline Loureiro

Tese: Matemática Aplicada,
Metapopulações, Expoente de Lyapunov, Múlti-Espécies, Sincronização

”piensa en lo bellas que son las preguntas.

*Se abren al cielo y entreabren el ánimo,
mientras que las respuestas les cortan la cabeza.
¿No es más bonito abrir una puerta que cerrarla?”.*

El Hereje, Carlo Martigli

AGRADECIMENTO

Ao concluir este trabalho agradeço...

À minha mãe e meu pai, por sempre acreditarem em mim, me incentivarem e por sua atenção incondicional.

À minha irmã Aniélen, pela ajuda dedicada durante todo o curso.

À minha namorada Tatiele, por toda orientação, por escutar minhas angústias, pelo carinho e incentivo durante todo o curso. Te Amo!!!

Ao Professor Jacques, pela paciência, conhecimento e auxílio na construção do trabalho.

Aos amigos que sempre estiveram ao meu lado.

Aos professores do Programa, pelo conhecimento transmitido.

À Fapergs, pelo apoio financeiro através da bolsa de estudos.

Sumário

LISTA DE FIGURAS	vi
RESUMO	viii
ABSTRACT	ix
1 INTRODUÇÃO	1
2 DEFINIÇÕES INICIAIS	5
2.1 Mapas Unidimensionais	5
2.2 Atrator	7
2.3 Teorema de Birkhoff	8
2.4 Mapas Multidimensionais	10
3 DINÂMICA HETEROGÊNEA PARA K ESPÉCIES EM 2 <i>CLUSTERS</i>	13
3.1 Construção do modelo	13
3.2 Estado de Sincronia	16
3.3 Conclusão	33
4 SIMULAÇÕES NUMÉRICAS PARA DINÂMICA DE DOIS <i>CLUSTER</i>	34
4.1 Modelo Local de Competição	34
4.2 Modelo de dois <i>Clusters</i>	39
4.2.0.1 Conexão Global	40
4.2.0.2 Conexão Bipartida	42
4.2.0.3 conexão Ponderada	43
4.2.1 Condições de Estabilidade de Coexistência	44
4.2.2 Sincronização Parcial	55
4.3 Conclusão	56
5 DINÂMICA HETEROGÊNEA PARA K ESPÉCIES EM η <i>CLUSTERS</i>	58

5.1	Dinâmica Local	58
5.2	Dinâmica de Migração	59
5.3	Estado de Sincronia	60
5.4	Conclusão	74
6	SIMULAÇÕES NUMÉRICAS CASO $\eta = 3$	76
6.1	Simulações Numéricas	81
6.2	Sincronização	85
6.3	Conclusão	86
7	MODELO HETEROGÊNEO COM CONEXÃO CONVEXA	88
7.1	Modelo Heterogêneo com conexão convexa	92
7.2	Simulações Numéricas	94
7.3	Sincronização Parcial	96
7.4	Conclusão	97
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	99

Lista de Figuras

Figura 2.1	Diagrama de bifurcação do mapa Logístico.	8
Figura 2.2	Transformação, após n iterados de f , do círculo de raio 1 em uma elipse.	11
Figura 3.1	Mudança de referencial para o espaço de sincronia e decomposição da perturbação ε	18
Figura 4.1	Diagramas de Fase e Séries temporais para: (a) $r_1 = 1, 8, r_2 = 2, \beta_1 = \beta_2 = 1$. (b) $r_1 = 2, r_2 = 2, 8, \beta_1 = \beta_2 = 1$. (c) $r_1 = 2, r_2 = 2, 8, \beta_1 = 2, 5$ e $\beta_2 = 1$. (d) $r_1 = 2, r_2 = 3, 8, \beta_1 = \beta_2 = 1$. (e) $r_1 = 3, 7, r_2 = 2, 5, \beta_1 = \beta_2 = 1$. (f) $r_1 = 3, 3, r_2 = 3, 8, \beta_1 = \beta_2 = 1$	36
Figura 4.2	Mapa dos valores dos parâmetros r_1 e r_2 para as regiões de estabilidade(amarelo), ciclos periódicos(verde) e caos(vermelho).	38
Figura 4.3	Número de Lyapunov da dinâmica local, as fronteiras de bifurcação são β_1 em vermelho e β_2 em azul: (a) $\beta_1 = 1, 2$ e $\beta_2 = 0, 7$; (b) $\beta_1 = 2, 2$ e $\beta_2 = 2$; (c) $\beta_1 = 2, 695$ e $\beta_2 = 2, 7$	39
Figura 4.4	Série Temporal da densidade total do <i>Cluster F</i> em linha \cdots e <i>cluster G</i> linha $---$. Taxas de migração $\mu_1 = 0.3$ e $\mu_1 = 0.2$; <i>Cluster F</i> com parâmetros $r_1^F = 3.5, \beta_1^F = 1, 2$ e $r_2^F = 3.8, \beta_2^F = 1$. <i>Cluster G</i> com parâmetros $r_1^G = 1.5, \beta_1^G = 1, 2$ e $r_2^G = 1.8, \beta_2^G = 1$. (a) Rede Bipartida, (b) Rede Global.	46
Figura 4.5	Série Temporal da densidade total do <i>Cluster F</i> em linha \cdots e <i>cluster G</i> linha $---$. Taxas de migração $\mu_1 = 0$ e $\mu_1 = 0, 8$; <i>Cluster F</i> com parâmetros $r_1^F = 3.5, \beta_1^F = 1, 2$ e $r_2^F = 3, 9, \beta_2^F = 1$. <i>Cluster G</i> com parâmetros $r_1^G = 2, 2, \beta_1^G = 1, 2$ e $r_2^G = 2, 5, \beta_2^G = 1$	47
Figura 4.6	Gráficos espaço-tempo e Densidade-espaço. <i>Cluster F</i> com 20 sítios e <i>cluster G</i> com 20 sítios; parâmetros para espécie 1: $\mu_1 = 0.1, r_1^F = 3.5, \beta_1^F = 1$ e $r_1^G = 3.5, \beta_1^G = 1$; para espécie 2: $\mu_2 = 0.5 r_2^F = 3.8, \beta_2^F = 1.5$ e $r_2^G = 1.8, \beta_2^G = 1.5$	49
Figura 4.7	Gráficos espaço-tempo e Densidade-espaço. <i>Cluster F</i> com 10 sítios e <i>cluster G</i> com 30 sítios; parâmetros para espécie 1 : $\mu_1 = 0.1, r_1^F = 3.5, \beta_1^F = 1$ e $r_1^G = 3.5, \beta_1^G = 1$; para espécie 2: $\mu_2 = 0.5 r_2^F = 3.8, \beta_2^F = 1.5$ e $r_2^G = 1.8, \beta_2^G = 1.5$	50
Figura 4.8	Gráficos espaço-tempo e Densidade-espaço. <i>Cluster F</i> com 30 sítios e <i>cluster G</i> com 10 sítios; parâmetros para espécie 1: $\mu_1 = 0.1, r_1^F = 3.5, \beta_1^F = 1$ e $r_1^G = 3.5, \beta_1^G = 1$; para espécie 2: $\mu_2 = 0.5 r_2^F = 3.8, \beta_2^F = 1.5$ e $r_2^G = 1.8, \beta_2^G = 1.5$	50
Figura 4.9	Gráfico espaço-tempo e série temporal da densidade total do <i>Cluster F</i> em linha \cdots e <i>cluster G</i> linha $---$ com conexão Ponderada. Parâmetros Espécie 1 $\mu_1 = 0.8, r_1^F = 2.9, \beta_1^F = 3.8$ e $r_1^G = 3.3, \beta_1^G = 3.8$; espécie 2 $\mu_2 = 0.5 r_2^F = 3.6, \beta_2^F = 1$ e $r_2^G = 3.2, \beta_2^G = 1$	52

Figura 4.10	Gráfico espaço-tempo e série temporal da densidade total do <i>Cluster</i> F em linha \cdots e <i>cluster</i> G linha $---$ com conexão Global. Parâmetros Espécie 1 $\mu_1 = 0, r_1^F = 0,5, \beta_1^F = 1,2$ e $r_1^G = 1,7, \beta_1^G = 1,2$; espécie 2 $\mu_2 = 0,8, r_2^F = 3,3, \beta_2^F = 1$ e $r_2^G = 1,5, \beta_2^G = 1$	52
Figura 4.11	Gráfico espaço-tempo e série temporal da densidade total do <i>Cluster</i> F em linha \cdots e <i>cluster</i> G linha $---$ com conexão Global. Parâmetros Espécie 1 $\mu_1 = 0,8, r_1^F = 3,2, \beta_1^F = 1,2$ e $r_1^G = 0,7, \beta_1^G = 1,2$; espécie 2 $\mu_2 = 0,9, r_2^F = 0,8, \beta_2^F = 1$ e $r_2^G = 1,3, \beta_2^G = 1$	54
Figura 4.12	Regiões de Estabilidade de Sincronia. Nas colunas utilizou-se os parâmetros $\beta_1^F = \beta_1^G = 1$ e $\beta_2^F = \beta_2^G = 1,2$; $r_1^F = 3,2, r_1^G = 3,7$ e $r_2^F = 3,8, r_2^G = 3,3$: Coluna 1 Conexão Global, Coluna 2 Conexão bipartida, Coluna 3 Conexão Ponderada.	56
Figura 6.1	Rede Global: Gráficos Espaço-Tempo e séries temporais dos sítios 6(linha vermelha), 15(linha azul) e 25(linha preta) para as duas espécies com os seguintes parâmetros: $\mu_1 = 0,2; r_{F_1}^1 = 0,5; r_{F_2}^1 = 2,7; r_{F_3}^1 = 0,3; \mu_2 = 0,2; r_{F_1}^2 = 1,7; r_{F_2}^2 = 2,4; r_{F_3}^2 = 1,6$	82
Figura 6.2	Rede Bipartida: Gráficos Espaço-Tempo e séries temporais dos sítios 6(linha vermelha), 15(linha azul) e 25(linha preta) para as duas espécies com os seguintes parâmetros: $\mu_1 = 0,2; r_{F_1}^1 = 0,5; r_{F_2}^1 = 2,7; r_{F_3}^1 = 0,3; \mu_2 = 0,2; r_{F_1}^2 = 1,7; r_{F_2}^2 = 2,4; r_{F_3}^2 = 1,6$	82
Figura 6.3	Rede Bipartida: Gráfico Espaço-Tempo e Densidade-Espaço $\mu_1 = 0,2; r_{F_1}^1 = 3,9; r_{F_2}^1 = 3,5; r_{F_3}^1 = 0,7; \mu_2 = 0; r_{F_1}^2 = 3; r_{F_2}^2 = 0,4; r_{F_3}^2 = 3,6$	84
Figura 6.4	Regiões de Estabilidade de Sincronia. Cada coluna representa Conexão Global, Ponderada e Bipartida, respectivamente. Nas linhas utilizou-se os parâmetros: Linha 1 $\beta_1^A = \beta_1^B = \beta_1^C = 1$ e $\beta_2^A = \beta_2^B = \beta_2^C = 1,2$; Linha 2 $\beta_1^A = \beta_1^B = \beta_1^C = 4,5$ e $\beta_2^A = \beta_2^B = \beta_2^C = 1,2$; Linha 3 $\beta_1^A = 4,5, \beta_1^B = \beta_1^C = 1$ e $\beta_2^A = 1,2, \beta_2^B = 3,8, \beta_2^C = 1,2$	85
Figura 7.1	Gráfico de Bifurcação para função logística.	91
Figura 7.2	Série temporal das espécies 1 e 2, seguidos das densidades totais em cada <i>cluster</i> . Os parâmetros utilizados foram $\mu_1 = 0,9; r_1^{F_1} = 1,5; r_1^{F_2} = 1,7; r_1^{F_3} = 1,3; \mu_2 = 0,2; r_2^{F_1} = 1,7; r_2^{F_2} = 1,4; r_2^{F_3} = 1,6$	95
Figura 7.3	Série Espaço x temporal e Série temporal das espécies 1 e 2. Os parâmetros utilizados foram $\mu_1 = 0,1; r_1^{F_1} = 0,5; r_1^{F_2} = 2,7; r_1^{F_3} = 0,3; \mu_2 = 0,2; r_2^{F_1} = 1,7; r_2^{F_2} = 2,4; r_2^{F_3} = 1,6$	96

RESUMO

Os modelos metapopulacionais são uma ferramenta muito importante nos estudos de habitats fragmentados. Sendo a natureza bastante diversificada, a análise de ambientes heterogêneos é primordial para a construção de uma dinâmica mais próxima da realidade. Com isso, buscou-se construir um modelo metapopulacional heterogêneo de múltiplas espécies, cujo objetivo é encontrar um critério de estabilidade assintótica de órbitas de sincronização parcial. Para tanto é descrito um ambiente com n patches ou sítios conectados por movimentos de migração divididos em conjuntos, que apresentam diferentes características de sobrevivência e reprodução de cada espécie. Obteve-se uma representação para matriz Jacobiana do sistema, além de um critério para o cálculo do expoente de Lyapunov. Sendo possível, então, uma generalização para um modelo metapopulacional heterogêneo de múltiplas espécies.

Palavras-chave. Metapopulações, Expoente de Lyapunov, Multi-Espécies, Sincronização.

ABSTRACT

The metapopulational models are an important appliance in the fragmented habitats studies."The nature is very diversified, so the heterogeneous environments analysis is primordial for close construction of dynamics realities. Therefore, this research aimed to construct a metapopulational heterogeneous model of multiple species in order to find an asymptotic stability standard of partial synchronization of orbits. Hence an environment with n patches or connected sites by migration movements were described, whose were divided into groups with different survival and reproduction characteristics of each species. A Jacobian matrix of system representation was obtained, as well as a Lyapunov exponent calculation criteria. Thus, a generalization for a heterogeneous metapopulational model of multiple species was possible.

Keywords. Metapopulations, Lyapunov Number, Multiple Species, Synchronization.

1 INTRODUÇÃO

A estruturação espacial para dinâmicas de populações reais tem papel central em questões de conservação biológica. Trazendo ao modelo uma característica mais próxima à realidade. Com isso, os modelos metapopulacionais funcionam como uma ferramenta valiosa para estudos neste seguimento.

O termo *metapopulação* surge na literatura ecológica em 1970, para descrever uma “população de populações”. Tal definição provém do trabalho de Richard Levins [29], onde ele descreve uma dinâmica espacialmente estruturada e analisa as interferências do espaço sobre as populações. O estudo nesta área vem crescendo de forma considerável desde então([11];[14];[39]).

Hanski define metapopulações como o conjunto de populações locais, as quais interagem via movimentos individuais entre lugares habitados[14]. Estas regiões ocupadas são denominadas de patches ou sítios e podem estar ligadas por movimentos de migração. A junção destes dois fatores, dinâmicas de populações locais e migração, dão os alicerces para a definição de um modelo metapopulacional. A forma como estes lugares habitados estão conectados diz respeito à topologia da rede. Neste trabalho, optou-se por dar atenção a 4 topologias de rede distintas, sendo uma delas dependente do tempo.

Cada patche pode conter uma ou mais subpopulações que são iteradas no tempo segundo suas respectivas dinâmicas locais, ou seja, funções que são responsáveis pela evolução de cada espécie no tempo, além de carregar as características de cada sítio. Quando todos os sítios possuem as mesmas características, ou seja, são regidos pelas mesmas dinâmicas locais, a metapopulação é dita homogênea. Esta simplificação para o modelo é muito utilizada em muitos trabalhos ([18], [7], [8], [40], [41], [9]), por reduzir o número de parâmetros a serem analisados. Jansen e Lloyd (2000) [25], por exemplo, apresentaram um tratamento analítico para uma metacomunidade em ambiente homogêneo com migração independente da densidade. Este trabalho é estendido logo após em Lloyd e Jansen (2004) [31] com a análise de um modelo epidemiológico. Porém os habitats fragmentados trazem, naturalmente, algum grau de heterogeneidade ao meio,

e isso se reflete na dificuldade de encontrar parceiros, na disponibilidade de alimento, entre outros fatores.

Neste trabalho atentou-se para estas possíveis diferenças entre os sítios da metapopulação. Assim, quando se consideram as diferenças possíveis entre sítios, tem-se uma Metapopulação heterogênea. Estudos de dinâmicas para 2 sítios com características distintas são apresentados em ([20], [27], [54]). Esta característica do meio pode ser responsável pela persistência das espécies em cada fragmento do habitat. Em [13] os resultados indicam que a persistência vem do “efeito de resgate” (“rescue effect”), pois mesmo que ocorra a extinção em escala local, ele não ocorre em escala global. Gyllenberg, et. al.(1993)[12] traz um exemplo recente sobre dispersão da gripe em um habitat heterogêneo com diferentes taxas de infecções.

Além das características locais apresentadas acima, existe o fator que indica a conexão entre os fragmentos do habitat, a migração. Esta tem uma papel fundamental nas dinâmicas metapopulacionais, pois traz uma característica que deixa o modelo mais próximo da realidade. Existem muitos trabalhos que falam sobre os efeitos da migração sobre dinâmica de populações e suas alterações ao longo do tempo. Uma das principais características é o fator estabilizante ([15], [19]), onde soluções locais caóticas geram órbitas periódicas simples [20]. Além disso, Rohani, et. al.(1996)[39] apresentaram modelos de uma e duas espécies, e verificado que soluções estáveis na dinâmica local não perdem sua estabilidade com acoplamento da migração, para uma única espécie. No entanto para modelos tipo presa-predador com migração assimétrica, o quadro não se mantém, podendo gerar padrões espaciais[18].

Embora considerar a migração constante seja uma simplificação e também um auxílio para a construção do modelo, em ambientes naturais sabe-se que ela está ligada à dependência da densidade ou a fatores externos(vento, correnteza de um rio, etc.). Silva (2013)[45], obteve padrões heterogêneos estáveis e dinâmicos, considerando um modelo planta herbívoro com migração por agregação e fitotaxia. Silva, et. al.(2001)[46], descrevem um modelo metapopulacional dependente da densidade, onde obteve-se condições para que sistemas previamente estáveis percam sua estabilidade devido à migração. Outros resultados podem ser observados em [38].

Outro processo resultante da migração em redes de populações acopladas são as soluções sincronizadas. Esse fenômeno descreve um ajustamento de fase, onde populações em diferentes sítios passam a oscilar de forma coerente. Em modelos biológicos a sincronização é relacionada com a extinção das espécies([9],[21]), este resultado provém de oscilações caóticas, em que as mudanças bruscas de densidade podem levar a população à extinção em todo habitat. Apesar dos modelos acoplados por dispersão apresentarem o chamado “rescue effect” [6], o qual caracteriza a capacidade de recolonização dos patches e de certa forma previne a extinção global, a sincronização não permite a ação reparadora desse efeito.

O estudo de órbitas sincronizadas não é recente, tendo seu início com a análise de pêndulos no século 17 [22], percebida hoje em várias áreas da ciência ([4],[5],[36]). Em [28], são apresentados alguns exemplos de sincronização em populações reais, além da distância entre as populações locais onde foi percebido esse ajuste de fase.

Uma abordagem analítica de órbitas sincronizadas podem ser vistas em [17] a qual apresenta um modelo metapopulacional de 2 sítios e determina as condições de estabilidade das órbitas sincronizadas. Solé e Gamarra (1998)[50] descrevem as condições de órbitas sincronizadas para uma espécie em dois patches conectados, e a relação entre grau de instabilidade e a taxa de dispersão. A generalização deste caso é encontrada em [44], em que é analisado o caso de para n sítios. Silva, et. al.(2010)[47] apresenta um modelo de uma única espécie com migração dependente da densidade, generalizando Earn, et. al. (2000)[9]. Hanski e Woiwod (1993) [16], é analisada a sincronização sobre as populações de mariposas e pulgões em relação à distância dos sítios. Mais sobre sincronização pode ser encontrado em [30] e [48].

O ajustamento de ritmo de dois ou mais osciladores acoplados pode se dar de várias formas: sincronização completa, sincronização em fase, sincronização fora de fase, sincronização parcial, entre outras, conforme [5]. Silva (2015) [43] construiu um modelo metapopulacional heterogêneo para uma espécie, em que são descritos resultados de sincronização parcial para o caso de formação de 2 *clusters*. Um modelo de dois mapas acoplados é apresentado em [24], onde é estudada a estabilidade de órbitas de sincronização total e parcial. Mais alguns resultados interessantes podem ser encontrados em [37], [55].

Com o intuito de generalizar os resultados já obtidos em [44], buscou-se construir um modelo metapopulacional de múltiplas espécies (metacomunidade) expostas a um ambiente heterogêneo. E, assim, determinar as condições de estabilidade de órbitas sincronização parcial.

Seguindo essas ideias, primeiramente, analisou-se uma metacomunidade exposta a dois conjuntos de sítios diferentes; assim, buscou-se estudar a existência de uma solução sincronizada e analisar a estabilidade assintótica desta solução. Para validação do modelo serão feitas algumas simulações para uma dinâmica de competição.

De modo a generalizar este estudo, amplia-se a heterogeneidade do habitat para o caso de η conjuntos de sítios de qualidades diferentes. E também foram investigadas a existência e a estabilidade de soluções síncronas. Utilizou-se o modelo de competição para exemplificar os resultados das análises dessa dinâmica.

Ao final do trabalho, é apresentado um último modelo com migração dependente do tempo, utilizando as matrizes de conexão descritas nos capítulos precedentes. Silva, et. al.(2015) [49], apresentou um critério analítico para estabilidade de órbitas sincronizadas para a metacomunidade com migração dependente da densidade, e, além disso, um exemplo de conexão dependente do tempo é apresentado.

2 DEFINIÇÕES INICIAIS

Neste capítulo inicial serão apresentados algumas definições sobre sistemas dinâmicas. Os resultados descritos nesta primeira etapa servirão como preliminares aos capítulos que se seguem.

Um *sistema dinâmico* consiste de um conjunto de valores, que, através de uma regra, determina o estado presente dependente de estados passados. As leis ou regras que descrevem esta evolução no tempo são ditas *determinísticas*, ou seja, a partir de um conjunto de estados passados determina-se unicamente um estado futuro.

No caso de dinâmicas populacionais, o estado da população em um tempo t é determinado unicamente por um ou mais estados passados.

2.1 Mapas Unidimensionais

Diz-se que um sistema unidimensional num intervalo I , com evolução discreta no tempo, é um mapeamento $f : I \rightarrow I$, em que um estado x em um tempo t é atualizado para um tempo futuro $t + 1$ através da equação

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

Sendo x_0 uma condição inicial para a dinâmica, a evolução (iteração) do mapa unidimensional $f(x)$ geram uma *órbita*, de condição inicial x_0 , dada por $\{x_0, f(x_0), f^2(x_0), f^3(x_0), \dots\}$, ou seja, as soluções da equação 2.1 com a evolução do tempo geram um conjunto que chamamos *órbita*.

Um exemplo de mapa unidimensional bastante estudado é a família quadrática, ou mapa logístico, dado por

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

que mapeia o intervalo $[0, 1]$ em $[0, 1]$, ([32], [33], [34])

Esse modelo, entre outros que podem ser encontrados em May (1974), apresentam comportamento de órbitas que se alternam segundo sua periodicidade. O modelo

logístico apresenta uma vasta gama de soluções, para $r < 3$, o modelo apresenta *pontos fixos*, em que $f(p) = p$. Para valores de $r > 3$, o modelo passa a apresentar um comportamento oscilatório para as órbitas geradas pelo mapa f . Esse tipo de solução, para $k \in \mathbb{N}$, é definida por $f^k(x_0) = x_0$, esta órbita é dita de período k . Assim, se $k = 2$, gera uma *órbita de período dois* dado por $\{x_0, x_1, x_0, x_1, \dots\}$, ou seja, $f^2(x_0) = x_0$.

Quando o parâmetro $r > 3,57$, as órbitas geradas pelo modelo não apresentam comportamentos periódicos ou de ponto fixo, neste intervalo de valores do parâmetro as iterações geradas pelo modelo percorrem um caminho imprevisível, a essa órbita dá-se o nome de *caótica*.

Para mapas unidimensionais existe um critério simples para determinar a estabilidade dos pontos de equilíbrio. Seja x^* uma solução de equilíbrio de $f(x_t)$, se a partir de uma pequena perturbação sobre x^* as iterações do modelo façam a órbita retornar $f(x^*) = x^*$, diz-se que o ponto x^* é *estável*, caso contrário é dito *instável*. Esse resultado é descrito pelo seguinte teorema.

Teorema 2.1 *Se*

$$|f'(x^*)| < 1 \Rightarrow x^* \text{ é estável} \quad (2.3)$$

$$|f'(x^*)| > 1 \Rightarrow x^* \text{ é instável} \quad (2.4)$$

Da mesma forma, é possível obter um resultado para determinar a estabilidade de órbitas periódicas. Seja $k = 2$ e a órbita de f dada por $\{x_0, x_1, x_0, x_1, \dots\}$. Tem-se

$$|(f^2(x_0))'| = |f'(f(x_0))f'(x_0)| = |f'(x_1) \cdot f'(x_0)| \quad (2.5)$$

Deste modo, a órbita é estável se $|f'(x_1) \cdot f'(x_0)| < 1$ e instável caso contrário. Este resultado pode ser generalizado para toda órbita de período k , segundo o seguinte resultado.

Teorema 2.2 *A órbita periódica $\{p_1, p_2, \dots, p_k\}$ é estável se*

$$|f'(p_k) \dots f'(p_1)| < 1 \quad (2.6)$$

e instável se

$$|f'(p_k) \dots f'(p_1)| > 1 \quad (2.7)$$

Os padrões caóticos são mais complexos de determinar. Para tanto, utilizamos o *Número de Lyapunov*, o qual mede a velocidade média com que órbitas próximas se separam ou mantêm-se próximas, isso é descrito formalmente na seguinte definição.

Definição 2.1 *Seja f um mapa suave de domínio real. O número de Lyapunov $L(x_1)$ da órbita $\{x_1, x_2, x_3, \dots\}$ é definida como*

$$L(x_1) = \lim_{n \rightarrow \infty} (|f'(x_1)| \dots |f'(x_n)|)^{1/n} \quad (2.8)$$

se o limite existir.

Assim, uma órbita será dita caótica se $L(x_1) > 1$, e poderá apresentar comportamento de ponto fixo ou periódico se $L(x_1) < 1$.

2.2 Atrator

Seja f um mapa e x_0 uma condição inicial, o *conjunto limite* da órbita $\{f^n(x_0)\}$ é o conjunto

$$\omega(x_0) = \{x : \forall N \text{ e } \epsilon \text{ existe } n > N, \text{ tal que } |f^n(x_0) - x| < \epsilon\} \quad (2.9)$$

Se x_1 gera outra órbita por f , $\{f^n(x_1)\}$. Então, diz-se que a órbita $\{f^n(x_1)\}$ é *atraída* para $\omega(x_0)$ se $\omega(x_1)$ está contida em $\omega(x_0)$. Assim, um *atrator* é um conjunto limite, o qual atrai uma certa quantidade de condições iniciais que possui medida não nula. Ao conjunto destas condições iniciais da-se o nome *bacia de atração*, do atrator.

Além disso, um atrator pode ser definido como o conjunto de comportamentos característicos para o qual evoluiu um sistema dinâmico. No caso desse trabalho, uma órbita $\{f^n(x_0)\}$ gerada pelo mapa f é dita um atrator se, para cada nova condição inicial x_1 , a órbita $\{f^n(x_1)\}$ estiver contida em $\{f^n(x_0)\}$, após o descarte de algumas iterações transientes. Ou mais precisamente se para todo N e ϵ existir $n > N$ tal que $|f^n(x_0) - f^n(x_1)| < \epsilon$. Ou seja, a nova órbita deve se aproximar assintoticamente do conjunto atrator.

Tomando como exemplo o mapa logístico $f(x) = rx(1 - x)$, é simples, após algumas simulações numéricas, verificar os conjuntos atratores desta dinâmica (figura 2.1),

os quais estão fortemente ligados aos valores do parâmetro r . Para valores do parâmetro $r < 3$, o atrator será um ponto fixo, no gráfico apresentado como um ponto isolado. Para $r > 3$ começam as órbitas periódicas do modelo, assim o conjunto atrator são pontos isolados no gráfico. A partir de $r = 3,57$ as órbitas do modelo são caóticas, o que pode ser confirmado numericamente com o cálculo do número de Lyapunov, o qual é maior que 1, na maior parte do intervalo $[3,57; 4]$.

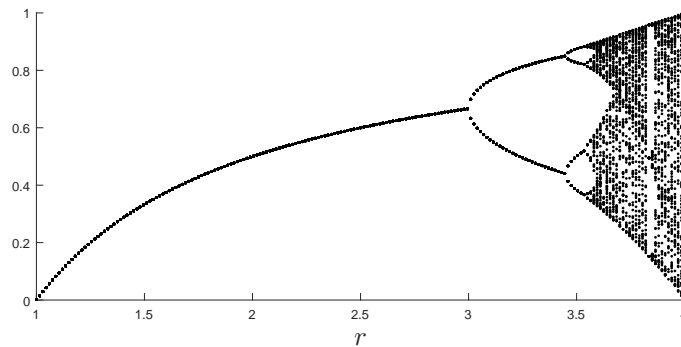


Figura 2.1: Diagrama de bifurcação do mapa Logístico.

2.3 Teorema de Birkhoff

Ao se estudar atratores caóticos deve-se analisar uma forma diferente de seguir a trajetória da órbita. 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. A ideia é contabilizar, por região do espaço de fase, como a solução se distribui sobre o atrator. Para tanto, defini-se o *tempo médio de permanência* de uma órbita num conjunto.

Seja, então, um conjunto mensurável $E \subset \mathbb{X}$ com medida (a qual será definida a seguir) positiva e x um ponto qualquer no conjunto \mathbb{X} . Sendo f um mapa sobre \mathbb{X} , os iterados de f que estão em E serão contabilizados por

$$\{j \geq 0; f^j(x) \in E\} \quad (2.10)$$

com isso, a frequência com que a órbita $\{f^k(x)\}$ visita um conjunto mensurável E e dado por

$$\rho_n(x) = \frac{\#\{0 \leq j \leq n-1; f^j(x) \in E\}}{n}, \quad (2.11)$$

definindo a função característica sobre E , $\chi_E(x)$, sendo $\chi_E(x) = 1$ se $x \in E$ e $\chi_E(x) = 0$ se $x \notin E$, assim tem-se

$$\rho_n = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^{n-1} \chi_E(f^j(x)) \quad (2.12)$$

Fazendo o número de iterações n tender a infinito chega-se $\rho(x) = \lim_{n \rightarrow \infty} \rho_n(x)$, se o limite existir, descreve o tempo médio que a órbita de um ponto x permanece no conjunto E .

Uma noção fundamental para esta parte das definições e a noção de medida. Para tanto, seguem algumas definições importantes.

Definição 2.2 *Um método de atribuição de um número a cada conjunto fechado de modo que*

- (a) *o tamanho de qualquer conjunto é um número não negativo*
- (b) *o tamanho da união disjunta de um número finito ou enumerável de conjuntos é igual a soma das medidas de cada conjunto.*

É dita medida.

As medidas ordinárias que se está acostumados, como o comprimento em \mathbb{R} , área em \mathbb{R}^2 e volume em \mathbb{R}^3 , são chamadas de *medidas de Lebesgue* quando estende-se a todos os conjuntos fechados.

Se μ é uma medida de Lebesgue e $\mu(E) = 1$ então μ é uma medida de *probabilidade*. Note que, o conjunto S dos iterados de f , possuem a mesma medida das pré-imagens de S por f , ou seja, $\mu(f^{-1}(S)) = \mu(S)$, sendo S um conjunto fechado. Se μ satisfaz essa propriedade, então ela é dita uma *medida f -invariante*.

Definição 2.3 *Uma medida f -invariante μ é chamada de medida natural para f se*

$$\mu = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=1}^{n-1} \delta_{f^j(x)}, \quad (2.13)$$

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

Definição 2.4 Diz-se que a medida μ é ergódica para f se para todo subconjunto f -invariante $E \in \mathbf{F}$, se verifica que $\mu(E) = 0$ ou $\mu(E) = 1$.

Passa-se ao teorema Ergódico de Birkhoff cuja demonstração e enunciado podem se encontrados em (Thunberg [52])

Teorema 2.3 Considerando um espaço de probabilidade $(\mathbb{X}, \mathcal{F}, \mu)$ e uma transformação $f : \mathbb{X} \rightarrow \mathbb{X}$ que preserva a medida μ . Então, para qualquer função φ integrável, existe uma função f_φ integrável e f -invariante que verifica as seguintes propriedades:

- para μ -quase todo ponto $x \in \mathbb{X}$ se verifica

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \sum_{j=0}^{n-1} \varphi(f^j(x)) = f_\varphi; \quad (2.14)$$

- $\int_{\mathbb{X}} \varphi d\mu = \int_{\mathbb{X}} f_\varphi d\mu$

Além disso, se a medida μ é ergódica em relação a f , então f_φ é constante μ -q.t.p., em particular

$$- \lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{j=0}^{n-1} \varphi(f^j(x)) = \int_{\mathbb{X}} \varphi d\mu \text{ para } \mu - \text{q.t.p. } x \in \mathbb{X} \quad (2.15)$$

2.4 Mapas Multidimensionais

As análises anteriores indicavam a necessidade de uma única entrada(ou condição inicial) ao modelo. Já um modelo multidimensional traz a necessidade de mais valores para descrever o estado do modelo.

Assim, um sistema multidimensional num espaço M , com evolução temporal discreta, é dada por um mapa $f : M \rightarrow M$, tal que $x_{t+1} = f(x_t)$, em que x_t é um vetor que agrupa as condições necessárias para evoluir o estado do modelo.

O conceito de número de Lyapunov e Expoente de Lyapunov pode ser estendido para mapas sobre \mathbb{R}^m , $m > 1$. No caso unidimensional, a ideia é medir a taxa de separação de pontos próximos ao longo da reta real. Em dimensões maiores, o comportamento local da dinâmica pode variar com a direção. Pontos inicialmente próximos podem se afastar em uma direção, enquanto em outra movem-se juntos.

Para um mapa $f : \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^m$, cada órbita possui m números de Lyapunov, os quais medem a taxa de separação do ponto atual da órbita ao longo de direções ortogonais. Conforme figura(2.2), após n iterações do mapa f , a esfera centrada em v_0 evoluirá para um longo e fino elipsoide, ilustrando a ideia anterior.

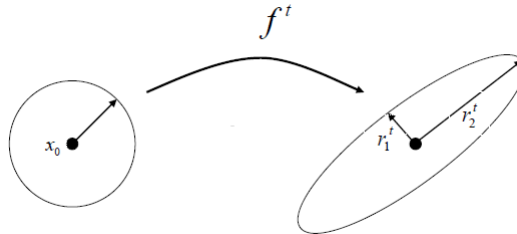


Figura 2.2: Transformação, após n iterados de f , do círculo de raio 1 em uma elipse.

Definição 2.5 *Seja $f : \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^m$ um mapa suave, $J_n = Df^n(v_0)$, e, para $k = 1, \dots, m$, r_k^n o comprimento do k -ésimo maior eixo ortogonal do elipsoide $J_n N$ para uma órbita inicial v_0 , onde N é a esfera de raio 1. Então, r_k^n mede a contração ou expansão da órbita de v_0 durante as n primeiras iterações. O k -ésimo número de Lyapunov de v_0 é definido por*

$$L_k = \lim_{n \rightarrow \infty} (r_k^n)^{1/n}, \quad (2.16)$$

se esse limite existir. O k -ésimo expoente de Lyapunov de v_0 é $h_k = \ln L_k$.

Como descrito no caso unidimensional, é fácil verificar que $J_n = Df^n(v_0) = \prod_{i=0}^{n-1} Df(v_i)$, ou seja, J_n é o produto das matrizes jacobianas de f aplicadas em x_i . Esse produto pode trazer problemas computacionais nos cálculos das iterações. Sendo assim, utiliza-se o algoritmo descrito em Sandri (1996)[41], o qual calcula a expansão das órbitas através do processo de decomposição QR .

Definição 2.6 *Seja $f : \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^m$ um mapa, $m \leq 1$, e $\{v_0, v_1, v_2, \dots\}$ uma órbita limitada de f . A órbita é caótica se ao menos um número de Lyapunov é maior que 1, ou seja,*

$$L_k(v_0) > 1, \text{ para algum } k = 1, \dots, m. \quad (2.17)$$

Como no caso unidimensional, busca-se determinar como as órbitas se distribuem sobre atratores multidimensionais. Para tanto, tem-se o teorema Multiplicativo de Oseledec[10].

Teorema 2.4 (*Teorema Multiplicativo de Oseledec*) *Seja ρ uma medida de probabilidade no espaço M . Seja $f : M \rightarrow M$ um mapa que preserva a medida ergódica ρ . Seja $T : M \rightarrow$ matrizes $m \times m$ um mapeamento mensurável tal que*

$$\int \log^+ \|T(x)\| \rho(dx) < \infty; \quad (2.18)$$

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

$$\lim_{n \rightarrow \infty} (T_n^*(x)T_n(x))^{1/2n} = A_x. \quad (2.19)$$

Os autovalores da matriz A_x são os números de Lyapunov relativos ao mapa f .

3 DINÂMICA HETEROGÊNEA PARA K ESPÉCIES EM 2 *CLUSTERS*

Neste capítulo, foi descrita a dinâmica de uma metapopulação de n sítios divididos em 2 *clusters*, isto é, dois conjuntos de sítios que apresentam alguma diferença qualitativa. Para tanto, definiu-se a dinâmica local do modelo, a qual está relacionada com a evolução de cada espécie em cada sítio. Tal função é responsável por indicar, a cada passo de tempo, a densidade das populações. A seguir, define-se a dinâmica espacialmente estruturada caracterizando as conexões entre sítios, indicando as vizinhanças utilizadas, além da construção dos dois *clusters*. Ao final, determinou-se um critério de estabilidade do estado síncrono para a dinâmica.

3.1 Construção do modelo

Para construção do modelo, utilizou-se uma quantidade arbitrária de sítios, os quais foram denotados por n . Para caracterizar os dois conjuntos de sítios que representaram os dois *clusters* com qualidades diferentes, utilizou-se dois conjuntos identificados por $F = \{1, 2, \dots, r\}$ e $G = \{r + 1, r + 2, \dots, n\}$. Assim, a quantidade de regiões habitadas em F é dado por r e o conjunto G terá $n - r$ sítios.

Cada sítio será habitado por diferentes espécies, cuja quantidade é representada por k . Considerou-se o mesmo número de espécies em cada sítio, de forma a simplificar o modelo. Indexou-se as espécies por l e os sítios por j . Sendo assim, a densidade da espécie l no sítio j no tempo t é descrita por $x_{l,j}^t$, com $l = 1, \dots, k$ e $j = 1, \dots, n$. Representou-se o vetor de densidades das k espécies no sítio j no tempo t por $\mathbf{x}_j^t = (x_{1,j}^t, \dots, x_{k,j}^t)$.

Cada espécie possui sua própria função de crescimento responsável pelos nascimentos e mortes da fase de reação a cada passo de tempo. Como uma forma de organização, identificou-se cada função escalar de iteração por $f_l : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}$ para cada população l em cada sítio $j \in F$ e $g_l : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}$ a função que itera a população l em cada sítio $j \in G$. A partir desta diferenciação, gera-se a heterogeneidade do habitat, já que em sítios de *clusters* diferentes cada espécie evolui segundo sua função específica naquele

conjunto. A partir dessas definições, é possível descrever o sistema que evolui cada espécie do tempo t ao tempo $t + 1$ em cada sítio j do ambiente como segue,

$$\begin{cases} x_{l,j}^{t+1} = f_l(\mathbf{x}_j^t), & j = 1, 2, \dots, r & \text{e } l = 1, 2, \dots, k; \\ x_{l,j}^{t+1} = g_l(\mathbf{x}_j^t), & j = r + 1, r + 2, \dots, n & \text{e } l = 1, 2, \dots, k; \end{cases} \quad (3.1)$$

Para atualizar todas as espécies de um dado sítio j do tempo t para o tempo $t + 1$, utilizou-se uma aplicação vetorial de \mathbb{R}^k em \mathbb{R}^k que itera segundo a aplicação $\mathbf{F} : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k$, $\mathbf{F}(\mathbf{x}_j^t) = (f_1(\mathbf{x}_j^t), f_2(\mathbf{x}_j^t), \dots, f_k(\mathbf{x}_j^t))$, $\forall j \in F$, e a aplicação $\mathbf{G} : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k$, $\mathbf{G}(\mathbf{x}) = (g_1(\mathbf{x}), g_2(\mathbf{x}), \dots, g_k(\mathbf{x}))$, $\forall j \in G$, todas populações contidas em cada sítio j do seu respectivo *cluster*. Por essa construção, chega-se então ao seguinte sistema vetorial para a dinâmica multiespécie.

$$\begin{cases} \mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{F}(\mathbf{x}_j^t), & j = 1, 2, \dots, r; \\ \mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{G}(\mathbf{x}_j^t), & j = r + 1, r + 2, \dots, n. \end{cases} \quad (3.2)$$

A comunicação entre sítios vizinhos se dá segundo os movimentos de migração, que podem ocorrer por escassez de alimento, busca por parceiros sexuais, entre outros. Esse processo ocorre em três fases distintas: saída do sítio de origem, movimentação ou deslocamento entre sítios, e, finalmente, a colonização do sítio de destino [23]. A migração nesse modelo foi considerada bem sucedida, ou seja, não havendo perda de indivíduos durante tal processo. Além disso, a dinâmica de movimentação entre regiões habitadas pode ser considerada de duas formas distintas: dependente ou independente da densidade. A primeira refere-se a uma tendência no movimento dos indivíduos dependente da quantidade de indivíduos nos sítios de destino; já a segunda refere-se a uma movimentação constante onde uma fração da população deixa seu sítio de origem e distribui-se igualmente aos sítios da vizinhança.

Neste trabalho, considera-se um deslocamento entre sítios constante, independente da densidade da população nos sítios de destino. Desse modo, a cada passo de tempo, os indivíduos distribuem-se de forma uniforme na vizinhança. Como o modelo descrito apresenta múltiplas espécies, em cada local habitado, cada uma delas tem sua fração de migração específica, ou seja, a quantidade de indivíduos que migra de cada

espécie é diferente. As constantes de migração para cada população são denotadas por $\mu_l \in [0, 1]$, com $l = 1, \dots, k$. Para a construção do modelo, utilizaremos a matriz

$$M = \begin{bmatrix} \mu_1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \mu_2 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \cdots & \mu_k \end{bmatrix}. \quad (3.3)$$

Essa descreve a primeira fase do processo de movimentação, a fase de saída do sítio, contemplando as diferentes frações de migração. A segunda e terceira fase serão descritas pela matriz de conexão entre os sítios, a qual carregará a hipótese da movimentação 100% bem sucedida, sem perda de indivíduos no processo de movimentação e também as possibilidades de destinos para as frações das populações que deixam os sítios de origem.

Além de determinar a fração de indivíduos de cada espécie l , que sai do sítio j , deve-se determinar a vizinhança desses sítios para os quais se distribuirá tal fração. Da porção μ_l de indivíduos da espécie l que deixam o sítio j , a fração $0 \leq c_{i,j} \leq 1$ chega ao sítio i . Os elementos $c_{i,j}$ formam a matriz de conexão $C = [c_{i,j}]$ entre os sítios. A maneira como os n sítios estão conectados diz respeito à topologia da vizinhança, o que determinará os valores de $c_{i,j}$. Além disso, não haverá migração para o próprio sítio, ou seja, $c_{j,j} = 0$.

Para garantir que as transições entre sítios sejam bem sucedidas devemos ter,

$$\sum_{i=1}^n c_{ij} = 1, \forall j = 1, \dots, n. \quad (3.4)$$

A partir das descrições para as fases de movimentação, segue que a fração de indivíduos da espécie l , que sai do sítio j para o sítio i é dado por $c_{i,j}\mu_l x_{l,j}^t$. Acoplando a movimentação à fase de dinâmica local, chega-se às equações que evoluem cada espécie e sítio da metapopulação,

$$\begin{cases} x_{li}^{t+1} = (1 - \mu_l)f_l(\mathbf{x}_i^t) + \sum_{j=1}^r c_{i,j}\mu_l f_l(\mathbf{x}_j^t) + \sum_{j=r+1}^n c_{i,j}\mu_l g_l(\mathbf{x}_j^t), & l = 1, \dots, k, \quad 1 \leq i \leq r; \\ x_{li}^{t+1} = (1 - \mu_l)g_l(\mathbf{x}_i^t) + \sum_{j=1}^r c_{i,j}\mu_l f_l(\mathbf{x}_j^t) + \sum_{j=r+1}^n c_{i,j}\mu_l g_l(\mathbf{x}_j^t), & l = 1, \dots, k, \quad r + 1 \leq i \leq n. \end{cases} \quad (3.5)$$

Assim, as equações que atualizam as densidades das populações em cada sítio para a dinâmica da metapopulação heterogênea são,

$$\begin{cases} \mathbf{x}_i^{t+1} = (I - M)\mathbf{F}(\mathbf{x}_i^t) + \sum_{j=1}^r c_{i,j}M\mathbf{F}(\mathbf{x}_j^t) + \sum_{j=r+1}^n c_{i,j}M\mathbf{G}(\mathbf{x}_j^t), & i = 1, 2, \dots, r; \\ \mathbf{x}_i^{t+1} = (I - M)\mathbf{G}(\mathbf{x}_i^t) + \sum_{j=1}^r c_{i,j}M\mathbf{F}(\mathbf{x}_j^t) + \sum_{j=r+1}^n c_{i,j}M\mathbf{G}(\mathbf{x}_j^t), & i = r + 1, r + 2, \dots, n. \end{cases} \quad (3.6)$$

O primeiro elemento de (3.6) diz respeito à densidade de indivíduos que permanece no sítio i ; os outros dois referem-se às contribuições vindas dos dois blocos de sítios, o primeiro são de $j \in F$ e o segundo de $j \in G$. Sendo $X = (\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2, \dots, \mathbf{x}_n)$ o vetor que representa os n sítios, cuja dimensão é $nk \times 1$, segue, então, o seguinte operador dinâmica local:

$$P : \mathbb{R}^{nk} \rightarrow \mathbb{R}^{nk} \quad (3.7)$$

$$X = (\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2, \dots, \mathbf{x}_n) \mapsto P(X) := (\overbrace{\mathbf{F}(\mathbf{x}_1), \dots, \mathbf{F}(\mathbf{x}_r)}^r, \overbrace{\mathbf{G}(\mathbf{x}_{r+1}), \dots, \mathbf{G}(\mathbf{x}_n)}^{n-r})$$

onde P atualiza todos os sítios do tempo t ao tempo $t + 1$. Da mesma forma, tem-se o operador migração descrito por

$$H : \mathbb{R}^{nk} \rightarrow \mathbb{R}^{nk} \quad (3.8)$$

$$X = (\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2, \dots, \mathbf{x}_n)^T \mapsto H(X) := (I_{nk} - \bar{M})X + \bar{C}\bar{M}X$$

onde $\bar{M} = I_n \otimes M = \text{diag}(M, M, \dots, M)$, e $\bar{C} = C \otimes I_k$. Assim, para cada iteração, tem-se a composição de H com P ,

$$X^{t+1} = H(P(X^t)). \quad (3.9)$$

3.2 Estado de Sincronia

A partir deste momento, passa-se a verificação e construção de um critério para estabilidade das órbitas, que consideram o momento em que todos os sítios passam a

oscilar com mesma amplitude, tais órbitas são chamadas sincronizadas. Como o habitat considerado no modelo é heterogêneo, espera-se que cada *cluster* oscile em densidades distintas, o que leva a uma órbita de sincronia parcial.

Para iniciar a análise das soluções destacadas vamos supor que o sistema entrou em sincronia, ou seja, pelo menos em cada *cluster* os sítios oscilam com mesma densidade. Seja $z^t = (\overbrace{\mathbf{x}^t, \dots, \mathbf{x}^t}^r, \overbrace{\mathbf{y}^t, \dots, \mathbf{y}^t}^{n-r})$ a solução de sincronização parcial, onde $\mathbf{x}^t = (x_1^t, \dots, x_k^t)$ e $\mathbf{y}^t = (y_1^t, \dots, y_k^t)$. O conjunto dos vetores z^t forma um subespaço vetorial de \mathbb{R}^{nk} , o qual chamaremos S_k , e definiremos como segue.

Definição 3.1 *O subespaço de sincronização parcial com formação de 2 clusters, sendo um de tamanho r e outro de tamanho $n - r$, é denotado por $S_k \in \mathbb{R}^{nk}$, onde*

$$S_k = \{(\overbrace{(x, x, \dots, x)}^r, \overbrace{(y, y, \dots, y)}^{n-r}); x, y \in \mathbb{R}^k\} \quad (3.10)$$

Para a construção de um critério para estabilidade das soluções sincronizadas, devemos determinar como as perturbações afetam o comportamento da órbita gerada por z^t . Analisando o espaço gerado pelas soluções de sincronia, é possível verificar que, juntamente com seu conjunto complementar, estes formam uma base para o espaço \mathbb{R}^{nk} . Assim, pode-se tomar a perturbação ao espaço de sincronia como um vetor em \mathbb{R}^{nk} , e, então, este pode ser decomposto em duas componentes, uma pertencente a S_k , e outra ao complemento ortogonal de S_k , o qual denotaremos por S_k^\perp (figura 3.1). Assim, a análise do comportamento da perturbação pode se restringir à evolução na direção de S_k^\perp . Com isso, deve-se determinar uma base para S_k e S_k^\perp , de modo a utilizar o teorema da decomposição ortogonal e verificar o comportamento dessa perturbação em cada subespaço separadamente.

Para garantir a existência de uma órbita sincronizada, deve-se impor algumas restrições sobre a matriz de conexão C . A primeira diz respeito a uma restrição sobre a soma nas linhas, onde

$$\begin{cases} \sum_{j=1}^r c_{i,j} = \alpha, & \sum_{j=r+1}^n c_{i,j} = \beta, & i = 1, 2, \dots, r; \\ \sum_{j=1}^r c_{i,j} = \gamma, & \sum_{j=r+1}^n c_{i,j} = \delta, & i = r + 1, r + 2, \dots, n. \end{cases} \quad (3.11)$$

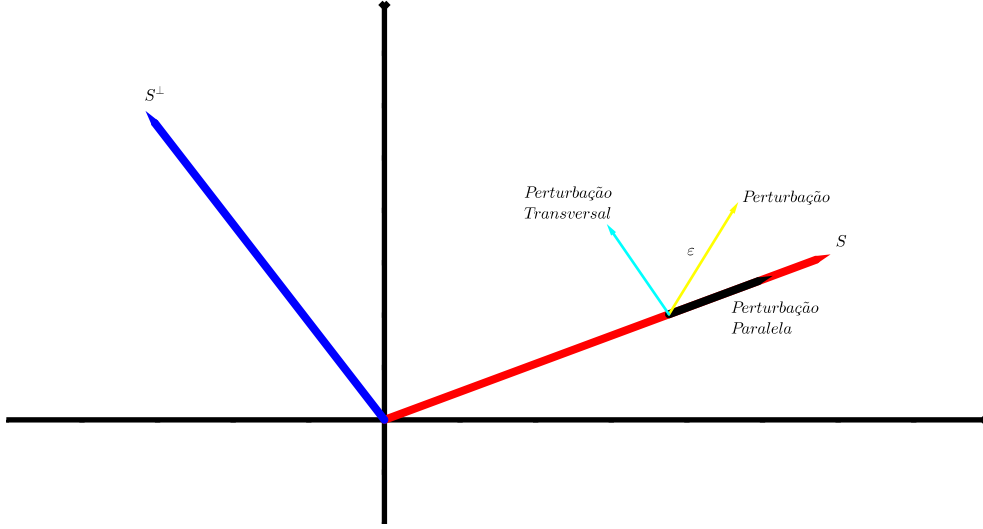


Figura 3.1: Mudança de referencial para o espaço de sincronia e decomposição da perturbação ε .

A segunda é referente à invariância de C sobre o subespaço transversal S_k^\perp , devemos impôr uma restrição sobre as somas nas colunas, como segue

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^r c_{i,j} = \alpha', & \sum_{i=r+1}^n c_{i,j} = \gamma', & j = 1, 2, \dots, r; \\ \sum_{i=1}^r c_{i,j} = \beta', & \sum_{i=r+1}^n c_{i,j} = \delta', & j = r+1, r+2, \dots, n. \end{cases} \quad (3.12)$$

para $\alpha', \beta', \gamma', \delta' > 0$, onde $\alpha' + \gamma' = 1$ e $\beta' + \delta' = 1$.

Considerando as hipóteses sobre \bar{C} , e substituindo em (3.6) a solução sincronizada, tem-se

$$\begin{cases} \mathbf{x}^{t+1} = (I_k - M)\mathbf{F}(\mathbf{x}^t) + \sum_{j=1}^r c_{i,j}M\mathbf{F}(\mathbf{x}^t) + \sum_{j=r+1}^n c_{i,j}M\mathbf{G}(\mathbf{y}^t), & i = 1, 2, \dots, r; \\ \mathbf{y}^{t+1} = (I_k - M)\mathbf{G}(\mathbf{y}^t) + \sum_{j=1}^r c_{i,j}M\mathbf{F}(\mathbf{x}^t) + \sum_{j=r+1}^n c_{i,j}M\mathbf{G}(\mathbf{y}^t), & i = r+1, r+2, \dots, n. \end{cases} \quad (3.13)$$

Logo de (3.11)

$$\begin{cases} \mathbf{x}^{t+1} = (I_k - M)\mathbf{F}(\mathbf{x}^t) + \alpha M\mathbf{F}(\mathbf{x}^t) + \beta M\mathbf{G}(\mathbf{y}^t), & i = 1, 2, \dots, r; \\ \mathbf{y}^{t+1} = (I_k - M)\mathbf{G}(\mathbf{y}^t) + \gamma M\mathbf{F}(\mathbf{x}^t) + \delta M\mathbf{G}(\mathbf{y}^t), & i = r+1, r+2, \dots, n. \end{cases} \quad (3.14)$$

Essas equações geram as órbitas sincronizadas, indicando que o sistema ao sincronizar funciona como um sistema resumido de $2k$ equações.

Para explicitarmos a base de S_k , vamos utilizar um exemplo simples, considerando 2 espécies distribuídas em 5 sítios com a caracterização dos *clusters* descritas anteriormente, com $r = 3$, assim os dois conjuntos de sítios serão $F = \{1, 2, 3\}$ e $G = \{4, 5\}$. A partir das definições anteriores, a solução síncrona z é descrita por $z^t = \{\mathbf{x}^t, \mathbf{x}^t, \mathbf{x}^t, \mathbf{y}^t, \mathbf{y}^t\}$, onde $\mathbf{x}^t = \{a_1, a_2\}$ e $\mathbf{y}^t = \{b_1, b_2\}$. Segue então,

$$z^t = \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \\ a_1 \\ a_2 \\ a_1 \\ a_2 \\ b_1 \\ b_2 \\ b_1 \\ b_2 \end{bmatrix} = a_1 \underbrace{\begin{bmatrix} 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}}_{v_1} + a_2 \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}}_{v_2} + b_1 \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \end{bmatrix}}_{w_1} + b_2 \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix}}_{w_2} \left. \vphantom{\begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \\ a_1 \\ a_2 \\ a_1 \\ a_2 \\ b_1 \\ b_2 \\ b_1 \\ b_2 \end{bmatrix}} \right\} \begin{array}{l} r(\text{Cluster}F) \\ n - r(\text{Cluster}G) \end{array} . \quad (3.15)$$

Com isso, uma base para S_2 é dada por $B_S = [v_1, v_2, w_1, w_2]$.

Para generalizar essa ideia para o caso de k espécies, parte-se de um modelo para uma única espécie com 2 *clusters* e a divisão de sítios desejada. Opera-se, então, via produto de Kronecker com a matriz identidade de ordem igual ao número de espécies em cada sítio. De modo a ilustrar essa ideia, volta-se ao caso comentado acima, sendo A a matriz que representa os vetores da base para S_1 . Fazendo o produto de Kronecker de A por I_2 , $R = A \otimes I_2$, segue então

$$R = \underbrace{\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 1 & 0 \\ 0 & 1 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}}_A \otimes \underbrace{\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix}}_{I_2} = \left[\begin{array}{cc|cc} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ \hline 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ \hline 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \\ \hline 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 \end{array} \right] \quad (3.16)$$

Pode-se perceber que as colunas da matriz R são exatamente os vetores da base de S_2 , portanto as colunas de R geram o espaço de sincronia para o caso de duas espécies. Ao realizarmos essa operação para o caso de k espécies, teremos $B_{S_k} = [v_1, \dots, v_k, w_1, \dots, w_k]$ como uma base do espaço de sincronia S_k , onde cada sítio é representado por um bloco $k \times 1$. Assim,

$$v_l = \left[\begin{array}{c} \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ 1 \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \end{array} \right]. \quad (3.17)$$

onde o índice l indica a posição no bloco representante de cada sítio, a qual será não nula. Da mesma forma, pode-se descrever os vetores w referentes ao outro bloco de sítios.

Os elementos da base de S_k^\perp , denotada por $B_{S_k^\perp}$, podem ser descritos também como produto de Kronecker da base S_1^\perp pela matriz I_k . Tomando como base o exemplo acima S_2^\perp é descrito por

$$R = \begin{bmatrix} -1 & -1 & 0 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & -1 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \otimes \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} -1 & 0 & -1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 0 & -1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & -1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \quad (3.18)$$

Os vetores naturalmente ortogonais aos elementos de B_{S_2} serão descritos da seguinte forma

$$\underbrace{\begin{bmatrix} -1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}}_{\psi_{1,1}}, \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ -1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}}_{\psi_{2,1}}, \underbrace{\begin{bmatrix} -1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}}_{\psi_{1,2}}, \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ -1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}}_{\psi_{2,2}}, \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ -1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}}_{\omega_{1,1}}, \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ -1 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix}}_{\omega_{2,1}}, \quad (3.19)$$

Assim, a base para S_k^\perp será dada pelos vetores $\psi_{l,j}$ ortogonais aos vetores v_l e $\omega_{l,j}$ ortogonais aos vetores w_l . De maneira geral $\#B_{S_k^\perp} = k(n-2)$, segue que

$$B_{S_k^\perp} = [\psi_{1,1}, \psi_{2,1}, \dots, \psi_{k,1}, \psi_{1,2}, \psi_{2,2}, \dots, \psi_{k,2}, \dots, \psi_{1,r-1}, \psi_{2,r-1}, \dots, \psi_{k,r-1}, \omega_{1,1}, \omega_{2,1}, \dots, \omega_{k,1}, \omega_{1,2}, \omega_{2,2}, \dots, \omega_{k,2}, \dots, \omega_{1,n-r-1}, \omega_{2,n-r-1}, \dots, \omega_{k,n-r-1}] \quad (3.20)$$

Para, de certa forma, ordenar os vetores de $B_{S_k^\perp}$ vamos definir a seguinte função de enumeração,

$$\phi(l, j) = \begin{cases} k(j-1) + l, & \text{para os vetores } \psi_{l,j} \text{ com } l = 1 \dots k \text{ e } j = 1, \dots, r-1; \\ k(r-1) + k(j-1) + l, & \text{para os vetores } \omega_{l,j} \text{ com } l = 1 \dots k \text{ e } j = 1, \dots, n-r-1; \end{cases} \quad (3.21)$$

A partir de agora, serão demonstrados alguns resultados que ajudaram na construção do critério de estabilidade do estado de sincronização. Esses resultados indicam a relação da dinâmica de uma única espécie e o casos de k espécies, generalizando o resultado de [43].

Lema 3.1 *Suponha que $C_{n \times n}$ satisfaça (3.11) e (3.12). Então S_1 e S_1^\perp são C -invariantes e existe uma base de \mathbb{R}^n na qual C admite uma decomposição por blocos da forma $C = \hat{C} \oplus \tilde{C}$, com*

$$\hat{C} = \begin{bmatrix} \alpha & \beta \\ \gamma & \delta \end{bmatrix} \quad e \quad \tilde{C} = [a_{\tau, \phi(l, j)}] \quad (3.22)$$

onde os elementos $a_{\tau, \phi(l, j)}$ são descritos para $l = 1, \dots, k, \quad j = 1, \dots, r-1$

$$\begin{cases} a_{\tau, \phi(l, j)} = -c_{\tau+1, 1} + c_{\tau+1, j+1}, & \tau = 1, \dots, r-1; \\ a_{\tau, \phi(l, j)} = -c_{\tau+2, 1} + c_{\tau+2, j+1}, & \tau = r, \dots, n-r-2; \end{cases} \quad (3.23)$$

para $l = 1, \dots, k, \quad j = 1, \dots, n-r-1$

$$\begin{cases} a_{\tau, \phi(l, j)} = -c_{\tau+1, r+1} + c_{\tau+1, r+j+1}, & \tau = 1, \dots, r-1; \\ a_{\tau, \phi(l, j)} = -c_{\tau+2, r+1} + c_{\tau+2, r+j+1}, & \tau = r, \dots, n-r-2; \end{cases} \quad (3.24)$$

Demonstração: Sendo os vetores das bases de S_1 e S_1^\perp semelhantes aos descritos nos exemplos anteriores, mostrar-se-á que os vetores da base desses dois subespaços são mapeados por C em S_1 e S_1^\perp , respectivamente, obtendo a invariância desses subespaços sobre

C . Assim, seja $B_{S_1} = \{v, w\}$, temos

$$Cv = C \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \\ 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sum_{j=1}^r c_{1,j} \\ \sum_{j=1}^r c_{2,j} \\ \vdots \\ \sum_{j=1}^r c_{r,j} \\ \sum_{j=1}^r c_{r+1,j} \\ \sum_{j=1}^r c_{r+2,j} \\ \vdots \\ \sum_{j=1}^r c_{n,j} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \alpha \\ \alpha \\ \vdots \\ \alpha \\ \gamma \\ \gamma \\ \vdots \\ \gamma \end{bmatrix} = \alpha v + \gamma w; \quad (3.25)$$

Da mesma forma, aplicando ao outro vetor de B_{S_1} , chegamos a $Cw = \beta v + \delta w$.

Com isso, temos S_1 C -invariante.

A partir de (3.20) temos que a base de S_1^\perp é dada por

$$B_{S_1^\perp} = [\psi_1, \psi_2, \dots, \psi_{r-1}, \omega_1, \omega_2, \dots, \omega_{n-r-1}] \quad (3.26)$$

para os vetores ψ_j

$$C\psi_j = a_1\psi_1 + a_2\psi_2 + \dots + a_{(r-1)}\psi_{r-1} + a_r\omega_1 + \dots + a_{n-2}\omega_{n-r-1} \quad (3.27)$$

o que gera o seguinte sistema:

$$\left\{ \begin{array}{l} -\sum_{i=1}^{r-1} a_i = -c_{1,1} + c_{1,j+1} \\ a_{i-1} = -c_{i,1} + c_{i,j+1} \quad i = 2, \dots, r \\ -\sum_{i=r}^{n-2} a_i = -c_{r+1,1} + c_{r+1,j+1} \\ a_{i-1} = -c_{i+2,1} + c_{i+2,j+1} \quad i = r, \dots, (n-2) \end{array} \right. \quad (3.28)$$

$$\Leftrightarrow \left\{ \begin{array}{l} -\sum_{i=1}^{r-1} -c_{i,1} + c_{i,j+1} = -c_{1,1} + c_{1,j+1} \\ -\sum_{i=r}^{n-2} -c_{i+2,1} + c_{i+2,j+1} = -c_{r+1,1} + c_{r+1,j+1} \end{array} \right. \quad (3.29)$$

$$\Leftrightarrow \begin{cases} \sum_{i=1}^r c_{i,1} = \sum_{i=1}^r c_{i,j+1} = \alpha' \\ \sum_{i=r+1}^n c_{i,1} = \sum_{i=r+1}^n c_{i,j+1} = \gamma' \end{cases} \quad (3.30)$$

agora para os vetores ω_j , segue o seguinte sistema

$$\begin{cases} -\sum_{i=1}^{r-1} a_{i+(r-1)} = -c_{1,r+1} + c_{1,r+j+1} \\ a_{i+(r-1)} = -c_{i,r+1} + c_{i,r+j+1} & i = 2, \dots, r \\ -\sum_{i=r}^{n-2} a_{i+(r-1)} = -c_{r+1,r+1} + c_{r+1,r+j+1} \\ a_{i+(r-1)} = -c_{i+2,r+1} + c_{i+2,r+j+1} & i = r, \dots, (n-2) \end{cases} \quad (3.31)$$

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^{r-1} c_{i,r+1} - c_{i,r+j+1} = -c_{1,r+1} + c_{1,r+j+1} \\ \sum_{i=r}^{n-2} c_{i+2,r+1} - c_{i+2,r+j+1} = -c_{r+1,r+1} + c_{r+1,r+j+1} \end{cases} \quad (3.32)$$

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^r c_{i,r+1} = \sum_{i=1}^r c_{i,r+j+1} = \beta' \\ \sum_{i=r+1}^n c_{i,r+1} = \sum_{i=r+1}^n c_{i,r+j+1} = \delta' \end{cases} \quad (3.33)$$

Segue de (3.30) e (3.33) que existem constantes a_r , tais que C pode ser escrito como combinação dos vetores da base de $B_{S_1^\perp}$. Logo, S_1^\perp é C -invariante. Sendo S_1^\perp o complemento ortogonal de S_1 , ambos são subespaços de \mathbb{R}^n , pelo teorema da decomposição ortogonal segue $\mathbb{R}^n = S_1 \oplus S_1^\perp$. Sendo assim, B_{S_1} e $B_{S_1^\perp}$ formam uma base para \mathbb{R}^n . Logo, pela invariância de C sobre S_1 e S_1^\perp , temos que $[C]_B$, onde $B = B_{S_1} \cup B_{S_1^\perp}$, possui uma decomposição em blocos diagonal descrito por $[C]_B = [C]_{B_{S_1}} \oplus [C]_{B_{S_1^\perp}}$, sendo $\hat{C} = [C]_{B_{S_1}}$ e $\tilde{C} = [C]_{B_{S_1^\perp}}$. Por (3.25),

$$\hat{C} = \begin{bmatrix} \alpha & \beta \\ \gamma & \delta \end{bmatrix} \quad (3.34)$$

E de (3.28) à (3.33) segue que, para $j = 1, \dots, r-1$

$$\begin{cases} a_{\tau, \phi(j)} = -c_{\tau+1,1} + c_{\tau+1,j+1}, & \tau = 1, \dots, r-1; \\ a_{\tau, \phi(j)} = -c_{\tau+2,1} + c_{\tau+2,j+1}, & \tau = r, \dots, n-r-2; \end{cases} \quad (3.35)$$

para $j = 1, \dots, n-r-1$

$$\begin{cases} a_{\tau, \phi(j)} = -c_{\tau+1,r+1} + c_{\tau+1,r+j+1}, & \tau = 1, \dots, r-1; \\ a_{\tau, \phi(j)} = -c_{\tau+2,r+1} + c_{\tau+2,r+j+1}, & \tau = r, \dots, n-r-2; \end{cases} \quad (3.36)$$

■

A partir desse resultado, pode-se perceber que a matriz de conexão pode ser decomposta em dois operadores, os quais agem separadamente em cada subespaço. O resultado a seguir mostra que é possível expandir esta característica para o caso de múltiplas espécies, em que C é uma matriz esparsa, a qual provém do produto de Kronecker $C \otimes I_k$.

Lema 3.2 *Suponha que $C_{n \times n}$ satisfaça (3.11) e (3.12). Seja $\bar{C} = C \otimes I_k$. Então S_k e S_k^\perp são \bar{C} -invariantes e existe uma base de \mathbb{R}^{nk} na qual \bar{C} admite uma decomposição por blocos da forma*

$$\bar{C} = (\hat{C} \otimes I_k) \oplus (\tilde{C} \otimes I_k) \quad (3.37)$$

onde \hat{C} e \tilde{C} são as matrizes descritas no Lema (3.1).

Demonstração:

Como mostrado nos exemplos, é possível construir as bases B_{S_k} e $B_{S_k^\perp}$ a partir da base de S_1 e S_1^\perp , respectivamente.

Sendo \mathbf{Q} a matriz mudança de base, da base canônica para a base B de \mathbb{R}^n , no caso de única espécie, temos que $Q_B = \mathbf{Q} \otimes I_k$, assim $Q_B^{-1} = (\mathbf{Q} \otimes I_k)^{-1} = \mathbf{Q}^{-1} \otimes I_k$. Segue que,

$$Q_B^{-1} \bar{C} Q_B = (\mathbf{Q}^{-1} \otimes I_k)(C \otimes I_k)(\mathbf{Q} \otimes I_k) \quad (3.38)$$

$$= (\mathbf{Q}^{-1} C \otimes I_k)(\mathbf{Q} \otimes I_k) \quad (3.39)$$

$$= (\mathbf{Q}^{-1} C \mathbf{Q} \otimes I_k) \quad (3.40)$$

Pelo Lema (3.1) observa-se que $\mathbf{Q}^{-1}C\mathbf{Q} = \hat{C} \oplus \tilde{C}$, segue então

$$Q_B^{-1}\bar{C}Q_B = (\hat{C} \oplus \tilde{C}) \otimes I_k = (\hat{C} \otimes I_k) \oplus (\tilde{C} \otimes I_k) \quad (3.41)$$

■

Como se está interessado na estabilidade da solução sincronizada, deve-se linearizar o sistema (3.6) em torno desta órbita. Sendo o vetor perturbação decomposto sobre S_k e S_k^\perp , seria natural analisar o comportamento da dinâmica linearizada sobre cada subespaço separadamente. Assim, o resultado que segue mostra que o Jacobiano

$$J(z^t) = [I_{nk} - \bar{M}(I_{nk} - \bar{C})]DP_{nk \times nk}(z^t) \quad (3.42)$$

pode ser decomposto em blocos, de modo que opere em cada um dos subespaços separadamente.

Teorema 3.1 *Sejam $\mathbf{F}, \mathbf{G} : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k$, funções suaves e $C_{n \times n}$ a matriz de dispersão satisfazendo (3.11) e (3.12). Defina $\mathcal{F} : \mathbb{R}^{nk} \rightarrow \mathbb{R}^{nk}$ via $\mathcal{F}(X) = (I_{nk} - \bar{M})P(X) + \bar{C}\bar{M}P(X)$, onde $\bar{M} = I_n \otimes M = \text{diag}(\underbrace{M, M, \dots, M}_{n \text{ vezes}})$, $M = \text{diag}(\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_k)$, $\bar{C} = C \otimes I_k$ e $P(X) = P(\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2, \dots, \mathbf{x}_n) = (\mathbf{F}(\mathbf{x}_1), \dots, \mathbf{F}(\mathbf{x}_r), \mathbf{G}(\mathbf{x}_{r+1}), \dots, \mathbf{G}(\mathbf{x}_n))$, $\mathbf{x}_j \in \mathbb{R}^k$, $j = 1, 2, \dots, n$. Existe uma base B de \mathbb{R}^{nk} , da forma $B = B_{S_k} \cup B_{S_k^\perp}$, onde B_{S_k} e $B_{S_k^\perp}$ são bases apropriadas de S_k e S_k^\perp , respectivamente, tal que a matriz jacobiana $J(z) = D\mathcal{F}(z)$ calculada em um ponto $z = (x, x, \dots, x, y, y, \dots, y) \in S_k$ admite uma decomposição por blocos da forma*

$$J(z) = [J(z)]_{B_{S_k}} \oplus [J(z)]_{B_{S_k^\perp}} \quad (3.43)$$

onde

$$[J(z)]_{B_{S_k}} = [I_4 - (I_2 - \hat{C}) \otimes M] \text{diag}(D\mathbf{F}(x), D\mathbf{G}(y)) \quad (3.44)$$

e

$$[J(z)]_{B_{S_k^\perp}} = [I_{k(n-2)} - (I_{n-2} - \tilde{C}) \otimes M] \text{diag}(\overbrace{D\mathbf{F}(x), \dots, D\mathbf{F}(x)}^{r-1}, \overbrace{D\mathbf{G}(y), \dots, D\mathbf{G}(y)}^{n-r-1}) \quad (3.45)$$

onde \hat{C} e \tilde{C} são descritas no Lema (3.1).

Demonstração: Pelo Lema (3.2) tem-se a invariância de \bar{C} sobre S_k e S_k^\perp , assim falta mostrar a invariância de $DP(z)$ sobre ambos subespaços.

Para tanto, aplica-se $DP(z)$ nos vetores da base de S_k ,

$$DP(z)v_j = \left[\begin{array}{c} f_{1j} \\ f_{2j} \\ \vdots \\ f_{kj} \\ \vdots \\ f_{1j} \\ f_{2j} \\ \vdots \\ f_{kj} \\ 0 \\ \vdots \end{array} \right] \left. \vphantom{\begin{array}{c} f_{1j} \\ f_{2j} \\ \vdots \\ f_{kj} \\ \vdots \\ f_{1j} \\ f_{2j} \\ \vdots \\ f_{kj} \\ 0 \\ \vdots \end{array}} \right\} r = (f_{1j}v_1 + f_{2j}v_2 + \dots + f_{kj}v_k) \in S_k, \quad (3.46)$$

os r primeiros blocos serão $(f_{1j}, f_{2j}, \dots, f_{kj})$ onde (f_{lj}) é a derivada da função f_l em relação a variável j . Aplicando $DP(z)$ aos vetores w_l , obtêm-se os $n - r$ blocos representantes do cluster G não nulos, o que gerará

$$DP(z).w_l = (g_{1j}w_1 + g_{2j}w_2 + \dots + g_{kj}w_k) \in S_k, \quad (3.47)$$

onde (g_{lj}) é a derivada da função g_l em relação a variável j .

Os resultados acima implicam $DP(z)$ invariante sobre S_k . Pelas assertivas demonstradas até então, segue que S_k é $J(z)$ -invariante.

Passamos à verificação de (3.44). Sejam $V = [v_1, v_2, \dots, v_k] = v \otimes I_k$ e $W = [w_1, w_2, \dots, w_k] = w \otimes I_k$ onde $[v, w]$ correspondem aos vetores da base de S_1 , além disso, temos $v \otimes M = (I_n \otimes M)(v \otimes I_k) = (I_n \otimes M)V$ e $w \otimes M = (I_n \otimes M)(w \otimes I_k) = (I_n \otimes M)W$.

$$\begin{aligned} Jv_1 &= [I_{nk} - (I_n - C) \otimes M]DPv_j \\ &= [I_{nk} - (I_n - C) \otimes M](f_{1j}v_1 + f_{2j}v_2 + \dots + f_{kj}v_k) \end{aligned} \quad (3.48)$$

onde

$$(f_{1j}v_1 + f_{2j}v_2 + \dots + f_{kj}v_k) = [v_1 \ v_2 \ \dots \ v_k] \begin{bmatrix} f_{1j} \\ f_{2j} \\ \vdots \\ f_{kj} \end{bmatrix} = V \begin{bmatrix} f_{1j} \\ f_{2j} \\ \vdots \\ f_{kj} \end{bmatrix} \quad (3.49)$$

segue então, $\vec{f} = [f_{1j} \ f_{2j} \ \dots \ f_{kj}]^T$

$$\begin{aligned} Jv_j &= [(v \otimes I_k) - (I_n \otimes M)(v \otimes I_k) + (C \otimes M)(v \otimes I_k)] \vec{f} \\ &= [(v \otimes I_k) - (v \otimes M) + (Cv \otimes M)] \vec{f} \\ &= [(v \otimes I_k) - (v \otimes M) + ((\alpha v + \gamma w) \otimes M)] \vec{f} \\ &= [(v \otimes I_k) - (1 - \alpha)(v \otimes M) + (\gamma w \otimes M)] \vec{f} \\ &= [(v \otimes I_k) - (1 - \alpha)(I_n \otimes M)(v \otimes I_k) + \gamma(I_n \otimes M)(w \otimes I_k)] \vec{f} \end{aligned} \quad (3.50)$$

É fácil ver que, ao aplicar-se aos outros vetores v_1, \dots, v_k a diferença fica no vetor \vec{f} , o que formará $J(\mathbf{F})$. De forma análoga, ao aplicar-se o jacobiano do sistema da dinâmica em w_l , segue que

$$Jw_l = [(w \otimes I_k) - (1 - \delta)(I_n \otimes M)(w \otimes I_k) + \beta(I_n \otimes M)(v \otimes I_k)] \vec{g} \quad (3.51)$$

e a variação dos vetores w_1, \dots, w_k , gera $J(\mathbf{G})$.

Assim, a matriz $[J]_{B_{S_k}}$ a partir dos resultados acima, é dada por

$$[J]_{B_{S_k}} = \begin{bmatrix} [I - (1 - \alpha)M]J(\mathbf{F}) & \beta MJ(\mathbf{G}) \\ \gamma MJ(\mathbf{F}) & [I - (1 - \delta)M]J(\mathbf{G}) \end{bmatrix} \quad (3.52)$$

O que verifica \hat{C} e $[D(P(z))]_{B_{S_k}}$.

Passa-se, então, à verificação de (3.45). Aplicando $\psi_{l,j}$ no jacobiano do sistema, tem-se

$$J\psi_{l,j} = [I_{nk} - (I_n - C) \otimes M]DP\psi_{l,j} \quad (3.53)$$

Segue que

$$DP\psi_{l,j} = [\psi_{1,j} \ \dots \ \psi_{k,j}] \vec{f}_j \quad (3.54)$$

onde $(v_j \otimes I_k) = [\psi_{1,j} \ \dots \ \psi_{k,j}]$;

Como mostrado no Lema (3.1) e (3.2), tem-se que $(C \otimes I_k)(v_j \otimes I_k)$ é escrito como combinação linear dos vetores da base de $B_{S_k^\perp}$, logo no caso particular de $k = 1$ segue que Cv_j pode ser escrito como combinação da base $B_{S_1^\perp} = (v_1, \dots, v_{r-1}, w_1, \dots, w_{n-r-1})$, assim

$$Cv_j = \tilde{c}_{1,j}v_1 + \tilde{c}_{2,j}v_2 + \dots + \tilde{c}_{r-1,j}v_{r-1} + \tilde{c}_{r,j}w_1 + \dots + \tilde{c}_{n-2,j}w_{n-r-1} \quad (3.55)$$

Como $(C \otimes I_k)(v_j \otimes I_k) = Cv_j \otimes I_k$, segue que

$$\begin{aligned} Cv_j \otimes I_k &= (\tilde{c}_{1,j}v_1 + \tilde{c}_{2,j}v_2 + \dots + \tilde{c}_{r-1,j}v_{r-1} + \tilde{c}_{r,j}w_1 + \dots + \tilde{c}_{n-2,j}w_{n-r-1}) \otimes I_k \\ &= \tilde{c}_{1,j}(v_1 \otimes I_k) + \tilde{c}_{2,j}(v_2 \otimes I_k) + \dots + \tilde{c}_{r-1,j}(v_{r-1} \otimes I_k) + \\ &\quad \tilde{c}_{r,j}(w_1 \otimes I_k) + \tilde{c}_{r+1,j}(w_2 \otimes I_k) + \dots + \tilde{c}_{n-2,j}(w_{n-r-1} \otimes I_k) \\ &= \tilde{c}_{1,j}[\psi_{1,1} \dots \psi_{k,1}] + \tilde{c}_{2,j}[\psi_{1,2} \dots \psi_{k,2}] + \dots + \tilde{c}_{r-1,j}[\psi_{1,r-1} \dots \psi_{k,r-1}] + \\ &\quad \tilde{c}_{r,j}[\omega_{1,1} \dots \omega_{k,1}] + \tilde{c}_{r+1,j}[\omega_{1,2} \dots \omega_{k,2}] + \dots + \tilde{c}_{n-2,j}[\omega_{1,n-r-1} \dots \omega_{k,n-r-1}] \end{aligned} \quad (3.56)$$

De (3.53)

$$J\psi_{l,j} = [[I_{nk} - (I_n \otimes M)][\psi_{1,j} \ \dots \ \psi_{k,j}] \vec{f}_j + (I_n \otimes M)(C \otimes I_k)[\psi_{1,j} \ \dots \ \psi_{k,j}] \vec{f}_j \quad (3.57)$$

Para os vetores $\omega_{l,j}$ tem-se

$$J\omega_{l,j} = [[I_{nk} - (I_n \otimes M)][\omega_{1,j} \ \dots \ \omega_{k,j}] \vec{g}_j + (I_n \otimes M)(C \otimes I_k)[\omega_{1,j} \ \dots \ \omega_{k,j}] \vec{g}_j \quad (3.58)$$

Segue então, de (3.57) e (3.58) $J\psi_{l,j}$ e $J\omega_{l,j}$ são combinações lineares dos vetores da base $B_{S_k^\perp}$, o que gerará uma matriz em blocos como segue,

$$[J]_{B_{S_k^\perp}} = \begin{bmatrix} A_{1,1} & B_{1,2} & \cdots & B_{1,n-2} \\ B_{2,1} & A_{2,2} & \cdots & B_{2,n-2} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ B_{n-2,1} & B_{n-2,2} & \cdots & A_{n-2,n-2} \end{bmatrix} \quad (3.59)$$

onde $A_{\tau,\tau} = [a_{l,j}]$ e $B_{\tau,j} = [b_{l,j}]$ são blocos de dimensão $k \times k$, onde as entradas desses blocos são, para $\tau = 1, \dots, r-1$

$$\begin{cases} a_{l,j} = [(1 - \mu_l) + \tilde{c}_{\tau,\tau}\mu_l]f_{l,j} \\ b_{l,j} = \tilde{c}_{\tau,j}\mu_l f_{l,j} \end{cases} \quad (3.60)$$

para $\tau = r, \dots, n-2$

$$\begin{cases} a_{l,j} = [(1 - \mu_l) + \tilde{c}_{\tau,\tau}\mu_l]g_{l,j} \\ b_{l,j} = \tilde{c}_{\tau,j}\mu_l g_{l,j} \end{cases} \quad (3.61)$$

Fica claro, então, que a matriz $[D(P)]_{B_{S_k^\perp}}$ é dada por

$$[D(P)]_{B_{S_k^\perp}} = \left[\begin{array}{ccc|ccc} J(\mathbf{F}) & & & & & \\ & \ddots & & & & \\ & & J(\mathbf{F}) & & & \\ \hline & & & J(\mathbf{G}) & & \\ & & & & \ddots & \\ & & & & & J(\mathbf{G}) \end{array} \right] \left. \begin{array}{l} \vphantom{[D(P)]_{B_{S_k^\perp}}} \\ \vphantom{[D(P)]_{B_{S_k^\perp}}} \\ \vphantom{[D(P)]_{B_{S_k^\perp}}} \\ \vphantom{[D(P)]_{B_{S_k^\perp}}} \\ \vphantom{[D(P)]_{B_{S_k^\perp}}} \\ \vphantom{[D(P)]_{B_{S_k^\perp}}} \end{array} \right\} \begin{array}{l} r-1 \text{ blocos} \\ n-r-1 \text{ blocos} \end{array} \quad (3.62)$$

■

Com os resultados acima é possível obter um critério sobre as perturbações impostas em cada subespaço separadamente. Segue, então, o seguinte teorema que implicará no critério de estabilidade das soluções sincronizadas.

Teorema 3.2 *Sejam $\mathbf{F}, \mathbf{G} : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k$, funções suaves e $C_{n \times n}$ a matriz de dispersão satisfazendo (3.11) e (3.12). Considere o sistema dinâmico discreto que descreve a evolução*

temporal da metapopulação heterogênea com r sítios com dinâmica local descrita pela função \mathbf{F} e $n - r$ sítios com dinâmica local dada por \mathbf{G} ,

$$X^{t+1} = \mathcal{F}(X^t) = (I_{nk} - \bar{M})P(X^t) + \bar{C}\bar{M}P(X^t), \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad (3.63)$$

Seja A_{S_k} um atrator em S_k e ρ uma medida \mathcal{F} -invariante ergódica com suporte em A_{S_k} , então o número de Lyapunov transversal e paralelo de uma órbita sobre A_{S_k} são ρ -q.t.p. constante e são dadas, respectivamente, por

$$L_{\perp} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|[J]_{B_{S_k^{\perp}}}(z^{\tau-1})[J]_{B_{S_k^{\perp}}}(z^{\tau-2})\dots[J]_{B_{S_k^{\perp}}}(z^0)\|^{\frac{1}{\tau}} \quad (3.64)$$

e

$$L_{//} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|[J]_{B_{S_k}}(z^{\tau-1})[J]_{B_{S_k}}(z^{\tau-2})\dots[J]_{B_{S_k}}(z^0)\|^{\frac{1}{\tau}}. \quad (3.65)$$

Demonstração: Sendo $z = (\overbrace{x, x, \dots, x}^r, \overbrace{y, y, \dots, y}^{n-r})$ com $x, y \in \mathbb{R}^k$ uma solução em $z \in S_k$, denota-se $[z]_B = \mathbf{z} = (x, y, 0, \dots, 0)$.

Tomemos uma perturbação $\xi = (\epsilon_1, \epsilon_2, \dots, \epsilon_n)$ sobre \mathbf{z} , com $\epsilon_j = (\epsilon_{1,j}, \epsilon_{2,j}, \dots, \epsilon_{k,j})$, $j = 1, \dots, n$. Assim o vetor perturbado é dado por,

$$\Delta_t = \mathbf{z} + \xi = (\mathbf{x}^t + \epsilon_1, \mathbf{y}^t + \epsilon_2, \epsilon_3, \dots, \epsilon_n) \quad (3.66)$$

Avaliando $[J]_B(\mathbf{z})$, e pela expansão linear do sistema (3.6), chega-se ao seguinte sistema iterativo,

$$\Delta_{t+1} = [J]_B(\mathbf{z})\Delta_t \quad (3.67)$$

Sendo $[J]_B$ descrita em blocos, pode-se analisar cada um dos operadores separadamente e, então, analisar a perturbação em S_k e em S_k^{\perp} individualmente. Como perturbações em S_k permanecerão em S_k , então deve-se analisar se perturbações no espaço transversal tenderão a zero.

Restringimos o sistema (3.67) como segue,

$$\Delta_{t+1} = [J]_{B_{S_k^\perp}}(\mathbf{z})\Delta_t \quad (3.68)$$

Sendo Δ_0 a perturbação inicial, tem-se

$$\Delta_t = [J]_{B_{S_k^\perp}}(\mathbf{z}^{t-1})[J]_{B_{S_k^\perp}}(\mathbf{z}^{t-2})\dots[J]_{B_{S_k^\perp}}(\mathbf{z}^0)\Delta_0 \quad (3.69)$$

Dessa forma, a perturbação tenderá a zero se, e somente se

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|\Upsilon_{\tau-1}\Upsilon_{\tau-2}\dots\Upsilon_0\|^{\frac{1}{\tau}} < 1, \quad (3.70)$$

onde $\Upsilon_\tau = [J]_{B_{S_k^\perp}}(\mathbf{z}^\tau)$ para $\tau = 1, 2, \dots$

Sejam A_S o atrator sobre S e ρ uma medida \mathbb{F} -invariante com suporte em A_S , onde $\mathbb{F} : \mathbb{R}^{nk} \rightarrow \mathbb{R}^{nk}$ é a aplicação descrevendo a dinâmica de metapopulação heterogênea descrita em (3.6). Pode-se, então, calcular a taxa de crescimento médio das perturbações paralelas e transversais para a trajetória de sincronia parcial sobre A_S , respectivamente pelo que se chamará número de Lyapunov transversal, dado por

$$L_\perp = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|[J]_{B_{S_k^\perp}}(\mathbf{z}^{\tau-1})[J]_{B_{S_k^\perp}}(\mathbf{z}^{\tau-2})\dots[J]_{B_{S_k^\perp}}(\mathbf{z}^0)\|^{\frac{1}{\tau}}, \quad (3.71)$$

e o número de Lyapunov paralelo,

$$L_{//} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|[J]_{B_{S_k}}(\mathbf{z}^{\tau-1})[J]_{B_{S_k}}(\mathbf{z}^{\tau-2})\dots[J]_{B_{S_k}}(\mathbf{z}^0)\|^{\frac{1}{\tau}}, \quad (3.72)$$

O teorema de Oseledec's [10] pode ser usado a fim de garantir a existência dos limites acima para todas as órbitas em A_S , exceto para um conjunto de medida ρ nula. Assumindo ainda que ρ é ergódica, os números de Lyapunov L_\perp e $L_{//}$ são ρ -em quase todo lugar constantes. ■

3.3 Conclusão

Neste primeiro modelo, obteve-se uma dinâmica metapopulacional para múltiplas espécies em um ambiente heterogêneo. Foi possível, com base no modelo de uma única espécie, descrever as bases e os espaços das soluções de sincronia para o caso específico de dois *clusters*. Mostrou-se que é possível expandir as matrizes de conexão a partir de um modelo simples com uma única espécie, para um caso mais geral de várias espécies através do produto de Kronecker. As propriedades deste produto tornaram possível a decomposição em blocos das matrizes de conexão e por consequência a decomposição do Jacobiano do sistema.

Os teoremas 3.1 e 3.2 trouxeram ferramentas importantes no cálculo do número de Lyapunov. Com o método descrito nos resultados obtidos, é possível verificar a estabilidade das órbitas sincronizadas. Pode-se concluir que, dada uma órbita referente aos n sítios do habitat, ela será dita sincronizada se $L_{\perp} < 1$, caso contrário será dita assíncrona.

Os resultados mostram que, diferente do caso de uma única espécie, o cálculo do número de Lyapunov é mais complexo em um olhar computacional, pois este carrega todas as informações tanto do jacobiano do sistema como das matrizes de conexão. Não há uma divisão da expressão que calcula o número de Lyapunov, como no caso de uma única espécie, o qual é possível decompô-lo em uma parte referente à rede e outra dependente da dinâmica local.

Com tudo, chegou-se ao objetivo deste primeiro capítulo encontrando um método para o cálculo do número de Lyapunov para o modelo de k espécies em ambiente heterogêneo com formação de 2 *clusters*. Isso generaliza, em parte, os modelos já existentes na literatura.

4 SIMULAÇÕES NUMÉRICAS PARA DINÂMICA DE DOIS *CLUSTER*

Neste capítulo realizou-se simulações das dinâmicas locais e espacialmente estruturada, utilizando um modelo de competição, com o intuito de ilustrar os resultados obtidos anteriormente. Na primeira seção, apresentou-se um estudo da dinâmica local, com a apresentação de seus pontos de equilíbrio, estabilidade e influência dos parâmetros no modelo. Na seção seguinte, distribuiu-se a população em 40 sítios, divididos em dois grupos que caracterizam os *clusters*, onde foi verificado a influência do espaço na estabilidade dos equilíbrios locais. Além disso, explorou-se os critérios de estabilidade descritos no capítulo anterior.

Para ilustrar os resultados numéricos obtidos, foram utilizados os seguintes gráficos: *gráficos espaço-tempo*, onde os sítios foram representados no eixo vertical e a evolução temporal destes é descrito no eixo horizontal, as simulações foram feitas considerando 10000 iterações e plotadas as 30 ou 50 últimas; *gráficos densidade-espaço*, onde a densidade de cada sítio foi representada no eixo vertical e os sítios no eixo horizontal. Esse gráfico facilita a percepção de sincronização parcial que, às vezes, não fica clara nos gráficos espaço-tempo; *séries temporais*; *diagramas do espaço de fase*.

4.1 Modelo Local de Competição

Para ilustrar a dinâmica local de múltiplas espécies, utilizou-se um modelo de competição do tipo Lotka-Volterra. Esta abordagem para o estudo de competições surgiu nos trabalhos separados de Alfred J. Lotka(1925) e Vito Volterra(1926). Para que o conjunto de equações, descritos nestes trabalhos, tenha aplicação em nosso modelo, utilizou-se a adaptação proposta em [32], onde as equações diferenciais são discretizadas em um sistema de equações a diferenças. Deste modo, as espécies envolvidas seguem uma fase de reação tipo Ricker, em que a taxa de crescimento é exponencial e dependente da densidade, apresentando um limitante para o crescimento. Com intuito de acoplar a competição ao modelo, foi utilizado um fator de depreciação exponencial. O modelo afeta negativamente ambas as espécies envolvidas, sendo que, na ausência de uma delas,

a outra permanece seguindo a dinâmica Ricker. Com isso, obteve-se o seguinte sistema de equações a diferenças acopladas:

$$\begin{cases} x^{t+1} &= x^t e^{r_1(1-x^t)-\beta_1 y^t} \\ y^{t+1} &= y^t e^{r_2(1-y^t)-\beta_2 x^t} \end{cases} \quad (4.1)$$

onde r_1 e r_2 são as taxas de crescimento das populações 1 e 2, respectivamente. E β_1 e β_2 coeficientes de competição de cada população.

Jiang e Rogers [26], apresentam uma simplificação do modelo acima onde considera-se o caso simétrico, ou seja, as taxas de crescimento r_1 e r_2 são iguais e da mesma forma os coeficientes de competição β_1 e β_2 também são considerados iguais. Já Ayala, et. al. [3] fizeram algumas adaptações ao modelo inicial Lotka-Volterra, e aplicados a estudos laboratoriais com a utilização de espécies de *Drosophila*.

O sistema (4.1) possui uma rica estrutura dinâmica, apresentando soluções estáveis, periódicas e regiões de caos (Figura 4.1). Para determinar os pontos de equilíbrio e analisar as possibilidades da dinâmica, será utilizado o método descrito em [35].

Resolvendo o seguinte sistema

$$\begin{cases} \bar{x} &= \bar{x} e^{r_1(1-\bar{x})-\beta_1 \bar{y}} \\ \bar{y} &= \bar{y} e^{r_2(1-\bar{y})-\beta_2 \bar{x}} \end{cases} \quad (4.2)$$

Chega-se aos seguintes pontos de equilíbrios:

$$\begin{cases} p_1 &= (\bar{x}_1, \bar{y}_1) = (0, 0); \\ p_2 &= (\bar{x}_2, \bar{y}_2) = (1, 0); \\ p_3 &= (\bar{x}_3, \bar{y}_3) = (0, 1); \\ p_4 &= (\bar{x}_4, \bar{y}_4) = \left(\frac{r_2(r_1-\beta_1)}{r_1 r_2 - \beta_1 \beta_2}, \frac{r_1(r_2-\beta_2)}{r_1 r_2 - \beta_1 \beta_2} \right); \end{cases} \quad (4.3)$$

Para uma análise detalhada do modelo, utilizou-se o método Jury [35] como uma ferramenta para análise de estabilidade dos pontos de equilíbrio. Partindo do polinômio característico do sistema $p(\lambda) = \lambda^2 - \beta\lambda + \gamma$, onde γ é o determinante e β o traço

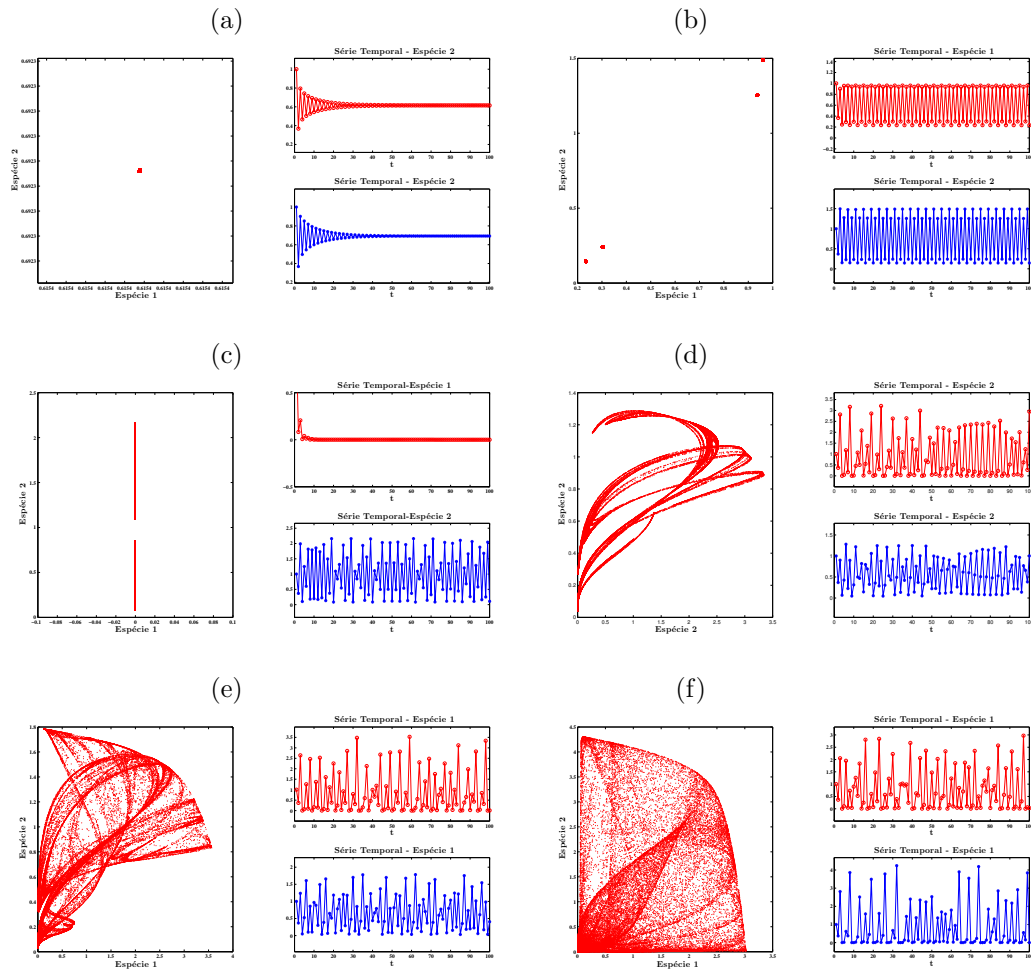


Figura 4.1: Diagramas de Fase e Séries temporais para: (a) $r_1 = 1,8$, $r_2 = 2$, $\beta_1 = \beta_2 = 1$.
 (b) $r_1 = 2$, $r_2 = 2,8$, $\beta_1 = \beta_2 = 1$. (c) $r_1 = 2$, $r_2 = 2,8$, $\beta_1 = 2,5$ e $\beta_2 = 1$.
 (d) $r_1 = 2$, $r_2 = 3,8$, $\beta_1 = \beta_2 = 1$. (e) $r_1 = 3,7$, $r_2 = 2,5$, $\beta_1 = \beta_2 = 1$. (f) $r_1 = 3,3$, $r_2 = 3,8$, $\beta_1 = \beta_2 = 1$.

do jacobiano do sistema. Podemos, então resumir o método por

$$2 > 1 + \gamma > |\beta|.$$

O ponto de equilíbrio $(\bar{x}_1, \bar{y}_1) = (0, 0)$ é sempre instável para quaisquer valores dos parâmetros. Os pontos $(\bar{x}_2, \bar{y}_2) = (1, 0)$ e $(\bar{x}_3, \bar{y}_3) = (0, 1)$, os quais representam quando uma das espécies vence, são estáveis para

- $(\bar{x}_2, \bar{y}_2) = (1, 0)$ é estável se $\beta_2 > r_2$, $2 > r_1 > 0$
- $(\bar{x}_3, \bar{y}_3) = (0, 1)$ é estável se $\beta_1 > r_1$, $2 > r_2 > 0$

Quando os valores dos parâmetros encontram-se dentro da região de estabilidade para um destes dois pontos de equilíbrio, a espécie vencedora segue o comportamento descrito pela dinâmica Ricker. Um estudo detalhado desta dinâmica e outras dinâmicas locais para um única espécie pode ser encontrados em ([33], [34]).

O ponto de equilíbrio de coexistência (\bar{x}_4, \bar{y}_4) é estável quando as duas desigualdades para o equilíbrio dos pontos $(0, 1)$ e $(1, 0)$ não são satisfeitas, ou seja, $r_1 > \beta_1$ e $r_2 > \beta_2$. Além dessa restrição de estabilidade, obteve-se, através de algumas análises numéricas, a condição $2 > r_1, r_2$ para o equilíbrio de coexistência, sempre que $2 > \beta_1, \beta_2$. Se r_1 ou r_2 supera o valor 2 há o surgimento de órbitas periódicas e caóticas.

A figura 4.2 descreve as regiões limites entre os comportamentos apresentados pela dinâmica local, evidenciando as regiões dos parâmetros onde surgem órbitas estáveis, cíclicas e caóticas. A parte em amarelo representa a estabilidade dos pontos de equilíbrio de coexistência e pontos de equilíbrio onde uma das espécies vence. Considerando a região retangular $(0, 2) \times (0, 2)$, os limites I e II são fronteiras de bifurcação, a fronteira II é gerada pelos valores dos parâmetros β_1 e β_2 , os quais funcionam como parâmetros de bifurcação. A fronteira I marca a mudança de estabilidade entre os pontos $(1, 0)$ e $(0, 1)$, ou seja, uma alternância entre as espécies vencedoras. Já as fronteiras indexadas por II , representam a alteração de equilíbrio entre os pontos, onde uma das espécies vence e o ponto de equilíbrio de coexistência. As bifurcações destacadas são bifurcações tipo Flip. A região em vermelho representa soluções periódicas de período 2^n , sendo os valores r_i no intervalo $(2, 2, 694)$, onde novamente os valores de β_1 e β_2 marcam a mudança da região

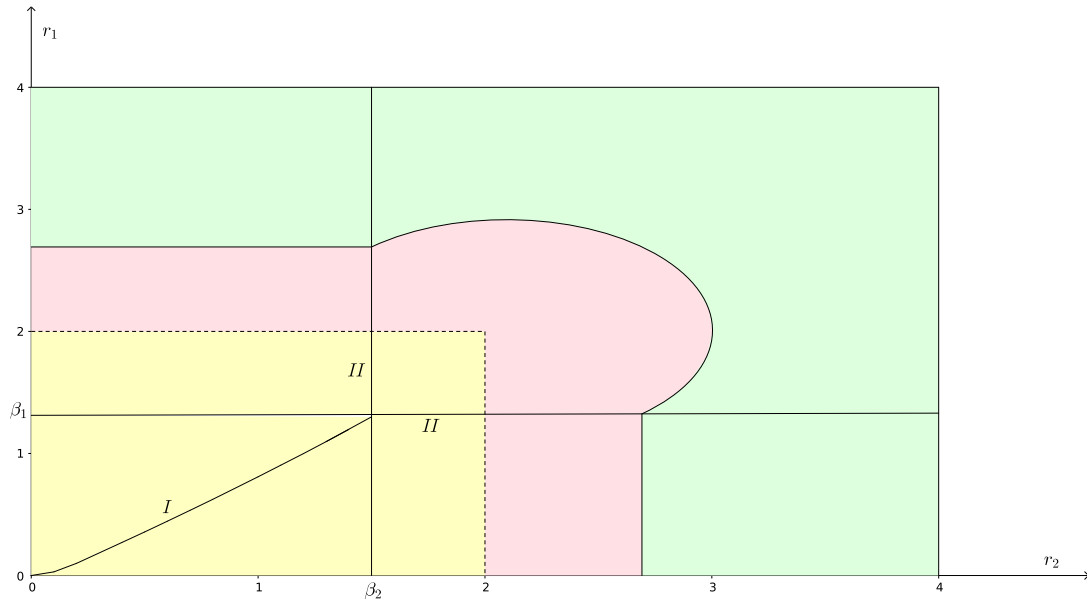


Figura 4.2: Mapa dos valores dos parâmetros r_1 e r_2 para as regiões de estabilidade(amarelo), ciclos periódicos(verde) e caos(vermelho).

de instabilidade dos pontos $(1, 0)$ e $(0, 1)$ para a região de instabilidade de coexistência. A região caótica(área em verde) ocorre para os pontos $(1, 0)$ e $(0, 1)$ sempre que $r_i > 2,694$; já para o ponto de coexistência há uma dependência direta dos valores de β_1 e β_2 .

As simulações mostraram que variações nos valores dos parâmetros β_1 e β_2 alteram o tamanho da região de estabilidade. À medida que os fatores de competição aproximam-se de 2, a região de estabilidade do ponto de coexistência diminui até desaparecer, sobrando somente regiões periódicas e caóticas. Assim, se β_1 e β_2 são maiores que 2, o ponto de coexistência só apresenta comportamentos cíclicos, não existindo região de estabilidade para esse ponto. Essas alterações se mantêm ao fazer β_1 e β_2 assumir valores acima de 2,694. A região de órbitas periódicas é eliminada, sobrando somente a área dos parâmetros que geram órbitas caóticas. Conforme a figura 4.3, quando uma das espécies vence, é possível perceber que não há alterações na dinâmica ao variarmos os parâmetros de bifurcação, ou seja, é possível encontrar todas as soluções descritas até agora. Já na região de coexistência, as mudanças dos valores de bifurcação têm grande influência.

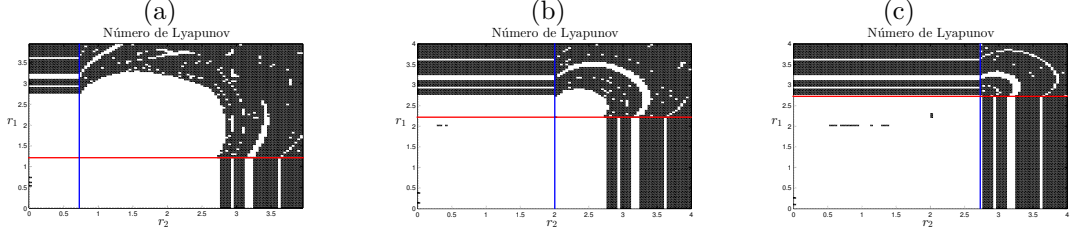


Figura 4.3: Número de Lyapunov da dinâmica local, as fronteiras de bifurcação são β_1 em vermelho e β_2 em azul: (a) $\beta_1 = 1,2$ e $\beta_2 = 0,7$; (b) $\beta_1 = 2,2$ e $\beta_2 = 2$; (c) $\beta_1 = 2,695$ e $\beta_2 = 2,7$

4.2 Modelo de dois *Clusters*

Nesta seção, analisaram-se algumas simulações para o modelo metapopulacional heterogêneo com a formação de dois *clusters*, ou seja, dois conjuntos de sítios com características distintas. O modelo de competição foi utilizado aqui para representar os osciladores locais. Assim, a diferença entre *clusters* foi atribuída à taxa de reprodução intrínseca de cada espécie, considerando valores fixos dos fatores de competição. Com isso, todas as regiões descritas pelo modelo foram contempladas, ou seja, foi possível atribuir valores dos parâmetros que geram soluções estáveis, cíclicas e caóticas. As espécies competidoras foram distribuídas em 40 sítios divididos em dois grupos F e G. As equações locais no *cluster* F foram descritas por

$$\begin{cases} x^{t+1} = x^t e^{r_1^F(1-x^t) - \beta_1^F y^t}; \\ y^{t+1} = y^t e^{r_2^F(1-y^t) - \beta_2^F x^t}, \end{cases} \quad (4.4)$$

no *cluster* G por

$$\begin{cases} x^{t+1} = x^t e^{r_1^G(1-x^t) - \beta_1^G y^t}; \\ y^{t+1} = y^t e^{r_2^G(1-y^t) - \beta_2^G x^t}, \end{cases} \quad (4.5)$$

onde os parâmetros $r_i^F, r_i^G, \beta_i^F, \beta_i^G$ representam as taxas de reprodução e fatores de competição das espécies, $i = 1, 2$, no *cluster* F e G. A heterogeneidade de cada grupo de sítios estará vinculada aos parâmetros da dinâmica local, os quais foram descritos de forma distinta de um *cluster* para outro. As condições iniciais do modelo foram tomadas por perturbações de uma solução sincronizada, de modo a analisar sua estabilidade e o comportamento das órbitas ao longo do tempo.

A dinâmica local apresentou 3 pontos de equilíbrio estáveis, portanto as simulações foram realizadas com o objetivo de contemplar estes três casos. Dividiu-se, então, a apresentação das simulações em duas partes, um primeiro relativo ao equilíbrio de coexistência e o segundo aos equilíbrios onde uma das espécies persiste.

Para a caracterização completa do modelo metapopulacional, é necessário descrever a forma de conexão entre os sítios. Neste trabalho, consideraram-se três tipos de vizinhança: (i) Conexão Global, (ii) Conexão Bipartida e (iii) Conexão Ponderada. Em (i) todos os sítios estão conectados, assim, da fração μ de indivíduos que sai de cada sítio, a fração $1/(n-1)$ é deslocada para os demais sítios. A conexão (ii) indica que sítios de um mesmo *cluster* não estão conectados, ou seja, a migração ocorre somente entre fragmentos de *clusters* distintos. Para (iii) é considerada uma tendência de fluxo regida por um fator κ , se $\kappa > 1$, há uma migração maior para sítios do mesmo *cluster*, se $\kappa < 1$, a migração ocorre mais para sítios de *clusters* diferentes.

4.2.0.1 Conexão Global

A conexão global apresenta todos os sítios ligados. Desta forma os indivíduos podem migrar para qualquer sítio da metapopulação a cada passo de tempo [52]. Para exemplificar as entradas deste tipo de matriz de conexão, utilizou-se de um caso simples, onde o *cluster* F apresenta 5 sítios e o *cluster* G 3 sítios. Assim, a matriz global é dada por

$$C = \left[\begin{array}{ccccc|ccc} 0 & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} \\ \frac{1}{7} & 0 & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} \\ \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & 0 & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} \\ \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & 0 & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} \\ \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & 0 & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} \\ \hline \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & 0 & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} \\ \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & 0 & \frac{1}{7} \\ \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & \frac{1}{7} & 0 \end{array} \right] \quad (4.6)$$

No caso de n sítios, as entradas diferentes de zero da matriz de conexão global são $\frac{1}{n-1}$. É fácil verificar que esta matriz C satisfaz as hipóteses do Lema 3.1, sendo assim C pode ser decomposta em blocos conforme equação 3.22, gerando $\tilde{C} = -\frac{1}{n-1}I$.

Substituindo \tilde{C} na equação 3.45 do Teorema 3.1 chega-se ao seguinte jacobiano para subespaço transversal

$$[J]_{B_{S_k^\perp}} = [I_{k(n-2)} - (I_{n-2} - (-\frac{1}{n-1}I_{n-2})) \otimes M]DP \quad (4.7)$$

Pela equação 3.59 $[J]_{B_{S_k^\perp}}$ é uma matriz diagonal em blocos descritos por 3.60 e 3.61, o que gera

$$A_{\tau,\tau} = \left[1 - \frac{n}{n-1}\mu_l \right] f_{l,j}, \quad \tau = 1, \dots, r-1 \quad (4.8)$$

$$A_{\tau,\tau} = \left[1 - \frac{n}{n-1}\mu_l \right] g_{l,j}, \quad \tau = r, \dots, n-2 \quad (4.9)$$

onde $l, j = 1, \dots, k$.

Podemos perceber que $[J]_{B_{S_k^\perp}}$ apresenta $r-1$ blocos iguais a $[I_k - \frac{n}{n-1}M] DF(x)$ e $r-n-1$ blocos iguais a $[I_k - \frac{n}{n-1}M] DG(x)$. Assim

$$[J]_{B_{S_k^\perp}} = \left(\bigoplus_{\tau=1}^{r-1} \left[I_k - \frac{n}{n-1}M \right] DF(x) \right) \oplus \left(\bigoplus_{\tau=r}^{n-2} \left[I_k - \frac{n}{n-1}M \right] DG(x) \right). \quad (4.10)$$

Pelo produto de matrizes em bloco, o cálculo do número de Lyapunov Transversal pode ser descrito decompondo o produto de matrizes em dois blocos, gerando um método mais simples para o cálculo do número de Lyapunov. Esses blocos são descritos, para qualquer $\tau = 1, \dots, r-1$ como

$$L_{\perp}^{\mathbf{F}} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|A_{\tau,\tau}(z^{\tau-1})A_{\tau,\tau}(z^{\tau-2})\dots A_{\tau,\tau}(z^0)\|^{\frac{1}{\tau}}, \quad (4.11)$$

e para qualquer $\tau = r, \dots, n-2$

$$L_{\perp}^{\mathbf{G}} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|A_{\tau,\tau}(z^{\tau-1})A_{\tau,\tau}(z^{\tau-2})\dots A_{\tau,\tau}(z^0)\|^{\frac{1}{\tau}}. \quad (4.12)$$

Assim $L_{\perp} = \max\{L_{\perp}^{\mathbf{F}}, L_{\perp}^{\mathbf{G}}\}$

4.2.0.2 Conexão Bipartida

Essa conexão permite migrações apenas para outros *cluster*, não havendo ligações entre sítios de um mesmo grupo, ou seja, os indivíduos do *cluster* F migram somente para G e vice-versa, mas indivíduos do *cluster* F não migram para sítios deste *cluster*. Considerando o mesmo exemplo da secção anterior onde o *cluster* F possui 5 sítios e G 3 sítios, obtemos a seguinte matriz de conexão

$$C = \left[\begin{array}{ccc|ccccc} 0 & 0 & 0 & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} & \frac{1}{5} \\ \hline \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & \frac{1}{3} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{array} \right] \quad (4.13)$$

De forma geral, a matriz C terá dois blocos não nulos, um de tamanhos n_F , que corresponde ao número de sítios do *cluster* F, cujas entradas têm peso $1/n_F$. O outro tem tamanho n_G que representa o número de sítios do *cluster* G, cujas entradas têm peso $1/n_G$. Desta forma, essa matriz de conexão também satisfaz as hipóteses do lema 3.1, sendo possível decompô-la em dois blocos. Assim, utilizando as bases de S_k e S_k^\perp chega-se que $\tilde{C} = [0]$, ou seja, a matriz de conexão restrita ao subespaço transversal possui todas as entradas nulas. Com isso, a jacobina do sistema é descrita por

$$[J]_{B_{S_k^\perp}} = [I_{k(n-2)} - (I_{n-2} \otimes M)]DP \quad (4.14)$$

onde os blocos não nulos deste operado são descritos, segundo 3.60 e 3.61, por

$$A_{\tau,\tau} = [1 - \mu_l] f_{l,j}, \quad \tau = 1, \dots, r - 1 \quad (4.15)$$

$$A_{\tau,\tau} = [1 - \mu_l] g_{l,j}, \quad \tau = r, \dots, n - 2 \quad (4.16)$$

onde $l, j = 1, \dots, k$.

Nesse caso, fica ainda mais nítida a separação para o cálculo dos números de Lyapunov transversal, o qual é descrito da mesma forma que (4.11) e (4.12).

4.2.0.3 conexão Ponderada

A conexão Ponderada é uma variação da ligação global em que todos os sítios estão conectados, mas a probabilidade de migração entre os sítios não é a mesma. Nesse exemplo de conexão, o parâmetro κ descreve qual a tendência de migração na metapopulação, se $\kappa > 1$ tem-se um fluxo mais intenso para sítios do mesmo *cluster*, já se $\kappa < 1$ gera-se uma migração maior para fora dos *clusters*. Para caracterizar esse tipo de comportamento, a matriz de conexão é descrita por

$$C = \left[\begin{array}{c|c} \frac{\kappa}{\kappa n_F + n_G - k} & \frac{1}{n_F + \kappa n_G - k} \\ \hline \frac{1}{\kappa n_F + n_G - k} & \frac{\kappa}{n_F + \kappa n_G - k} \end{array} \right] \quad (4.17)$$

Aplicando o Lema 3.1 sobre a matriz de conexão ponderada, o bloco relativo ao subespaço transversal é dado por $\tilde{C} = \text{diag} \left[\overbrace{\frac{\kappa}{\kappa n_F + n_G - k}}^{n_F}, \overbrace{\frac{\kappa}{n_F + \kappa n_G - k}}^{n_G} \right]$. O jacobiano do sistema é semelhante ao descrito no caso de conexão global, onde

$$[J]_{B_{S_k^\perp}} = \left(\bigoplus_{\tau=1}^{r-1} \left[I_k - \frac{\kappa}{\kappa n_F + n_G - k} M \right] DF(x) \right) \oplus \left(\bigoplus_{\tau=r}^{n-2} \left[I_k - \frac{\kappa}{n_F + \kappa n_G - k} M \right] DG(x) \right), \quad (4.18)$$

sendo os blocos não nulos de $[J]_{B_{S_k^\perp}}$ descritos por

$$A_{\tau,\tau} = \left[1 - \frac{\kappa}{\kappa n_F + n_G - k} \mu_l \right] f_{l,j}, \quad \tau = 1, \dots, r-1 \quad (4.19)$$

$$A_{\tau,\tau} = \left[1 - \frac{\kappa}{n_F + \kappa n_G - k} \mu_l \right] g_{l,j}, \quad \tau = r, \dots, n-2 \quad (4.20)$$

onde $l, j = 1, \dots, k$. O número de Lyapunov transversal é calculado de forma semelhante ao descrito para conexão global, sendo possível analisar o comportamento de cada *cluster* separadamente.

4.2.1 Condições de Estabilidade de Coexistência

O estudo da dinâmica local gerou um critério de estabilidade do ponto de equilíbrio p_4 , ponto de coexistência das espécies. A relação entre taxa de reprodução e fator de competição de ambas as espécies indicam que a estabilidade deste ponto depende das condições dadas por $2 > r_i^F > \beta_i^F$ e $2 > r_i^G > \beta_i^G$, com $i = 1, 2$. Se $r_i^F > 2$ ou $r_i^G > 2$ surgem órbitas periódicas e caóticas.

As simulações foram obtidas mantendo fixos os valores dos fatores de competição, para que seja possível verificar as mudanças do comportamento da dinâmica com migração em ambiente heterogêneo. A heterogeneidade foi atribuída à taxa de reprodução intrínseca. Considerou-se um habitat de 40 sítios divididos em dois *clusters* F e G, e estes foram descritos com o mesmo tamanho em uma primeira abordagem, assim cada *cluster* terá 20 sítios. Utilizou-se para as simulações a configuração dos parâmetros descritos na figura 4.2 da seção anterior. Deste modo, é possível usufruir de todas as órbitas possíveis geradas pela dinâmica local.

Pela simetria apresentada no modelo, consideram-se as combinações possíveis de parâmetros fixando-os no *cluster* 1 e variando no *cluster* 2. As mudanças feitas nos parâmetros para o conjunto de sítios 2 foram adequadas de modo a contemplar todas as combinações possíveis. A topologia da vizinhança primeiramente aplicada foi a conexão global, onde todos os sítios aparecem conectados entre si.

Os valores dos parâmetros foram tomados, primeiramente, dentro da região de estabilidade. Neste caso, a metapopulação não apresentou mudança no seu comportamento em comparação à dinâmica local. A coexistência das espécies foi percebida em ambos os clusters, ocorrendo sincronização parcial dos sítios para todos os valores das taxas de migração das duas espécies. As soluções obtidas, nesse caso, foram, unicamente, órbitas de equilíbrio estável.

Saindo da região de equilíbrio estável para dinâmica local e variando uma das taxas intrínseca de reprodução, até assumir valores na região de ciclos periódicos, a dinâmica apresenta uma expansão na região de equilíbrio estável em comparação ao modelo local, sendo que esse comportamento não foi verificado para toda taxa de migração. Para taxas de fluxo muito baixas, onde pequenas frações das populações deixam seus sítios de origem, as órbitas geradas eram periódicas. Nessas simulações não foram vistas órbitas assíncronas.

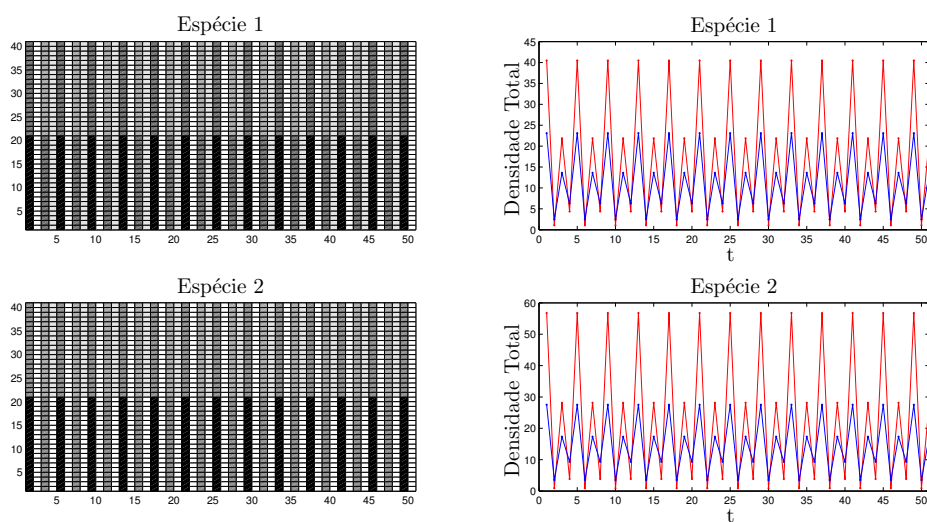
Atribuindo os valores das taxas de reprodução das duas espécies no *cluster* 2, de modo que estejam na região de ciclos periódicos, percebeu-se que o comportamento predominante nas soluções geradas através das simulações foi periódico. As órbitas de equilíbrio estável, predominantes no caso anterior, aqui foram vistas apenas para taxas de migração próximas do máximo, ou seja, quando a maioria da população deixa seu sítio de origem.

Ao entrar na região de caos, com um dos parâmetros do *cluster* 2, as órbitas de equilíbrio estável não são mais percebidas. Há uma predominância de órbitas de período 2, sendo baixas taxas de migração responsáveis pelo aumento da periodicidade, fato gerado pela proximidade com o modelo local, o qual é caótico. Assim, é possível verificar que as taxas de migração influenciam na periodicidade das órbitas (figura 4.4.b).

Com uma das taxas de reprodução na região de caos e outra na região cíclica, há uma expansão na área de órbitas periódicas em relação ao modelo local. Esse comportamento não é predominante, pois percebeu-se o surgimento de órbitas caóticas para alguns valores das taxas de reprodução dentro dessa relação caos \times ciclos. Se uma das espécies não tem a capacidade de movimentação, o que é descrito por uma taxa de migração igual a zero, surgem órbitas assíncronas. Esse comportamento não se espalha por todo a metapopulação, já que o cluster 1 permanece em comportamento cíclico (figura 4.5).

Se o grupo de sítios F está na região de caos para as duas espécies, o comportamento caótico predomina dentre as órbitas obtidas com as simulações. Para baixas

(a)



(b)

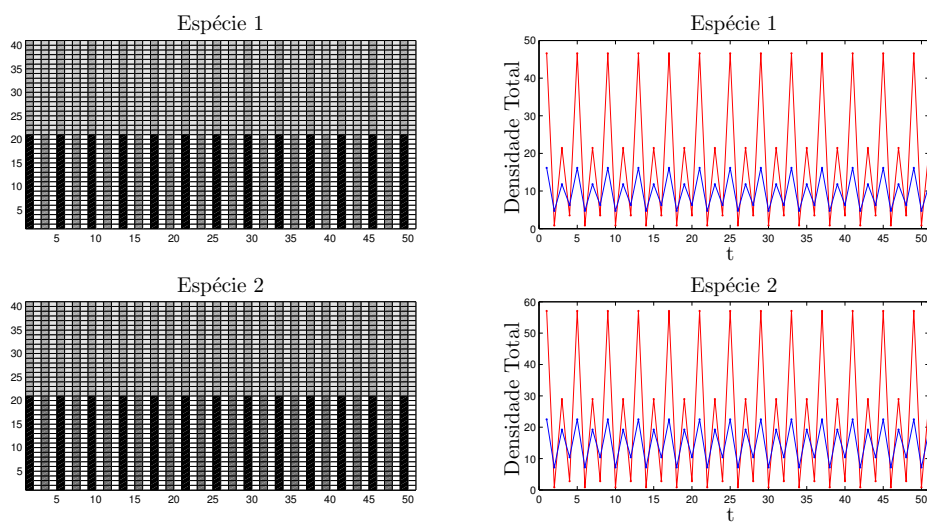


Figura 4.4: Série Temporal da densidade total do *Cluster F* em linha \cdots e *cluster G* linha $---$. Taxas de migração $\mu_1 = 0.3$ e $\mu_1 = 0.2$; *Cluster F* com parâmetros $r_1^F = 3.5, \beta_1^F = 1, 2$ e $r_2^F = 3.8, \beta_2^F = 1$. *Cluster G* com parâmetros $r_1^G = 1.5, \beta_1^G = 1, 2$ e $r_2^G = 1.8, \beta_2^G = 1$. (a) Rede Bipartida, (b) Rede Global.

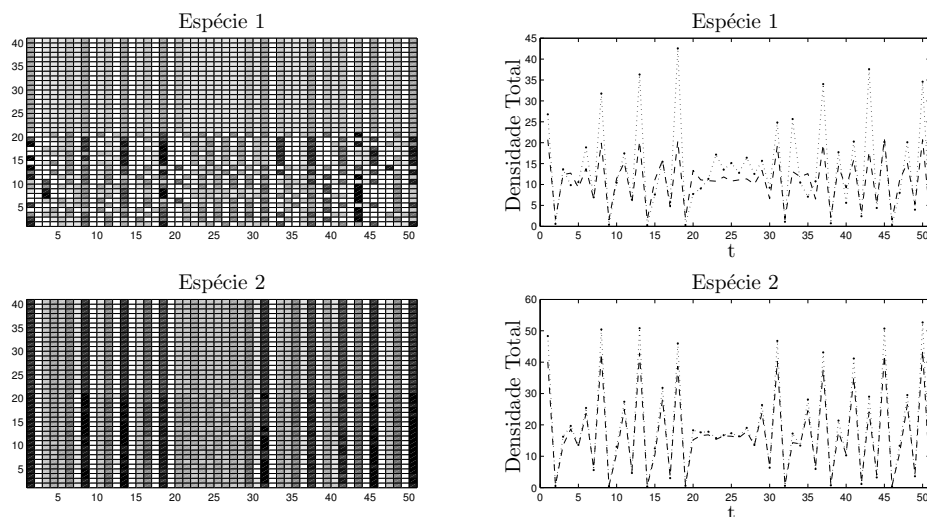


Figura 4.5: Série Temporal da densidade total do *Cluster F* em linha \cdots e *cluster G* linha $---$. Taxas de migração $\mu_1 = 0$ e $\mu_1 = 0,8$; *Cluster F* com parâmetros $r_1^F = 3,5, \beta_1^F = 1,2$ e $r_2^F = 3,9, \beta_2^F = 1$. *Cluster G* com parâmetros $r_1^G = 2,2, \beta_1^G = 1,2$ e $r_2^G = 2,5, \beta_2^G = 1$.

taxas de migração há o surgimento de soluções periódicas e, em alguns casos, formação de novos clusters, o que gera uma assincronia para a dinâmica.

Como a dinâmica apresenta uma característica de simetria, não é necessário considerar todas as possibilidades para as combinações dos parâmetros, pois algumas já estão contempladas nos casos descritos acima. Assim, se o *cluster F* está na região dos parâmetros que corresponde às órbitas cíclicas, só resta verificar quando o *cluster G* está na extensão de soluções periódicas ou caóticas. Nestas situações, as órbitas variam de cíclicas a caóticas, predominando solução de período 2 em comparação às demais. Se o *cluster G* está na área de caos, as soluções periódicas se restringem a altas taxas de reprodução e baixas taxas de migração. Já, se ambos os clusters estão na região caótica, são predominantes as soluções caóticas, onde as baixas taxas de movimentação são responsáveis pelo surgimento de algumas órbitas periódicas e assincronia.

Passa-se agora a um novo conjunto de simulações, no qual verificaram-se os comportamentos gerados utilizando a conexão bipartida, cuja migração ocorre somente entre sítios de *cluster* vizinhos. Remontando as simulações já feitas com a topologia da rede anterior e seguindo a mesma lógica apresentada até aqui, foi possível notar que não houve mudanças em relação à dinâmica local, considerando as taxas de reprodução das espécies dentro da região de estabilidade do ponto de coexistência, independente da taxa

de migração das duas espécies. As órbitas obtidas durante as simulações, neste caso, apresentaram comportamento similar ao da conexão global (figura 4.4.a).

Comparando os resultados obtidos nas simulações com conexão global e bipartida, pode-se perceber que esta última apresentou alguns resultados distintos dos mostrados até então. A conexão bipartida gerou algumas regiões de estabilidade, onde a dinâmica local e a dinâmica metapopulacional com ligação global, apresentaram órbitas caóticas. Além disso, altas taxas de migração para ambas as espécies forneceram soluções de equilíbrio estável em regiões que a dinâmica local mostrou-se caótica.

Diferentemente da conexão global, o movimento realizado entre sítios de *clusters* diferentes apresentou uma região maior de soluções assíncronas. Em que as baixas taxas de migração são as responsáveis por essas órbitas e não somente quando uma das populações não se movimenta, como foi observado nas simulações anteriores.

Foi possível perceber que, para algumas combinações de parâmetros, houve o surgimento de atratores múltiplos, essa característica ressalta-se em regiões caóticas. Tal comportamento não foi tão relevante com conexão global e dinâmica local.

A conexão ponderada foi simulada com fator de intensidade de ligação $k = 1/4$, o que representa uma preferência de deslocamento para sítios de *clusters* diferentes. As simulações para essa conexão não apresentaram muitas diferenças em comparação as realizadas com conexão global.

Além das simulações com rede de sítios divididos igualmente, utilizou-se variação no tamanho dos *clusters*, alterando-se a quantidade de sítios em cada *cluster*. Foram empregadas configurações do tipo 10×30 e 30×10 , onde as comparações foram feitas sempre em relação à configuração dos sítios utilizada anteriormente, ou seja, quando determinou-se uma distribuição simétrica para os dois *clusters* 20×20 sítios.

Durante as simulações, foram observadas variações nas órbitas e na estabilidade das mesmas. Não foi possível obter um padrão nas simulações realizadas com a mudança dos tamanhos dos *cluster*, mas pode se destacar algumas alterações como: mudança de estabilidade entre *cluster*, conjunto 1 estável e 2 instável, com a redução troca-se a ordem e o conjunto 2 passa a ser estável e o 1 instável; variação no comportamento das

órbitas que alternam-se entre caótica, estável e cíclica. Esse tipo de comportamento é mais destacado com as conexões bipartida e ponderada (figuras 4.6, 4.7 e 4.8).

Há de se destacar a extinção da espécie 1, ao reduzir o tamanho de um dos *clusters* e considerando que esta espécie não se movimenta, sendo a condição de equilíbrio de coexistência atribuída aos dois conjuntos de sítios. A extinção ocorre no *cluster* com menor número de sítios, sendo que no outro conjunto ela permanece em densidade baixa.

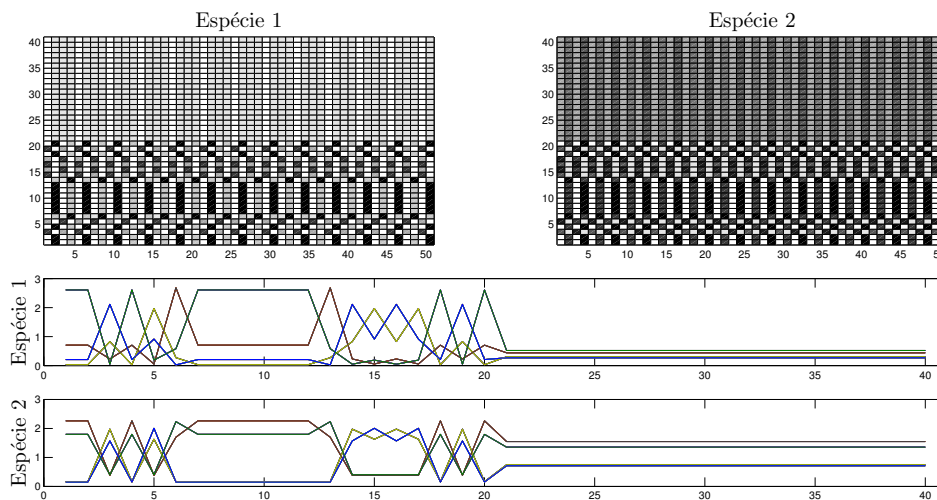


Figura 4.6: Gráficos espaço-tempo e Densidade-espaço. *Cluster F* com 20 sítios e *cluster G* com 20 sítios; parâmetros para espécie 1: $\mu_1 = 0.1$, $r_1^F = 3.5$, $\beta_1^F = 1$ e $r_1^G = 3.5$, $\beta_1^G = 1$; para espécie 2: $\mu_2 = 0.5$, $r_2^F = 3.8$, $\beta_2^F = 1.5$ e $r_2^G = 1.8$, $\beta_2^G = 1.5$.

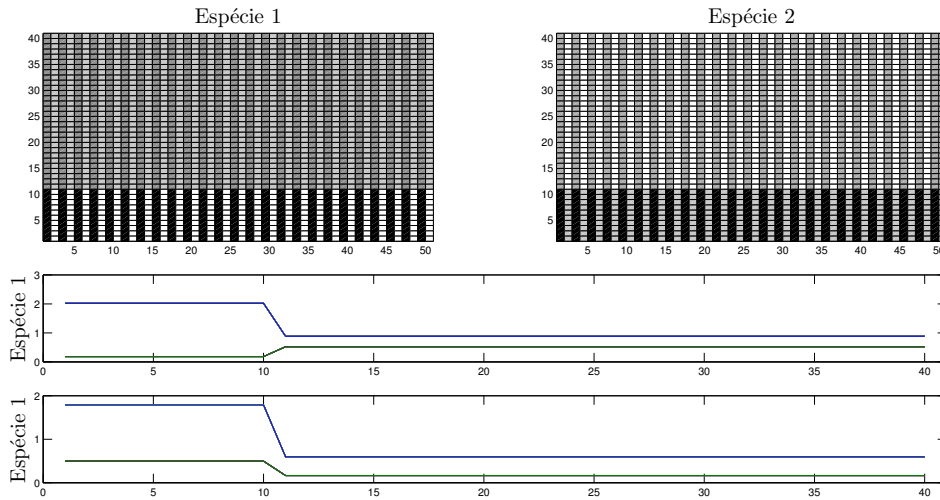


Figura 4.7: Gráficos espaço-tempo e Densidade-espaço. *Cluster F* com 10 sítios e *cluster G* com 30 sítios; parâmetros para espécie 1 : $\mu_1 = 0.1$, $r_1^F = 3.5$, $\beta_1^F = 1$ e $r_1^G = 3.5$, $\beta_1^G = 1$; para espécie 2: $\mu_2 = 0.5$, $r_2^F = 3.8$, $\beta_2^F = 1.5$ e $r_2^G = 1.8$, $\beta_2^G = 1.5$.

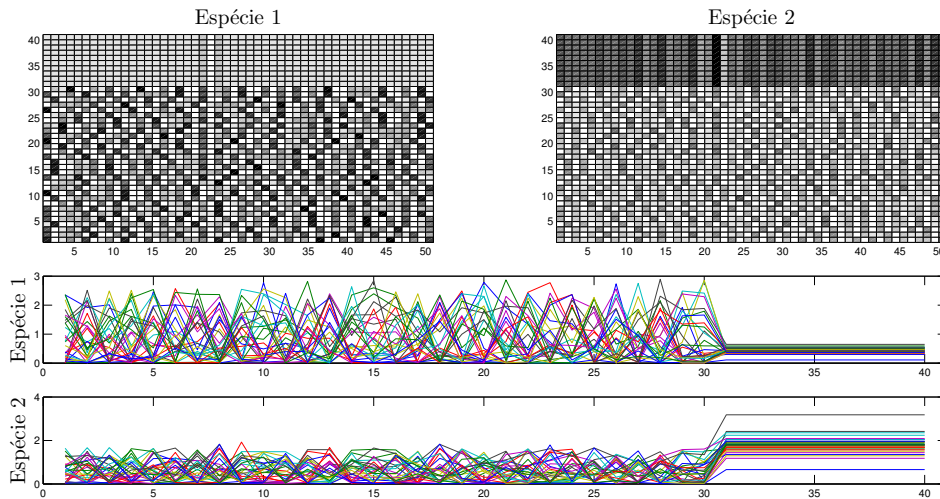


Figura 4.8: Gráficos espaço-tempo e Densidade-espaço. *Cluster F* com 30 sítios e *cluster G* com 10 sítios; parâmetros para espécie 1: $\mu_1 = 0.1$, $r_1^F = 3.5$, $\beta_1^F = 1$ e $r_1^G = 3.5$, $\beta_1^G = 1$; para espécie 2: $\mu_2 = 0.5$, $r_2^F = 3.8$, $\beta_2^F = 1.5$ e $r_2^G = 1.8$, $\beta_2^G = 1.5$.

Ponto de equilíbrio de competição

Foram considerados para as simulações os parâmetros da dinâmica espacialmente estruturada na região de estabilidade do ponto de equilíbrio de competição, isto é, onde uma das espécies sai vencedora. Lembrando que o modelo apresenta dois cenários possíveis, o ponto $(1, 0)$, onde a espécie 1 vence e o ponto $(0, 1)$, onde a espécie 2 vence. Portanto, ao simular as possíveis condições dos parâmetros para o ponto $(1, 0)$ estas serão refletidas aos comportamentos gerados pelo ponto $(0, 1)$, pela simetria do modelo.

Utilizou-se, então, como um primeiro conjunto de simulações os parâmetros r_1^F e r_1^G fixos e menores que β_1^F e β_1^G , o que garante a estabilidade do ponto de equilíbrio $(0, 1)$. A lógica das simulações seguiu o padrão utilizado no estudo do ponto de equilíbrio de coexistência. Após a apresentação dos resultados deste primeiro quadro, utilizou-se alguns casos extras para contemplar todas as combinações entre os pontos de equilíbrio. Assim, como um conjunto final de resultados, foi definida a seguinte configuração: no *cluster* F foram alterados os valores das constantes para as condições dos parâmetros do ponto $(1, 0)$ e no *cluster* G a dinâmica contemplou as condições do ponto de coexistência e do ponto $(0, 1)$.

Ao impor condições de competição para o ponto $(0, 1)$ em ambos os *clusters*, o modelo espacialmente estruturado não apresentou diferenças em relação a dinâmica local. A extinção da espécie 1 foi identificada em todas as simulações realizadas (figura 4.9).

A extinção da espécie 1, resultado da dinâmica local no *cluster* G, é revertida ao utilizar r_1^F e r_2^F dentro da região de equilíbrio de coexistência ($r_1^F, r_2^F < 2$, garantia de estabilidade de coexistência no *cluster* F). Tal comportamento pode ser justificado pela heterogeneidade do meio, sendo a solução de equilíbrio estável à órbita resultante em quase todas as simulações para o modelo. A extinção ocorreu somente ao eliminar a possibilidade de movimentação da espécie 1 (figura 4.10), e somente no conjunto de sítios em que eram consideradas as condições de competição. A densidade de equilíbrio apresentada no modelo heterogêneo, neste contexto, é um valor próximo de $(0, 1)$ em cada sítio de ambos os *clusters*, diferente de quando se analisou a competição em ambos os conjuntos de sítios, onde a densidade apresentada era exatamente $(0, 1)$.

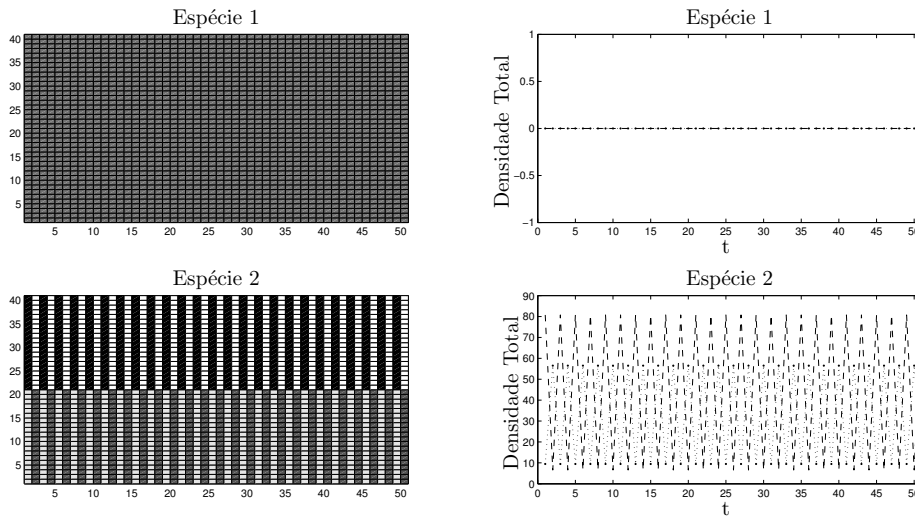


Figura 4.9: Gráfico espaço-tempo e série temporal da densidade total do *Cluster F* em linha \cdots e *cluster G* linha $---$ com conexão Ponderada. Parâmetros Espécie 1 $\mu_1 = 0.8$, $r_1^F = 2.9$, $\beta_1^F = 3.8$ e $r_1^G = 3.3$, $\beta_1^G = 3.8$; espécie 2 $\mu_2 = 0.5$, $r_2^F = 3.6$, $\beta_2^F = 1$ e $r_2^G = 3.2$, $\beta_2^G = 1$.

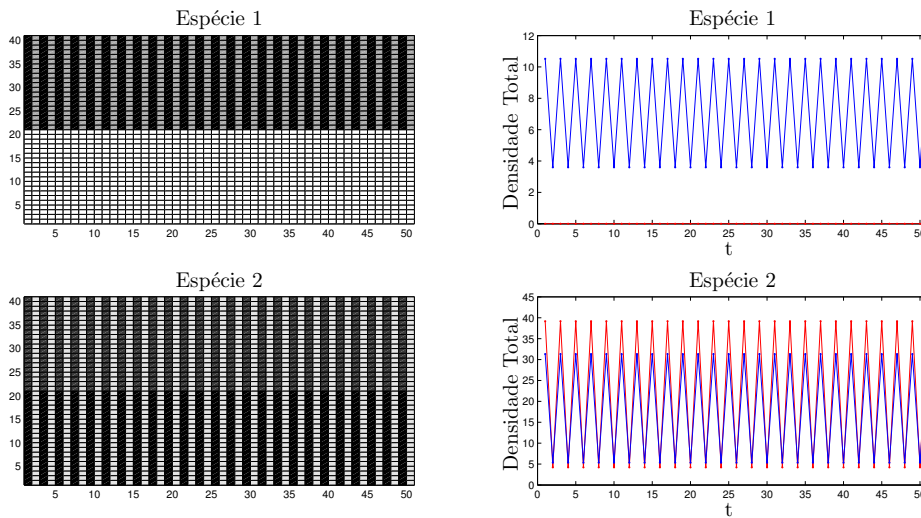


Figura 4.10: Gráfico espaço-tempo e série temporal da densidade total do *Cluster F* em linha \cdots e *cluster G* linha $---$ com conexão Global. Parâmetros Espécie 1 $\mu_1 = 0$, $r_1^F = 0,5$, $\beta_1^F = 1,2$ e $r_1^G = 1,7$, $\beta_1^G = 1,2$; espécie 2 $\mu_2 = 0,8$, $r_2^F = 3,3$, $\beta_2^F = 1$ e $r_2^G = 1,5$, $\beta_2^G = 1$.

Na região de órbitas cíclicas para dinâmica local, a metapopulação apresentou soluções de equilíbrio estável de coexistência para taxas de migração altas de ambas as populações. As baixas taxas de migração foram responsáveis pelas órbitas cíclicas, mantendo a condição de coexistência. Novamente a extinção se restringiu à $\mu_1 = 0$.

As órbitas caóticas geradas pela dinâmica local são alteradas no modelo espacialmente estruturado. Essa alteração está ligada à taxa de migração de cada espécie. Se uma grande fração das espécies deixa cada sítio, a órbita da metapopulação é periódica, já se uma pequena quantidade de cada população deixa seu sítio de origem, as órbitas mantêm-se caóticas, conforme dinâmica local, surgindo em alguns casos órbitas assíncronas. Se a espécie 1 não migra, esta é levada à extinção devido aos parâmetros considerados na simulação (ponto $(0, 1)$).

Após as simulações com condições de existência do ponto de equilíbrio $(0, 1)$ nos dois clusters e condições de coexistência no *cluster* F e competição no *cluster* G, buscou-se verificar o comportamento da metapopulação utilizando os dois pontos que caracterizam o equilíbrio de competição. Assim, atribuíram-se condições das constantes para existência do ponto $(1, 0)$ no *cluster* 1 e condições para existência do ponto $(0, 1)$ no *cluster* 2.

As simulações realizadas mostraram a possibilidade de reversão dos resultados locais, ou seja, nenhuma espécie foi extinta. Esse fato foi consequência da heterogeneidade do meio, pois cada *cluster* funciona como um “continente”, lançando indivíduos da espécie que seria extinta no *cluster* vizinho, mantendo-se assim a população em todos os sítios. Esse evento é devido, também, à conexão dos sítios ser global, o que permite que a região com maior concentração de indivíduos possa comunicar-se com os sítios que estariam desabitados. Como esperado, quando uma das espécies não possui capacidade de movimentação esta era extinta, espécie 2 no *cluster* F e espécie 1 no *cluster* G.

Ao variar r_1^F pela área de ciclos e caos, as simulações apresentaram um padrão estabilizante para altas taxas de migração. A dinâmica apresentou uma pequena região de extinção da espécie 2 na variação de r_1^F , além da região de ciclos (figura 4.11). Ao levar o parâmetro r_1^F para a área de caos local, percebeu-se um efeito da dinâmica caótica sobre o modelo espacial, onde para altas taxas de migração de ambas espécies, faziam a espécie

2 ser extinta em todo o habitat. Esse tipo de órbita tornou-se independente da taxa de migração, à medida que r_1^F aproximava-se de 4, sendo neste caso a extinção da espécie 2 um padrão para todos os valores de μ . Ao alterar a variação de r_1^F por r_2^G obtiveram-se os mesmos resultados, o que se leva a crer que essas soluções são influenciadas pelas órbitas caóticas geradas pela sincronização dos sítios em F ou em G .

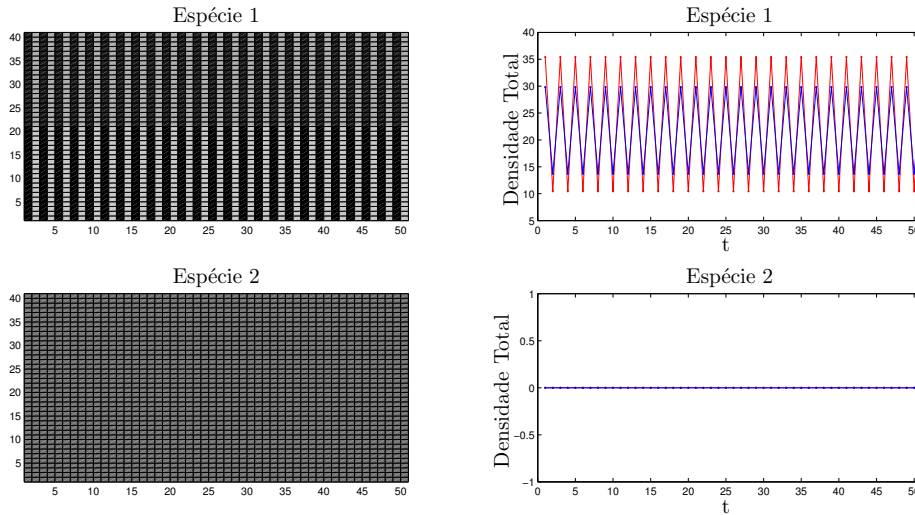


Figura 4.11: Gráfico espaço-tempo e série temporal da densidade total do *Cluster F* em linha \cdots e *cluster G* linha $---$ com conexão Global. Parâmetros Espécie 1 $\mu_1 = 0,8$, $r_1^F = 3,2$, $\beta_1^F = 1,2$ e $r_1^G = 0,7$, $\beta_1^G = 1,2$; espécie 2 $\mu_2 = 0,9$, $r_2^F = 0,8$, $\beta_2^F = 1$ e $r_2^G = 1,3$, $\beta_2^G = 1$.

Alterando a ligação entre os sítios para bipartida e remontando todas as condições dos parâmetros utilizadas nas simulações anteriores com conexão global, obtiveram-se alguns resultados relevantes. Outros resultados foram omitidos por não apresentarem diferença em relação ao já explicitado com as simulações anteriores.

Mantendo-se as condições do ponto de equilíbrio $(0,1)$, no qual a espécie 2 vence, no *cluster G* e no *cluster F* condição de coexistência, órbitas em que a espécie 1 é levada à extinção em todo o grid foram frequentes, sempre que se atribuía valores altos às taxas de migração das populações. No cenário oposto, quando as taxas de migração eram baixas, soluções de coexistência eram predominantes. À medida que a taxa intrínseca de reprodução da espécie 1 no *cluster F* variava até chegar o limite 4, as órbitas que representavam coexistência tornavam-se padrão. Revertendo o quadro de extinção total da espécie 1.

Se os valores das constantes são escolhidos de modo que no *cluster* 1 tenha as condições do ponto de equilíbrio $(1, 0)$ (espécie 1 vence) e no *cluster* 2 as condições do ponto $(0, 1)$ (espécie 2 vence), as órbitas obtidas descrevem coexistência das populações. As altas taxas de migração foram responsáveis por comportamentos mais estáveis da dinâmica, o que geram órbitas estáveis em regiões dos parâmetros onde soluções caóticas apareciam. Em comparação aos resultados obtidos com conexão global, a estabilidade das soluções foi mais presente com conexão bipartida.

A outra ligação entre sítios que foi considerada é a conexão ponderada, onde fator que indica a tendência de migração κ foi considerado menor que 1, especificamente $\kappa = 0,25$, o que indica uma propensão dos indivíduos a migrar mais para sítios de outros *cluster* do que para sítios do mesmo *cluster*.

Em comparação com as conexões apresentadas até então, a ligação entre sítios ponderada mostrou-se mais estável que as demais. Altas taxas de migração responderam por órbitas sempre mais estáveis corroborando os resultados até então obtidos. Além disso, algumas simulações para baixas taxas de migração também se mostraram estáveis com essa conexão. Órbitas assíncronas não foram detectadas nas simulações com as variações das constantes.

4.2.2 Sincronização Parcial

O estudo feito nas seções anteriores diz respeito ao comportamento das órbitas geradas pela dinâmica espacialmente estruturada, sempre comparando aos resultados já obtidos pela dinâmica local. Assim, analisou-se a estabilidade gerada pela introdução do espaço na dinâmica. Além disso, pode-se perceber que as soluções geradas eram representadas de forma igual por todos os sítios de cada *cluster*, sendo que clusters diferentes apresentavam variações diferentes. Isso representa a sincronização da metapopulação, onde os sítios oscilam de forma igual no decorrer do tempo.

Em alguns momentos das descrições anteriores, falou-se sobre assincronia conforme figura 4.5, nas simulações realizadas com as três conexões de sítios, possíveis padrões como os apresentados naquela figura foram os mais evidentes.

Na maioria dos casos, a assincronia restringia-se a taxas de migração baixas de ambas as espécies, ou, às vezes, de apenas uma delas. O contraponto desta situação ocorria em valores de μ_1 e μ_2 altos próximos de 1, onde as órbitas mostravam a sincronização parcial dos sítios (figura 4.10).

O número de parâmetros da dinâmica não nos permite exemplificar todos os resultados obtidos, pois o número de combinações geradas é gigante. Mas a figura 4.12 descreve um resumo das regiões de estabilidade do modelo para dois clusters. É possível notar que as conexões envolvendo todos os sítios, onde todos possuem algum grau de ligação, são mais propensas a sincronizar, do que o de um quadro onde há restrições nas conexões. As matrizes global e ponderada se mostraram mais estáveis do que a matriz bipartida.

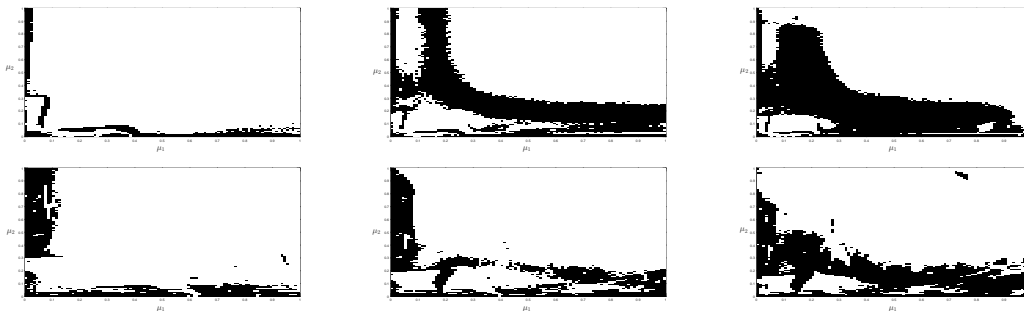


Figura 4.12: Regiões de Estabilidade de Sincronia. Nas colunas utilizou-se os parâmetros $\beta_1^F = \beta_1^G = 1$ e $\beta_2^F = \beta_2^G = 1.2$; $r_1^F = 3.2, r_1^G = 3.7$ e $r_2^F = 3.8, r_2^G = 3.3$: Coluna 1 Conexão Global, Coluna 2 Conexão bipartida, Coluna 3 Conexão Ponderada.

4.3 Conclusão

Através das simulações realizadas neste capítulo, pode-se perceber a riqueza do modelo local de competição, além de ser possível verificar as influências do espaço sobre a dinâmica metapopulacional heterogênea. A análise do modelo local mostrou as influências dos parâmetros dentro da dinâmica, sendo possível verificar que a taxa de competição reduz a região de estabilidade dos pontos de equilíbrio, e, por esse motivo, foram fixados os valores destas taxas. Desse modo, garantiu-se a análise de todas as regiões do modelo.

Os resultados obtidos revelaram uma grande influência da migração na estabilidade das órbitas do modelo, comparando-se sempre à dinâmica local. As conexões entre sítios utilizadas apresentaram uma redução na região de órbitas caóticas em comparação ao modelo de um único sítio, sendo a conexão ponderada a que mais mudou as soluções locais para órbitas cíclicas ou estáveis.

O modelo espacialmente estruturado não foi capaz de reverter a extinção das espécies, ao se considerar condições de competição em ambos os *clusters*. Sendo possível uma coexistência global, se as condições em um dos *clusters* forem de coexistência, ou uma competição cruzada, onde em um *cluster* vence a espécie 1 e no outro vence a espécie 2.

Em relação às taxas de migração, pode se perceber a influência destes parâmetros sobre a estabilidade das órbitas do modelo, em que altas taxas de migração foram responsáveis por órbitas mais estáveis e onde surgiram ciclos de períodos 2 e pontos de equilíbrio estáveis. As baixas taxas de migração geraram, além de órbitas menos estáveis, soluções assíncronas para o modelo. Isso pode informar que a baixa força de conexão entre os osciladores locais dificulta a sincronização dos sítios.

As soluções sincronizadas foram geradas na maioria das simulações, sendo a sincronização parcial a predominante. Só houve ajuste total das densidades dos sítios para condições de extinção, onde apenas uma das espécies era vencedora em todo habitat. Embora as taxa de reprodução fossem distintas de um *cluster* para outro, isso não afetou a sincronização total dos *clusters*.

Enfim, os resultados apresentados no capítulo 2 foram efetivos para acelerar os cálculos do número de Lyapunov, já que se pode simplificar o jacobiano do modelo para cada conexão utilizada nas aplicações. Isso reduziu o tempo de processamento dos dados, pois utilizaram-se somente os autovalores das matrizes de conexão restritas ao espaço transversal, permitindo, assim, uma separação no cálculo do número de Lyapunov, o qual pode ser feito por *cluster*. Assim, a dinâmica seria considerada sincronizada se o número de Lyapunov em cada *cluster* fosse menor que 1.

5 DINÂMICA HETEROGÊNEA PARA K ESPÉCIES EM η CLUSTERS.

Até agora, trabalhou-se com uma dinâmica de múltiplas espécies que dispõe de um ambiente heterogêneo, sendo que no modelo descrito no capítulo 2, o ambiente estava dividido em dois grupos de sítios com qualidades diferentes. Neste capítulo, foi considerado um habitat com mais de dois conjuntos de sítios com diferentes características, que podem influenciar o desenvolvimento das espécies.

O habitat de estudo continua sendo descrito com n sítios, os quais possuem condições favoráveis à reprodução e sobrevivência de cada espécie, sendo que agora estes serão distribuídos em η conjuntos de condições para propagação das diferentes espécies. Esses n sítios estarão conectados segundo uma topologia que descreverá as conexões dos lugares habitados. Os sítios serão povoados por k espécies, que podem ou não interagir.

Os η clusters serão rotulados por F_q , onde $q = 1, 2, \dots, \eta$. Será Representado a quantidade de sítios em cada cluster F_q por n_q , e, para isso, admitiu-se como auxílio as seguintes somas,

$$s_0 = 0, \quad s_q = \sum_{i=1}^q n_q, \quad q = 1, \dots, \eta. \quad (5.1)$$

sendo $s_\eta = n$. Estas constantes ajudarão na construção dos modelos local e espacial da metapopulação.

5.1 Dinâmica Local

Como dinâmica local, utilizou-se um modelo de múltiplas espécies que podem ou não interagir dependendo da função de crescimento para cada população. A quantidade de espécie, como já mencionado, será descrita por k . Essa quantidade não será alterada de um sítio para outro como forma de simplificação do modelo. A densidade de cada população l em cada sítio j será descrita por x_{lj}^t , o vetor $\mathbf{x}_j^t = (x_{1j}^t, x_{2j}^t, \dots, x_{kj}^t)$, onde j representa o sítio em que essa população se encontra, t passo de tempo do senso (ou contagem de indivíduos), descreverá as densidades de todas as espécies no sítio j no tempo t .

Cada espécie, como no modelo de 2 *clusters*, possuirá sua própria função de crescimento $f_{l,q}$, onde $l = 1, \dots, k$ e $q = 1, \dots, \eta$. Assim, a cada passo de tempo t a densidade da espécie l , em cada sítio j em cada *cluster* F_q , será atualizado segundo o sistema:

$$\begin{cases} x_{l,j}^{t+1} = f_{l,1}(\mathbf{x}_j^t), & j = s_0 + 1, \dots, s_1 & \text{e } l = 1, 2, \dots, k; \\ x_{l,j}^{t+1} = f_{l,2}(\mathbf{x}_j^t), & j = s_1 + 1, \dots, s_2 & \text{e } l = 1, 2, \dots, k; \\ \vdots & \vdots & \\ x_{l,j}^{t+1} = f_{l,\eta}(\mathbf{x}_j^t), & j = s_{\eta-1} + 1, \dots, s_\eta & \text{e } l = 1, 2, \dots, k; \end{cases} \quad (5.2)$$

Para a descrição do modelo espacialmente distribuído, utilizaram-se aplicações vetoriais para descrever a evolução de cada espécie em cada sítio de cada *cluster*. O que facilitou a explicitação dos resultados. O sistema

$$\mathbf{F}_1, \mathbf{F}_2, \dots, \mathbf{F}_\eta \quad : \quad \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k \quad (5.3)$$

$$\mathbf{F}_q(\mathbf{x}) = (f_{1,q}(\mathbf{x}), f_{2,q}(\mathbf{x}), \dots, f_{k,q}(\mathbf{x})), q = 1, \dots, \eta. \quad (5.4)$$

descreve a atualização das densidades de todas as espécies do tempo t ao tempo $t + 1$, onde $f_{l,q}(\mathbf{x})$ refere-se à dinâmica vital da espécie l , nos sítios do *cluster* F_q . Assim, a atualização por sítio de cada espécie pode ser descrito por

$$\begin{cases} \mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{F}_1(\mathbf{x}_j^t), & j = s_0 + 1, \dots, s_1 \\ \mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{F}_2(\mathbf{x}_j^t), & j = s_1 + 1, \dots, s_2 \\ \vdots & \vdots \\ \mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{F}_\eta(\mathbf{x}_j^t), & j = s_{\eta-1} + 1, \dots, s_\eta \end{cases} \quad (5.5)$$

5.2 Dinâmica de Migração

A migração entre sítios vizinhos será descrita por alguma topologia escolhida, sendo a movimentação dada conforme o modelo de dois *clusters*. A matriz M descreve a proporção de indivíduos que deixa cada sítio (fase de saída do sítio de origem), e a matriz de conexão entre sítios C é responsável pelas duas últimas fases da movimentação, traslado e chegada nos sítios de destino.

A matriz de movimentação M tem ordem $k \times k$ e, conforme já exemplificado no capítulo 3, será diagonal, onde suas entradas não nulas são as frações $\mu_l \in [0, 1]$, com $l = 1, \dots, k$. A matriz C de conexão entre sítios terá ordem $n \times n$, e será a mesma para todas as espécies, mantendo a hipótese de movimentação 100% bem sucedida, sem mortes neste processo.

Com essas hipóteses, tem-se que a fração de indivíduos da espécie l que sai do sítio j para o sítio i é dada por $c_{i,j}\mu_l x_{l,j}^t$. Assim, as equações que evoluem cada espécie l , em cada sítio i , de cada *cluster* q , são descritas por

$$\left\{ \begin{array}{l} x_{li}^{t+1} = (1 - \mu_l) f_{l,1}(\mathbf{x}_i^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \sum_{j=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{i,j} \mu_l f_{l,m}(\mathbf{x}_j^t), \quad l = 1, \dots, k, \quad s_0 \leq i \leq s_1; \\ x_{li}^{t+1} = (1 - \mu_l) f_{l,2}(\mathbf{x}_i^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \sum_{j=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{i,j} \mu_l f_{l,m}(\mathbf{x}_j^t), \quad l = 1, \dots, k, \quad s_1 + 1 \leq i \leq s_2; \\ \vdots \\ x_{li}^{t+1} = (1 - \mu_l) f_{l,\eta}(\mathbf{x}_i^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \sum_{j=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{i,j} \mu_l f_{l,m}(\mathbf{x}_j^t), \quad l = 1, \dots, k, \quad s_{\eta-1} + 1 \leq i \leq s_{\eta}; \end{array} \right. \quad (5.6)$$

e em cada sítio i as densidades de todas as populações são atualizadas segundo

$$\left\{ \begin{array}{l} \mathbf{x}_i^{t+1} = (1 - M) \mathbf{F}_1(\mathbf{x}_j^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \sum_{j=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{i,j} M \mathbf{F}_m(\mathbf{x}_j^t), \quad i = s_0 + 1, \dots, s_1 \\ \mathbf{x}_i^{t+1} = (1 - M) \mathbf{F}_2(\mathbf{x}_j^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \sum_{j=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{i,j} M \mathbf{F}_m(\mathbf{x}_j^t), \quad i = s_1 + 1, \dots, s_2 \\ \vdots \\ \mathbf{x}_i^{t+1} = (1 - M) \mathbf{F}_{\eta}(\mathbf{x}_j^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \sum_{j=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{i,j} M \mathbf{F}_m(\mathbf{x}_j^t), \quad i = s_{\eta-1} + 1, \dots, s_{\eta} \end{array} \right. \quad (5.7)$$

5.3 Estado de Sincronia

Passa-se à verificação do estado sincronizado, de modo a determinar uma condição de estabilidade para a solução sincronizada. Para a garantia do estado de sincronia, foram impostas duas hipóteses sobre a matriz de conexão, uma sobre a soma nas linhas em cada bloco e a outra em relação as somas nas colunas. Essas hipóteses permanecem neste modelo com η *clusters*, apenas alterando-se a quantidade de blocos que a matriz C é dividida. Com isso, as hipóteses sobre C se tornam,

$$C = \left[\begin{array}{c|c|c} \alpha_{11} & \cdots & \alpha_{1\eta} \\ \hline \vdots & \ddots & \vdots \\ \hline \alpha_{\eta 1} & \cdots & \alpha_{\eta\eta} \end{array} \right]. \quad (5.8)$$

para m e n em $\{1, \dots, \eta\}$, com

$$\sum_{r=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{ir} = \alpha_{mn}, \forall i \in \mathbb{N} \text{ tal que } s_{n-1} + 1 \leq i \leq s_n \quad (5.9)$$

E a restrição adicional sobre C , gerada para garantir a invariância do operador Jacobiano sobre o espaço transversal, é descrita por

$$C = \left[\begin{array}{c|c|c} \beta_{11} & \cdots & \beta_{1\eta} \\ \hline \vdots & \ddots & \vdots \\ \hline \beta_{\eta 1} & \cdots & \beta_{\eta\eta} \end{array} \right]. \quad (5.10)$$

para m e n em $\{1, 2, \dots, \eta\}$, com

$$\sum_{r=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{ri} = \beta_{mn}, \text{ tal que } s_{n-1} + 1 \leq i \leq s_n; \quad (5.11)$$

Onde a restrição (5.8) é referente a soma nas linhas de C e a restrição (5.10) é referente a soma nas colunas de C .

Assumindo, então, a sincronização do sistema (7.11) para $t \geq t_0$, segue

$$\left\{ \begin{array}{l} \mathbf{x}_1^t = \mathbf{x}_2^t = \dots = \mathbf{x}_{s_1}^t = y_1^t, \\ \mathbf{x}_{s_1+1}^t = \mathbf{x}_{s_1+2}^t = \dots = \mathbf{x}_{s_2}^t = y_2^t, \\ \vdots = \vdots = \vdots = \vdots = \vdots \\ \mathbf{x}_{s_{\eta-1}+1}^t = \mathbf{x}_{s_{\eta-1}+2}^t = \dots = \mathbf{x}_{s_\eta}^t = y_\eta^t. \end{array} \right. \quad (5.12)$$

Assim, $Y^t = (\overbrace{y_1^t, y_1^t, \dots, y_1^t}^{n_1}, \overbrace{y_2^t, y_2^t, \dots, y_2^t}^{n_2}, \dots, \overbrace{y_\eta^t, y_\eta^t, \dots, y_\eta^t}^{n_\eta})$, descreve a soluão sincronizada.

Aplicando Y^t no sistema (5.7), temos o seguinte sistema sincronizado,

$$\begin{cases} y_1^{t+1} = (1 - M)\mathbf{F}_1(y_1^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \sum_{l=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{jl} M \mathbf{F}_m(y_m^t), & j = s_0 + 1, \dots, s_1 \\ y_2^{t+1} = (1 - M)\mathbf{F}_2(y_2^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \sum_{l=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{jl} M \mathbf{F}_m(y_m^t), & j = s_1 + 1, \dots, s_2 \\ \vdots & \vdots \\ y_\eta^{t+1} = (1 - M)\mathbf{F}_\eta(y_\eta^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \sum_{l=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{jl} M \mathbf{F}_m(y_m^t), & j = s_{\eta-1} + 1, \dots, s_\eta \end{cases} \quad (5.13)$$

o que implica em

$$\begin{cases} y_1^{t+1} = (1 - M)\mathbf{F}_1(y_1^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \alpha_{1m} M \mathbf{F}_m(y_m^t), & j = s_0 + 1, \dots, s_1 \\ y_2^{t+1} = (1 - M)\mathbf{F}_2(y_2^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \alpha_{2m} M \mathbf{F}_m(y_m^t), & j = s_1 + 1, \dots, s_2 \\ \vdots & \vdots \\ y_\eta^{t+1} = (1 - M)\mathbf{F}_\eta(y_\eta^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \alpha_{\eta m} M \mathbf{F}_m(y_m^t), & j = s_{\eta-1} + 1, \dots, s_\eta \end{cases} \quad (5.14)$$

Para analisar a estabilidade do estado s3ncrono, deve-se expandir o sistema (5.14) de forma linear em s3rie de Taylor, o que leva  depend3ncia do jacobino (J) de (5.7) aplicado na soluão sincronizada Y^t . Para melhor determinarmos um crit3rio de estabilidade do estado s3ncrono sobre perturbaões, ser mostrada a invari4ncia de J sobre espao gerado pela soluão s3ncrona (S_k) e sobre espao transversal (S_k^\perp). Segue que,

$$J(Y^t) = [I_{nk} - \bar{M}(I_{nk} - \bar{C})] DP_{nk \times nk}(Y^t) \quad (5.15)$$

Definiao 5.1 *O subespao de sincronizaao parcial com formaao de η clusters, com tamanhos n_1, n_2, \dots, n_η , 3 denotado por $S_k \in \mathbb{R}^{nk}$, onde*

$$S = [(\overbrace{a_1, a_1, \dots, a_1}^{n_1}, \overbrace{a_2, a_2, \dots, a_2}^{n_2}, \dots, \overbrace{a_\eta, a_\eta, \dots, a_\eta}^{n_\eta}), \text{ com } a_l = (a_{l1}, a_{l2}, \dots, a_{lk}) \text{ e } a_{lj} \in \mathbb{R}] \quad (5.16)$$

Para melhor entender como ser descrito o espao de sincronia, ser considerado um exemplo simples.

Exemplo 5.1 Seja $n = 7$, o número de sítios no ambiente em questão, os quais serão divididos em 3 conjuntos, ou seja, $\eta = 3$. Cada sítio será habitado por 2 espécies ($k = 2$). As funções de iteração de cada sítio serão $\mathbf{F}_\tau = (f_\tau, g_\tau)$, $\tau = 1, 2, 3$. Onde f e g são as dinâmicas vitais das duas espécies.

Com isso, o vetor que representa os sítios no tempo t deste modelo, é dado por

$$X^t = (\mathbf{x}_1^t, \mathbf{x}_2^t, \mathbf{x}_3^t, \mathbf{x}_4^t, \mathbf{x}_5^t, \mathbf{x}_6^t, \mathbf{x}_7^t) \quad (5.17)$$

Sendo $Y^t = (x^t, x^t, x^t, y^t, y^t, z^t, z^t)$ a solução sincronizada, com $x^t = (a_1, a_2)$, $y^t = (b_1, b_2)$ e $z^t = (c_1, c_2)$. Segue então

$$Y^t = \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \\ a_1 \\ a_2 \\ a_1 \\ a_2 \\ b_1 \\ b_2 \\ b_1 \\ b_2 \\ c_1 \\ c_2 \\ c_1 \\ c_2 \end{bmatrix} = a_1 \underbrace{\begin{bmatrix} 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}}_{v_{11}} + a_2 \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}}_{v_{12}} + b_1 \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}}_{v_{21}} + b_2 \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}}_{v_{22}} + c_1 \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \end{bmatrix}}_{v_{31}} + c_2 \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix}}_{v_{32}} \left. \vphantom{\begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \\ a_1 \\ a_2 \\ a_1 \\ a_2 \\ b_1 \\ b_2 \\ b_1 \\ b_2 \\ c_1 \\ c_2 \\ c_1 \\ c_2 \end{bmatrix}} \right\} \begin{matrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \end{matrix}$$

onde $n_1 = 3$, $n_2 = 2$ e $n_3 = 2$.

Assim, uma base do espaço de sincronia para esse modelo é dado por:

$$B_{S_2} = (v_{11}, v_{12}, v_{21}, v_{22}, v_{31}, v_{32}).$$

Para chegar à base de S_k pode-se realizar as mesmas operações descritas no modelo anterior. Partindo da base de uma única espécie e operando através do produto de Kronecker. Assim, a base de S_1 é um conjunto de η vetores, logo se $v \in S_1$, segue que

$$v = \begin{bmatrix} a_1 \\ \vdots \\ a_1 \\ a_2 \\ \vdots \\ a_2 \\ \vdots \\ \vdots \\ a_\eta \\ \vdots \\ a_\eta \end{bmatrix} = a_1 \underbrace{\begin{bmatrix} 1 \\ \vdots \\ 1 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix}}_{v_1} + a_2 \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \\ \vdots \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix}}_{v_2} + \cdots + a_\eta \underbrace{\begin{bmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ \vdots \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \end{bmatrix}}_{v_\eta} \quad \left. \begin{array}{l} \left. \begin{array}{l} \left. \left. \right\} n_1 \\ \left. \left. \right\} n_2 \\ \left. \left. \right\} n - n_\eta - n_2 - n_1 \\ \left. \left. \right\} n_\eta \end{array} \right\} \right\} \quad (5.18)$$

Tomando a matriz $V = [v_1, v_2, \dots, v_\eta]_{n \times \eta}$, segue que o espaço coluna de V é igual ao espaço de sincronia parcial S_1 ($col(V) = S_1$). Fazendo, então, o produto de Kronecker de V por I_k , obtemos uma base para S_k . Assim, o espaço coluna da matriz $\mathbf{V} = V \otimes I_k$ é exatamente o espaço de sincronia parcial S_k . A base para S_k será descrita por $B_{S_k} = \{v_{ql}; q = 1, \dots, \eta \text{ e } l = 1, \dots, k\}$. A base do espaço transversal S_k^\perp pode ser descrita através do produto de Kronecker pelos vetores da base do espaço transversal S_1^\perp . Para exemplificar isso, vamos tomar o produto de um dos vetores ortogonais a $v_q \in V$, com $q = 1, \dots, \eta$.

$$v_q = \begin{bmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix} \implies \left\{ \begin{array}{c} \begin{bmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ -1 \\ 1 \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix} \\ \dots \\ \begin{bmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ -1 \\ 0 \\ \vdots \\ 1 \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix} \end{array} \right\} \quad (5.19)$$

$\underbrace{\hspace{10em}}_{w_1^q} \quad \underbrace{\hspace{10em}}_{w_{n_q-1}^q}$

Assim, a base do espaço transversal S_1^\perp é descrita por

$$W = \{w_1^1, \dots, w_{n_1-1}^1, \dots, w_1^q, \dots, w_{n_q-1}^q\}.$$

Para obter a base do espaço transversal S_k^\perp , opera-se da mesma forma que os casos acima explorados, multiplicando, através do produto de kronecker, a matriz cujas colunas são os vetores de W , pela matriz identidade de ordem k , chega-se ao seguinte conjunto de vetores $B_{S_k^\perp} = \{u_{jl}^q; q = 1, \dots, \eta, j = 1, \dots, n_q - 1, l = 1, \dots, k\}$.

Seja $\phi : \mathbb{N}^3 \rightarrow \mathbb{N}$, tal que,

$$\begin{array}{ll} u_{11}^1 & \rightarrow \phi(1, 1, 1) = 1 \\ u_{21}^1 & \rightarrow \phi(2, 1, 1) = 2 \\ \vdots & \vdots \\ u_{11}^2 & \rightarrow \phi(1, 1, 2) = k(s_{i-1} - 1) + k(j - 1) + l = k(n_1 - 1) + 1 \\ u_{21}^2 & \rightarrow \phi(2, 1, 2) = k(s_1 - 1) + 2 \\ \vdots & \vdots \end{array} \quad (5.20)$$

Chega-se, então, à seguinte equação para função de ordenação dos vetores da base de S_\perp

$$u_{lj}^i \rightarrow \phi(l, j, i) = \begin{cases} k(j-1) + l, & \text{se } i = 1; \\ k \sum_{r=1}^{i-1} (n_r - 1) + k(j-1) + l, & i \neq 1. \end{cases} \quad (5.21)$$

Lema 5.1 *Suponha que $C_{n \times n}$ satisfaça (5.8) e (5.10). Então S_1 e S_1^\perp são C -invariantes e existe uma base de \mathbb{R}^n , na qual C admite uma decomposição por blocos da forma $C = \hat{C} \oplus \tilde{C}$, onde*

$$\hat{C} = \left[\begin{array}{c|c|c} \alpha_{11} & \cdots & \alpha_{1\eta} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \hline \alpha_{\eta 1} & \cdots & \alpha_{\eta\eta} \end{array} \right]. \quad e \quad \tilde{C} = [a_{\tau, \phi(l, j)}] \quad (5.22)$$

onde os elementos $a_{\tau, \phi(l, j, i)}$ são descritos

$$\text{para } l = 1, \dots, k, \quad j = 1, \dots, n_i - 1$$

$$\begin{cases} a_{\tau, \phi(l, j, i)} = -c_{\tau+1, s_{i-1}+1} + c_{\tau, s_{i-1}+j+1}, & \tau = 1, \dots, s_1 - 1; \\ a_{\tau, \phi(l, j, i)} = -c_{\tau+2, s_{i-1}+1} + c_{\tau+2, s_{i-1}+j+1}, & \tau = s_1, \dots, s_2 - 2; \\ \vdots & \vdots \\ a_{\tau, \phi(l, j, i)} = -c_{\tau+\eta, s_{i-1}+1} + c_{\tau+\eta, s_{i-1}+j+1}, & \tau = s_{\eta-1} - (\eta - 2), \dots, s_\eta - \eta; \end{cases} \quad (5.23)$$

Demonstração: S_1 é C -invariante:

Seja $v_q \in B_{S_1}$

$$\bar{C}v_q = \begin{bmatrix} \sum_{\tau=s_{q-1}+1}^{s_q} c_{1\tau} \\ \vdots \\ \sum_{\tau=s_{q-1}+1}^{s_q} c_{1\tau} \\ \hline \sum_{\tau=s_{q-1}+1}^{s_q} c_{2\tau} \\ \vdots \\ \sum_{\tau=s_{q-1}+1}^{s_q} c_{2\tau} \\ \hline \vdots \\ \hline \sum_{\tau=s_{q-1}+1}^{s_q} c_{n\tau} \\ \vdots \\ \sum_{\tau=s_{q-1}+1}^{s_q} c_{n\tau} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \alpha_{1q} \\ \vdots \\ \alpha_{1q} \\ \hline \alpha_{2q} \\ \vdots \\ \alpha_{2q} \\ \hline \vdots \\ \hline \alpha_{nq} \\ \vdots \\ \alpha_{nq} \end{bmatrix} \Rightarrow$$

$$Cv_q = \alpha_{1q}v_1 + \alpha_{2q}v_2 + \dots + \alpha_{\eta q}v_\eta; \quad (5.24)$$

segue que Cv_q pertence a S_1 . Portanto, S_1 é C -invariante.

Sendo $B_{S_1^\perp} = \{u_j^q; q = 1, \dots, \eta, j = 1, \dots, n_q - 1\}$ a base de S_1^\perp .

Seja $u_j^q \in B_{S_1^\perp}$, temos que

$$Cu_j^q = \begin{aligned} & a_{1,\phi(l,j,i)}u_1^1 + a_{2,\phi(l,j,i)}u_2^1 + \dots + a_{(s_1-1),\phi(l,j,i)}u_{n_1-1}^1 \\ & + a_{s_1,\phi(j,l,i)}u_1^2 + \dots + a_{s_2-2,\phi(j,l,i)}u_{n_2-1}^2 \\ & \quad \vdots \\ & + a_{s_{\eta-1}(\eta-2),\phi(j,l,i)}u_1^\eta + \dots + a_{s_\eta-\eta,\phi(j,l,i)}u_{n_\eta-1}^\eta \end{aligned} \quad (5.25)$$

Cu_j^q gerará o seguinte sistema:

$$\left\{ \begin{array}{l}
-\sum_{\tau=1}^{s_1-1} a_{\tau,\phi(j,l,i)} = -c_{1,s_{i-1}+1} + c_{1,s_{i-1}+j+1} \\
a_{\tau,\phi(j,l,i)} = -c_{\tau,s_{i-1}+1} + c_{\tau,s_{i-1}+j+1}, \quad \tau = 1, \dots, s_1 - 1; \\
\vdots \\
-\sum_{\tau=s_{q-1}-(q-2)}^{s_q-q} a_{\tau,\phi(j,l,i)} = -c_{s_{q-1}+1,s_{i-1}+1} + c_{s_{q-1}+1,s_{i-1}+j+1} \\
a_{\tau,\phi(j,l,i)} = -c_{\tau+q,s_{i-1}+1} + c_{\tau+q,s_{i-1}+j+1}, \quad \tau = s_{q-1} - (q-2), \dots, s_q - q; \\
\vdots \\
-\sum_{\tau=s_{\eta-1}-(\eta-2)}^{s_{\eta}-\eta} a_{\tau,\phi(j,l,i)} = -c_{s_{\eta-1}+1,s_{i-1}+1} + c_{s_{\eta-1}+1,s_{i-1}+j+1} \\
a_{\tau,\phi(j,l,i)} = -c_{\tau+\eta,s_{i-1}+1} + c_{\tau+\eta,s_{i-1}+j+1}, \quad \tau = s_{\eta-1} - (\eta-2), \dots, s_{\eta} - \eta;
\end{array} \right. \quad (5.26)$$

$$\left\{ \begin{array}{l}
-\sum_{\tau=1}^{s_1-1} -c_{\tau,s_{i-1}+1} + c_{\tau,s_{i-1}+j+1} = -c_{1,s_{i-1}+1} + c_{1,s_{i-1}+j+1} \\
\vdots \\
-\sum_{\tau=s_{q-1}-(q-2)}^{s_q} -c_{\tau,s_{i-1}+1} + c_{\tau,s_{i-1}+j+1} = -c_{s_{q-1}+1,s_{i-1}+1} + c_{s_{q-1}+1,s_{i-1}+j+1} \\
\vdots \\
-\sum_{\tau=s_{\eta-1}-(\eta-2)}^{s_{\eta}-\eta} -c_{\tau+\eta,s_{i-1}+1} + c_{\tau+\eta,s_{i-1}+j+1} = -c_{s_{\eta-1}+1,s_{i-1}+1} + c_{s_{\eta-1}+1,s_{i-1}+j+1}
\end{array} \right.$$

$$\left\{ \begin{array}{l}
\sum_{\tau=1}^{s_1} c_{\tau,s_{i-1}+1} = \sum_{\tau=1}^{s_1} c_{\tau,s_{i-1}+j+1} = \beta_{1i} \\
\vdots \\
\sum_{\tau=s_{q-1}+1}^{s_q} c_{\tau,s_{i-1}+1} = \sum_{\tau=s_{q-1}+1}^{s_q} c_{\tau,s_{i-1}+j+1} = \beta_{qi} \\
\vdots \\
\sum_{\tau=s_{\eta-1}+1}^{s_{\eta}-\eta} c_{\tau+\eta,s_{i-1}+1} = \sum_{\tau=s_{\eta-1}+1}^{s_{\eta}-\eta} c_{\tau+\eta,s_{i-1}+j+1} = \beta_{\eta i}
\end{array} \right. \quad (5.27)$$

Segue de (5.27) que existem constantes $a_{\tau,\phi(j,l,i)}$, tais que C pode ser escrito como combinação dos vetores da base de $B_{S_1^\perp}$. O que implica a invariância de C sobre S_1^\perp

Sendo S_1^\perp o complemento ortogonal de S_1 , ambos são subespaços de \mathbb{R}^n , pelo teorema da decomposição ortogonal segue $\mathbb{R}^n = S_1 \oplus S_1^\perp$. Sendo assim, B_{S_1} e $B_{S_1^\perp}$ formam uma base para \mathbb{R}^n . Logo, pela invariância de C sobre S_1 e S_1^\perp , temos que

$[C]_B$, onde $B = B_{S_1} \cup B_{S_1^\perp}$, possui uma decomposição em blocos diagonal descrita por $[C]_B = [C]_{B_{S_1}} \oplus [C]_{B_{S_1^\perp}}$, onde $\hat{C} = [C]_{B_{S_1}}$ e $\tilde{C} = [C]_{B_{S_1^\perp}}$.

De (5.24)

$$\hat{C} = \left[\begin{array}{c|c|c} \alpha_{11} & \cdots & \alpha_{1\eta} \\ \hline \vdots & \ddots & \vdots \\ \hline \alpha_{\eta 1} & \cdots & \alpha_{\eta\eta} \end{array} \right]. \quad (5.28)$$

E de (5.26) segue que

para $l = 1, \dots, k$, $j = 1, \dots, n_i - 1$

$$\left\{ \begin{array}{l} a_{\tau, \phi(l, j, i)} = -c_{\tau+1, s_{i-1}+1} + c_{\tau, s_{i-1}+j+1}, \quad \tau = 1, \dots, s_1 - 1; \\ a_{\tau, \phi(l, j, i)} = -c_{\tau+2, s_{i-1}+1} + c_{\tau+2, s_{i-1}+j+1}, \quad \tau = s_1, \dots, s_2 - 2; \\ \vdots \\ a_{\tau, \phi(l, j, i)} = -c_{\tau+\eta, s_{i-1}+1} + c_{\tau+\eta, s_{i-1}+j+1}, \quad \tau = s_{\eta-1} - (\eta - 2), \dots, s_\eta - \eta; \end{array} \right. \quad (5.29)$$

■

Se C satisfaz as hipóteses do resultado acima e do *Lema (3.1)* descrito no capítulo anterior, segue que $\bar{C} = (\hat{C} \otimes I_k) \oplus (\tilde{C} \otimes I_k)$ onde \hat{C} e \tilde{C} são as matrizes descritas no *Lema 5.1*.

Teorema 5.1 *Sejam $\mathbf{F}_1, \mathbf{F}_2, \dots, \mathbf{F}_\eta : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k$, funções suaves e $C_{n \times n}$ a matriz de dispersão satisfazendo (5.8) e (5.10). Defina $\mathcal{F} : \mathbb{R}^{nk} \rightarrow \mathbb{R}^{nk}$ via $\mathcal{F}(X) = (I_{nk} - \bar{M})P(X) + \bar{C}\bar{M}P(X)$, onde $\bar{M} = I_n \otimes M = \text{diag}(\underbrace{M, M, \dots, M}_{n \text{ vezes}})$, $M = \text{diag}(\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_k)$, $\bar{C} = C \otimes I_k$ e $P(X) = P(\mathbf{x}_1, \mathbf{x}_2, \dots, \mathbf{x}_n) = (\mathbf{F}_1(\mathbf{x}_1), \dots, \mathbf{F}_1(\mathbf{x}_{s_1}), \mathbf{F}_2(\mathbf{x}_{s_1+1}), \dots, \mathbf{F}_2(\mathbf{x}_{s_2}), \dots, \mathbf{F}_\eta(\mathbf{x}_{s_\eta}))$, $\mathbf{x}_j \in \mathbb{R}^k$, $j = 1, 2, \dots, n$. Existe uma base B de \mathbb{R}^{nk} , da forma $B = B_{S_k} \cup B_{S_k^\perp}$, onde B_{S_k} e $B_{S_k^\perp}$ são bases apropriadas de S_k e S_k^\perp , respectivamente, tal que a matriz jacobiana $J(z) = D\mathcal{F}(z)$ calculada em um ponto $z = (\overbrace{y_1, y_1, \dots, y_1}^{n_1}, \overbrace{y_2, y_2, \dots, y_2}^{n_2}, \dots, \overbrace{y_\eta, y_\eta, \dots, y_\eta}^{n_\eta})$ admite uma decomposição por blocos da forma*

$$J(z) = [J(z)]_{B_{S_k}} \oplus [J(z)]_{B_{S_k^\perp}} \quad (5.30)$$

onde

$$[J(z)]_{B_{S_k}} = [I_{k\eta} - (I_\eta - \hat{C}) \otimes M] \text{diag}(J(\mathbf{F}_1), J(\mathbf{F}_2), \dots, J(\mathbf{F}_\eta)) \quad (5.31)$$

e

$$[J(z)]_{B_{S_k^\perp}} = [I_{k(n-\eta)} - (I_{n-\eta} - \tilde{C}) \otimes M] \text{diag}(\overbrace{\mathbf{F}_1, \dots, \mathbf{F}_1}^{n_1}, \overbrace{\mathbf{F}_2, \dots, \mathbf{F}_2}^{n_2}, \dots, \overbrace{\mathbf{F}_\eta, \dots, \mathbf{F}_\eta}^{n_\eta}) \quad (5.32)$$

onde \hat{C} e \tilde{C} são descritas no Lema 5.1.

Demonstração: Pelos resultados do Lema 3.1 e Lema 5.1 temos a invariância de \bar{C} sobre S_k e S_k^\perp . Falta-nos mostrar a invariância de $DP(z)$ sobre ambos subespaços.

Para tanto, aplica-se $DP(z)$ nos vetores da base de S_k ,

$$DP(z)v_{ql} = \left[\begin{array}{c} \vdots \\ 0 \\ \hline f_{1j}^q \\ f_{2j}^q \\ \vdots \\ f_{kj}^q \\ \vdots \\ \hline f_{1j}^q \\ f_{2j}^q \\ \vdots \\ f_{kj}^q \\ \hline 0 \\ \vdots \end{array} \right] \left. \vphantom{\begin{array}{c} \vdots \\ 0 \\ \hline f_{1j}^q \\ f_{2j}^q \\ \vdots \\ f_{kj}^q \\ \vdots \\ \hline f_{1j}^q \\ f_{2j}^q \\ \vdots \\ f_{kj}^q \\ \hline 0 \\ \vdots \end{array}} \right\} n_q = (f_{1j}^q v_{q,1} + f_{2j}^q v_{q,2} + \dots + f_{kj}^q v_{q,k}) \in S_k, \quad (5.33)$$

onde (f_{lj}^q) é a derivada da função f_l^q em relação à variável j .

O resultado acima implica $DP(z)$ invariante sobre S_k . Pelas assertivas demonstradas até então, segue que S_k é $J(z)$ -invariante.

Passamos a verificação de (5.32). Sejam $V_q = [v_{q,1}, v_{q,2}, \dots, v_{q,k}] = v_q \otimes I_k$ onde $[v_1, v_2, \dots, v_\eta]$ correspondem aos vetores da base de S_1 , além disso tem-se $v_q \otimes M = (I_n \otimes M)(v_q \otimes I_k) = (I_n \otimes M)V_q$.

$$\begin{aligned}
Jv_{q,j} &= [I_{nk} - (I_n - C) \otimes M]DPv_{q,j} \\
&= [I_{nk} - (I_n - C) \otimes M](f_{1j}^q v_{q,1} + f_{2j}^q v_{q,2} + \dots + f_{kj}^q v_{q,k})
\end{aligned} \tag{5.34}$$

onde

$$(f_{1j}^q v_{q,1} + f_{2j}^q v_{q,2} + \dots + f_{kj}^q v_{q,k}) = [v_{q,1} \quad v_{q,2} \quad \dots \quad v_{q,k}] \begin{bmatrix} f_{1j}^q \\ f_{2j}^q \\ \vdots \\ f_{kj}^q \end{bmatrix} = V_q \begin{bmatrix} f_{1j}^q \\ f_{2j}^q \\ \vdots \\ f_{kj}^q \end{bmatrix} \tag{5.35}$$

segue então, $\vec{f} = [f_{1j}^q \quad f_{2j}^q \quad \dots \quad f_{kj}^q]^T$

$$\begin{aligned}
Jv_j &= [(v_q \otimes I_k) - (I_n \otimes M)(v_q \otimes I_k) + (C \otimes M)(v_q \otimes I_k)] \vec{f} \\
&= [(v_q \otimes I_k) - (v_q \otimes M) + (Cv_q \otimes M)] \vec{f} \\
&= [(v_q \otimes I_k) - (v_q \otimes M) + ((\alpha_{1q}v_1 + \alpha_{2q}v_2 + \dots + \alpha_{\eta q}v_\eta) \otimes M)] \vec{f} \\
&= [(v_q \otimes I_k) - (1 - \alpha_{qq})(v_q \otimes M) + ((\alpha_{1q}v_1 + \alpha_{2q}v_2 + \dots + \alpha_{\eta q}v_\eta) \otimes M)] \vec{f} \\
&= [(v_q \otimes I_k) - (1 - \alpha_{qq})(I_n \otimes M)(v_q \otimes I_k) + (\alpha_{1q}(I_n \otimes M)(v_1 \otimes I_k) + \\
&\quad + \alpha_{2q}(I_n \otimes M)(v_2 \otimes I_k) + \dots + \alpha_{\eta q}(I_n \otimes M)(v_\eta \otimes I_k))] \vec{f}
\end{aligned} \tag{5.36}$$

É fácil ver que, ao aplicarmos aos outros vetores v_{q1}, \dots, v_{qk} , a diferença fica no vetor \vec{f} , o que formará $J(\mathbf{F}_q)$.

Assim, a matriz $[J]_{B_{S_k}}$ a partir do resultado acima, é dada por

$$[J]_{B_{S_k}} = \begin{bmatrix} [I - (1 - \alpha_{11})M]J(\mathbf{F}_1) & \alpha_{12}MJ(\mathbf{F}_2) & \dots & \alpha_{1\eta}MJ(\mathbf{F}_\eta) \\ \alpha_{21}MJ(\mathbf{F}_1) & [I - (1 - \alpha_{22})M]J(\mathbf{F}_2) & \dots & \alpha_{2\eta}MJ(\mathbf{F}_\eta) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \alpha_{\eta 1}MJ(\mathbf{F}_1) & \alpha_{\eta 2}MJ(\mathbf{F}_2) & \dots & [I - (1 - \alpha_{\eta\eta})M]J(\mathbf{F}_\eta) \end{bmatrix} \tag{5.37}$$

O que verifica \hat{C} e $[D(P(z))]_{B_{S_k}}$.

Passamos, então, à verificação de (5.32).

Aplicando $u_{l,j}^q$ no jacobiano do sistema, temos

$$Ju_{l,j}^q = [I_{nk} - (I_n - C) \otimes M]DPu_{l,j}^q \quad (5.38)$$

Segue que

$$DPu_{l,j}^q = [u_{1,j}^q \ \dots \ u_{k,j}^q] \vec{f}_j \quad (5.39)$$

onde $(u_j^q \otimes I_k) = [u_{1,j}^q \ \dots \ u_{k,j}^q]$;

Como já foi mostrado, temos que $(C \otimes I_k)(u_j^q \otimes I_k)$ é escrito como combinação linear dos vetores da base de $B_{S_k^\perp}$, logo no caso particular de $k = 1$ segue que Cu_j^q pode ser escrito como combinação da base $B_{S_1^\perp} = \{u_j^q; q = 1, \dots, \eta, j = 1, \dots, n_q - 1\}$, como descrito em (5.25).

Por $(C \otimes I_k)(u_j^q \otimes I_k) = Cu_j^q \otimes I_k$, denotando $u_j^q \otimes I_k = W_{qj}$, segue que

$$Cu_j^q \otimes I_k = \begin{pmatrix} a_{1,\phi(l,j,i)}u_1^1 + a_{2,\phi(l,j,i)}u_2^1 + \dots + a_{(s_1-1),\phi(l,j,i)}u_{n_1-1}^1 \\ + a_{s_1,\phi(j,l,i)}u_1^2 + \dots + a_{s_2-2,\phi(j,l,i)}u_{n_2-1}^2 + \\ \vdots \\ + a_{s_{\eta-1}(\eta-2),\phi(j,l,i)}u_1^\eta + \dots + a_{s_{\eta-\eta},\phi(j,l,i)}u_{n_\eta-1}^\eta \end{pmatrix} \otimes I_k \quad (5.40)$$

$$\begin{aligned} &= a_{1,\phi(l,j,i)}(u_1^1 \otimes I_k) + a_{2,\phi(l,j,i)}(u_2^1 \otimes I_k) + \dots + a_{(s_1-1),\phi(l,j,i)}(u_{n_1-1}^1 \otimes I_k) \\ &\quad + a_{s_1,\phi(j,l,i)}(u_1^2 \otimes I_k) + \dots + a_{s_2-2,\phi(j,l,i)}(u_{n_2-1}^2 \otimes I_k) + \\ &\quad \vdots \\ &\quad + a_{s_{\eta-1}(\eta-2),\phi(j,l,i)}(u_1^\eta \otimes I_k) + \dots + a_{s_{\eta-\eta},\phi(j,l,i)}(u_{n_\eta-1}^\eta \otimes I_k) \end{aligned} \quad (5.41)$$

$$\begin{aligned} &= a_{1,\phi(l,j,i)}W_{11} + a_{2,\phi(l,j,i)}W_{12} + \dots + a_{(s_1-1),\phi(l,j,i)}W_{1(n_1-1)} \\ &\quad + a_{s_1,\phi(j,l,i)}W_{21} + \dots + a_{s_2-2,\phi(j,l,i)}W_{2(n_2-1)} + \\ &\quad \vdots \\ &\quad + a_{s_{\eta-1}(\eta-2),\phi(j,l,i)}W_{\eta 1} + \dots + a_{s_{\eta-\eta},\phi(j,l,i)}W_{\eta(\eta-1)} \end{aligned} \quad (5.42)$$

■

Teorema 5.2 *Sejam $\mathbf{F}_1, \mathbf{F}_2, \dots, \mathbf{F}_\eta : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k$, funções suaves e $C_{n \times n}$ a matriz de dispersão satisfazendo (5.8) e (5.10). Considere o sistema dinâmico discreto que descreve a evolução temporal da metapopulação heterogênea*

$$X^{t+1} = \mathcal{F}(X^t) = (I_{nk} - \bar{M})P(X^t) + \bar{C}\bar{M}P(X^t), \quad t = 0, 1, 2, \dots \quad (5.48)$$

Seja A_{S_k} um atrator em S_k e ρ uma medida \mathcal{F} -invariante ergódica com suporte em A_{S_k} , então o número de Lyapunov transversal e paralelo de uma órbita sobre A_{S_k} são ρ -q.t.p. constante e são dadas, respectivamente, por

$$L_{\perp} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|[J]_{B_{S_k^{\perp}}}(z^{\tau-1})[J]_{B_{S_k^{\perp}}}(z^{\tau-2})\dots[J]_{B_{S_k^{\perp}}}(z^0)\|_{\tau}^{\frac{1}{\tau}} \quad (5.49)$$

e

$$L_{//} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|[J]_{B_{S_k}}(z^{\tau-1})[J]_{B_{S_k}}(z^{\tau-2})\dots[J]_{B_{S_k}}(z^0)\|_{\tau}^{\frac{1}{\tau}}. \quad (5.50)$$

A demonstração deste teorema segue de forma análoga ao teorema 3.2.

5.4 Conclusão

A construção do modelo metapopulacional para η *clusters* é dificultada pelo complexo trato algébrico que deve ser dado a ele. A construção da dinâmica passa pela visualização e descrição dos vetores da base do espaço de sincronização e seu complemento ortogonal, os quais, pela sua grande quantidade de divisões, tornam-se intratáveis geometricamente. Por isso, a base do modelo de 2 *clusters* foi fundamental, trazendo as bases necessárias para expansão da dinâmica.

Após as definições preliminares, foi possível provar os resultados gerais para um modelo metapopulacional heterogêneo com η *clusters* e k espécies. No qual as ferramentas para estudar o comportamento de órbitas de sincronização parcial (Teorema 5.2) foram descritas, além de verificar as suas estabilidades.

Além disso, verificou-se que a utilização do produto de Kronecker tem papel fundamental na expansão das matrizes de conexão, além de dar uma ideia das bases dos espaços vetoriais S_k e S_k^\perp .

Com essa generalização notou-se a complexidade que traz o modelo, sendo que, além dos parâmetros das dinâmicas locais, deve-se atentar aos parâmetros que descrevem a dinâmica espacialmente estruturada, devido ao grande número de subconjuntos de sítios envolvidos, o que gera um modelo mais complexo do ponto de vista do tratamento matemático e computacional.

6 SIMULAÇÕES NUMÉRICAS CASO $\eta = 3$

As simulações deste capítulo descrevem um habitat com heterogeneidade de *eta* conjuntos distintos (*clusters*). Durante o processo de obtenção dos resultados numéricos, observou-se que não houve diferenças em relação à quantidade de *clusters* no habitat para $\eta > 3$. Assim, decidiu-se apresentar somente os resultados referentes a dinâmica com 3 diferentes conjuntos de sítios. É fácil notar que, ao aumentarmos a heterogeneidade do ambiente, maior será a complexidade do modelo, já que para cada *cluster* há um mínimo de 8 parâmetros a serem ajustados.

As análises feitas seguiram o padrão já utilizado nas simulações dos capítulos anteriores, uma primeira abordagem feita com *clusters* de mesmo tamanho e depois uma comparação utilizando a variação na quantidade de sítios em cada conjunto. Nas duas formas verificou-se as influências das diferentes conexões sobre a dinâmica.

Para uma melhor identificação do modelo, utilizou-se a notação descrita na construção anterior, onde os três conjuntos de sítios são descritos por F_1 , F_2 e F_3 . A quantidade de sítios em cada conjunto é descrita por n_{F_1} para o *cluster* F_1 , n_{F_2} para o *cluster* F_2 e n_{F_3} para o *cluster* F_3 . A dinâmica local foi mantida como descrito em 5.2, sendo o sistema local que governa cada sítio em cada conjunto é dado por

$$\begin{cases} x^{t+1} &= x^t e^{r_1^{F_1}(1-x^t) - \beta_1^{F_1} y^t} \\ y^{t+1} &= y^t e^{r_2^{F_1}(1-y^t) - \beta_2^{F_1} x^t} \end{cases} \quad (6.1)$$

no *cluster* F_1 ,

$$\begin{cases} x^{t+1} &= x^t e^{r_1^{F_2}(1-x^t) - \beta_1^{F_2} y^t} \\ y^{t+1} &= y^t e^{r_2^{F_2}(1-y^t) - \beta_2^{F_2} x^t} \end{cases} \quad (6.2)$$

no *cluster* F_2 e

$$\begin{cases} x^{t+1} &= x^t e^{r_1^{F_3}(1-x^t) - \beta_1^{F_3} y^t} \\ y^{t+1} &= y^t e^{r_2^{F_3}(1-y^t) - \beta_2^{F_3} x^t} \end{cases} \quad (6.3)$$

no *cluster* F_3 .

Para gerar a heterogeneidade do meio, considerou-se a diferença pelas taxas intrínsecas de reprodução das espécies. Os parâmetros que indicam a taxa de competição foram mantidos constantes, com os mesmos valores utilizados nas simulações de 2 clusters, onde $\beta_1 = 1$ e $\beta_2 = 1,2$ em todos os sítios. As matrizes de conexão utilizadas nesta aplicação são global, bipartida e ponderada.

Para exemplificar as conexões entre sítios e a matriz jacobiana do modelo, com base nos resultados obtidos no caso geral, utilizou-se uma metapopulação heterogênea de $n = 10$ sítio, com $\eta = 3$ clusters e uma dinâmica local de competição entre duas espécies. Sendo C a matriz de conexão global, tem-se que suas entradas são da forma $c_{i,j} = 1/(n-1)$, para $i \neq j$, se $i = j$ $c_{i,j} = 0$. Assim, a matriz de conexão global é descrita por

$$C = \begin{bmatrix} 0 & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} \\ \frac{1}{9} & 0 & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} \\ \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & 0 & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} \\ \hline \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & 0 & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} \\ \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & 0 & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} \\ \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & 0 & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} \\ \hline \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & 0 & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} \\ \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & 0 & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} \\ \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & 0 & \frac{1}{9} \\ \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & \frac{1}{9} & 0 \end{bmatrix} \quad (6.4)$$

É fácil verificar que C satisfaz as condições do Lema 5.1, portanto o jacobiano do sistema para este exemplo pode ser descrito por

$$[J]_{B_{S_2}} = \text{diag}\left(\left(I - \left(\frac{n}{n-1}\right)M\right)DP_{F_1}, \dots, \left(I - \left(\frac{n}{n-1}\right)M\right)DP_{F_2}, \dots, \left(I - \left(\frac{n}{n-1}\right)M\right)DP_{F_3}\right); \quad (6.5)$$

onde se verifica a separação dessa matriz em três blocos dependentes das dinâmicas locais em cada cluster, o que leva ao seguinte processo para o cálculo do número de Lyapunov,

$$L_{\perp}(A1) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(I - (1 + \frac{1}{n-1})M)DP_{F_1}(z^{\tau-1})(I - (1 + \frac{1}{n-1})M)DP_{F_1}(z^{\tau-2})\dots \\ (I - (1 + \frac{1}{n-1})M)DP_{F_1}(z^0)\|^{\frac{1}{\tau}} \quad (6.6)$$

$$L_{\perp}(A2) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(I - (1 + \frac{1}{n-1})M)DP_{F_2}(z^{\tau-1})(I - (1 + \frac{1}{n-1})M)DP_{F_2}(z^{\tau-2})\dots \\ (I - (1 + \frac{1}{n-1})M)DP_{F_2}(z^0)\|^{\frac{1}{\tau}} \quad (6.7)$$

$$L_{\perp}(A3) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(I - (1 + \frac{1}{n-1})M)DP_{F_3}(z^{\tau-1})(I - (1 + \frac{1}{n-1})M)DP_{F_3}(z^{\tau-2})\dots \\ (I - (1 + \frac{1}{n-1})M)DP_{F_3}(z^0)\|^{\frac{1}{\tau}} \quad (6.8)$$

Assim, a sincronização parcial da dinâmica está relacionada com o ajuste em cada *cluster* separadamente. Portanto, é possível afirmar que a metapopulação está em sincronização, pelo menos parcial, se $L_{\perp} = \max\{L_{\perp}(F_1), L_{\perp}(F_2), L_{\perp}(F_3)\} < 1$, caso contrário a dinâmica é dita assíncrona. Esse resultado corroborará o obtido no capítulo três para o caso particular de 2 *clusters*.

Utilizando o mesmo exemplo descrito acima e a conexão entre sítios bipartida obtêm-se a seguinte matriz,

$$C = \left[\begin{array}{ccc|ccc|cccc} 0 & 0 & 0 & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} \\ \hline \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} \\ \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} \\ \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & 0 & 0 & 0 & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} & \frac{1}{6} \\ \hline \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & \frac{1}{8} & 0 & 0 & 0 & 0 \end{array} \right] \quad (6.9)$$

Ao aumentar em 1 a quantidade de conjuntos de sítios em relação ao modelo anterior, o número de blocos passa de 4 para 9, onde as entradas nulas da matriz de conexão referem-se à característica de não migração para sítios de um mesmo *cluster*.

Com o intuito de manter a característica de somas das colunas da matriz C igual a 1, deve-se considerar as entradas em cada *cluster* da forma $1/(\eta - 1)n_{F_i}$, com $i = 1, 2, 3$. Assim, as entradas referentes as ligações dos sítios do *cluster* 1 têm peso $1/(\eta - 1)n_1 = 1/6$, da mesma forma obtêm-se as demais entradas não nulas.

Novamente, a matriz C satisfaz as condições do Lema 5.1 e pode ser decomposta em 2 blocos, seguindo a construção destacada no referido Lema. Com isso $\tilde{C} = [0]$, assim o jacobiano do sistema com conexão bipartida é dado por

$$[J]_{B_{S_k^\perp}} = \left(\bigoplus_{\tau=1}^{s(n_{F_1})-1} [I - (I \otimes M)] DP_{F_1} \right) \oplus \quad (6.10)$$

$$\left(\bigoplus_{\tau=s(n_{F_1})}^{s(n_{F_2})-2} [I - (I \otimes M)] DP_{F_2} \right) \oplus \quad (6.11)$$

$$\left(\bigoplus_{\tau=s(n_{F_2})-1}^{s(n_{F_3})-3} [I - (I \otimes M)] DP_{F_3} \right) \quad (6.12)$$

e seguindo os passos descritos com a conexão global tem-se $L_\perp = \max\{L_\perp(F_1), L_\perp(F_2), L_\perp(F_3)\}$, e se $L_\perp < 1$ obtêm-se pelo menos sincronia parcial e se $L_\perp > 1$ o modelo é assíncrono.

A conexão Ponderada é uma variação da conexão global, onde todos os sítios estão conectados, mas a probabilidade de migração entre os sítios não é a mesma. Nesse modelo de conexão o parâmetro κ descreverá qual a tendência de migração na metapopulação, se $\kappa > 1$ tem-se uma migração mais intensa para sítios do mesmo *cluster*, já se $\kappa < 1$ gera-se uma migração maior para fora dos *clusters*. Para caracterizar esse tipo de comportamento, a matriz de conexão é descrita por

$$C = \left[\begin{array}{c|c|c} \frac{\kappa}{\kappa n_{F_1} + n_{F_2} + n_{F_3} - \kappa} & \frac{1}{n_{F_1} + \kappa n_{F_2} + n_{F_3} - \kappa} & \frac{1}{n_{F_1} + n_{F_2} + \kappa n_{F_3} - \kappa} \\ \hline \frac{1}{\kappa n_{F_1} + n_{F_2} + n_{F_3} - \kappa} & \frac{\kappa}{n_{F_1} + \kappa n_{F_2} + n_{F_3} - \kappa} & \frac{1}{n_{F_1} + n_{F_2} + \kappa n_{F_3} - \kappa} \\ \hline \frac{1}{\kappa n_{F_1} + n_{F_2} + n_{F_3} - \kappa} & \frac{\kappa}{n_{F_1} + \kappa n_{F_2} + n_{F_3} - \kappa} & \frac{1}{n_{F_1} + n_{F_2} + \kappa n_{F_3} - \kappa} \end{array} \right] \quad (6.13)$$

Cada bloco diagonal representa uma matriz quadrada de ordem igual ao número de sítios em cada *cluster*, gerando ao final um matriz $n \times n$.

O efeito de uma tendência migratória, descrito anteriormente, ocorre da mesma forma que no caso de dois *clusters*. Ao aplicar o Lema 3.1 sobre a matriz C , o bloco relativo ao subespaço transversal apresenta os seguintes conjunto de autovalores $\left\{ \overbrace{\frac{\kappa}{\kappa n_{F_1} + n_{F_2} + n_{F_3} - \kappa}}^{n_{F_1}}, \overbrace{\frac{\kappa}{n_{F_1} + \kappa n_{F_2} + n_{F_3} - \kappa}}^{n_{F_2}}, \overbrace{\frac{\kappa}{n_{F_1} + n_{F_2} + \kappa n_{F_3} - \kappa}}^{n_{F_3}} \right\}$. O jacobiano do sistema é semelhante ao descrito no caso de conexão global, sendo dado por

$$[J]_{B_{S_k^\perp}} = \left(\bigoplus_{\tau=1}^{A1-1} \left[I_k - \frac{\kappa}{\kappa n_{F_1} + n_{F_2} + n_{F_3} - \kappa} M \right] DP_{F_1}(x) \right) \oplus \quad (6.14)$$

$$\left(\bigoplus_{\tau=A1}^{s(A2)-1} \left[I_k - \frac{\kappa}{n_{F_1} + \kappa n_{F_2} + n_{F_3} - \kappa} M \right] DP_{F_2}(x) \right) \oplus \quad (6.15)$$

$$\left(\bigoplus_{\tau=s(A2)}^{n-2} \left[I_k - \frac{\kappa}{n_{F_1} + n_{F_2} + \kappa n_{F_3} - \kappa} M \right] DP_{F_3}(x) \right), \quad (6.16)$$

onde os blocos não nulos de $[J]_{B_{S_k^\perp}}$ são

$$A_{\tau,\tau} = \left[1 - \frac{\kappa}{\kappa n_{F_1} + n_{F_2} + n_{F_3} - \kappa} \mu_l \right] f_{l,j}^{F_1}, \quad \tau = 1, \dots, s(n_{F_1}) - 1 \quad (6.17)$$

$$A_{\tau,\tau} = \left[1 - \frac{\kappa}{n_{F_1} + \kappa n_{F_2} + n_{F_3} - \kappa} \mu_l \right] f_{l,j}^{F_2}, \quad \tau = s(n_{F_1}), \dots, s(n_{F_2}) - 2 \quad (6.18)$$

$$A_{\tau,\tau} = \left[1 - \frac{\kappa}{n_{F_1} + n_{F_2} + \kappa n_{F_3} - \kappa} \mu_l \right] f_{l,j}^{F_3}, \quad \tau = s(n_{F_2}), \dots, s(n_{F_3}) - 3; \quad (6.19)$$

onde $l, j = 1, \dots, k$. O número de Lyapunov transversal é calculado de forma semelhante ao descrito para conexão global, sendo possível descrever o comportamento de cada *cluster* separadamente.

6.1 Simulações Numéricas

As simulações para o modelo de 3 *clusters* foram realizadas com uma perturbação do estado de sincronia, o qual é gerado pelas equações do modelo sincronizado. Após essas operações, são realizadas mais 50000 iterações para gerar os resultados que foram apresentados. As consequências das simulações seguiram o mesmo roteiro já mostrado anteriormente: estudou-se primeiramente o ponto de equilíbrio de coexistência, logo após, o ponto de competição e, por fim, verificaram-se as interferências das variações do tamanho dos *clusters*.

Considerando as condições de p_4 (ponto de coexistência) em todos os *clusters*, obtiveram-se resultados semelhantes ao caso de $\eta = 2$, em que altas taxas de migração são responsáveis por uma maior estabilidade. O resultado inverso se dá sempre que as taxas de reprodução representem a mesma região de órbitas locais, ou seja, quando tem-se todos os valores de $r_i^{F_i}$ em uma mesma área de soluções (órbitas cíclicas ou caóticas). Nesse caso a estabilidade é maior para baixas taxas de migração, sendo que para altas taxas há um aumento da periodicidade ou surgimento de órbitas caóticas.

Considerando condições de estabilidade do ponto de equilíbrio para competição em todos os *clusters*, onde a espécie 2 vence (*Ponto* : $(0, 1)$), verificaram-se resultados semelhantes à dinâmica local. A adição do espaço, para o conjunto de parâmetros utilizados, não alterou os resultados já previstos para esse ponto de equilíbrio. Como isso, percebeu-se que esse ponto não é afetado pela inclusão do espaço. Obteve-se um padrão de sincronização total, onde a espécie 1 é extinta em todo habitat, enquanto a população 2 permanece estável em todos os sítios. Alterações no tamanho dos *clusters* também não foram suficientes para reverter o quadro de extinção da espécie 1.

Já, se são alteradas as condições de equilíbrio em um dos *clusters* para o ponto de coexistência, é possível reverter o quadro de extinção em todo o habitat (Figura

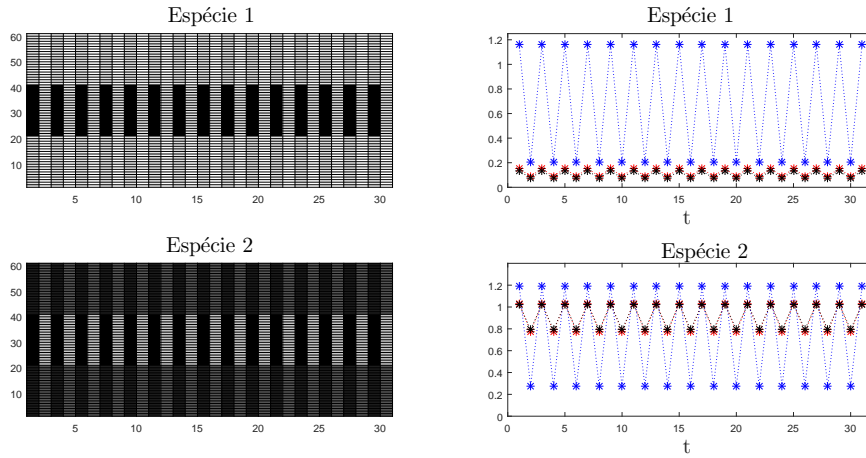


Figura 6.1: Rede Global: Gráficos Espaço-Tempo e séries temporais dos sítios 6(linha vermelha), 15(linha azul) e 25(linha preta) para as duas espécies com os seguintes parâmetros: $\mu_1 = 0, 2$; $r_{F_1}^1 = 0, 5$; $r_{F_2}^1 = 2, 7$; $r_{F_3}^1 = 0, 3$; $\mu_2 = 0, 2$; $r_{F_1}^2 = 1, 7$; $r_{F_2}^2 = 2, 4$; $r_{F_3}^2 = 1, 6$

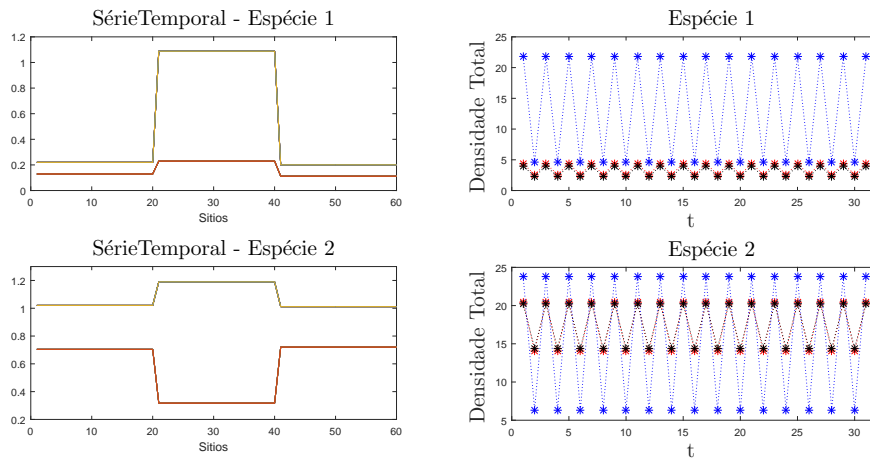


Figura 6.2: Rede Bipartida: Gráficos Espaço-Tempo e séries temporais dos sítios 6(linha vermelha), 15(linha azul) e 25(linha preta) para as duas espécies com os seguintes parâmetros: $\mu_1 = 0, 2$; $r_{F_1}^1 = 0, 5$; $r_{F_2}^1 = 2, 7$; $r_{F_3}^1 = 0, 3$; $\mu_2 = 0, 2$; $r_{F_1}^2 = 1, 7$; $r_{F_2}^2 = 2, 4$; $r_{F_3}^2 = 1, 6$.

6.1). Essa reversão foi visível para todas as conexões (Figura 6.2). Quando a espécie 1 não se movimenta, os padrões locais prevalecem, assim nos *clusters*, onde existem condições de competição, a espécie 1 é extinta. E onde as condições são de coexistência, ambas espécies sobrevivem, independente da conexão. O mesmo não ocorre quando se admite que a espécie 2 não se movimenta; nesse caso, ambas espécies sobrevivem no ambiente.

Como há três conjuntos de sítios com características diferentes, é possível admitir condições de extinção para uma espécie em um *cluster* (Ex: ponto (1,0)), enquanto em outro considerar que a outra espécie pode desaparecer (ponto (0,1)). Esse cenário será nomeado aqui como uma competição cruzada, onde em um dos *clusters* têm-se condições que levam a espécie 1 ser extinta, enquanto em outro leva a espécie 2. O conjunto de sítios que sobra é mantido com parâmetros do ponto (1,0) ou (0,1), dependendo da simulação ou verificação a ser feita. Percebeu-se, com isso, que essas condições garantem a coexistência de ambas as populações. Já que os *clusters* que possuem a espécie 1 vencedora fornecem indivíduos para os sítios onde esta seria extinta, o mesmo vale para outra espécie, o que garante a permanência de ambas populações. Como deve-se presumir pelos resultados obtidos, se uma das populações não possui capacidade de movimentação, esta será extinta no *cluster* onde isso é previsto, mas persiste nos demais. A outra espécie permanece em todo habitat, pois nos clusters, onde é vencedora, garante indivíduos para todos os sítios.

A dinâmica local apresenta 3 pontos de equilíbrios estáveis, pode-se então utilizá-los para uma simulação que garanta a presença dos mesmos. Assim, o *cluster* F_1 garante a coexistência, F_2 a espécie 1 vence e em F_3 é considerado condições do ponto (0,1). Com essa configuração, o modelo apresentou mais soluções de coexistência, indiferente da conexão utilizada. Ao tirar a capacidade de movimentação de uma das espécies foi possível verificar no habitat os 3 estados possíveis para dinâmica, sendo eles caos e assincronia, sincronização e extinção (Figura 6.3).

Aplicaram-se ao habitat algumas variações no tamanho dos *clusters*, com o intuito de analisar os efeitos sobre as órbitas geradas pela dinâmica. A atenção ficou restrita sobre as soluções caóticas e assíncronas. A comparação foi feita sempre em relação ao caso de divisão igual dos sítios entre os *clusters*, onde cada conjunto apresenta 20 sítios.

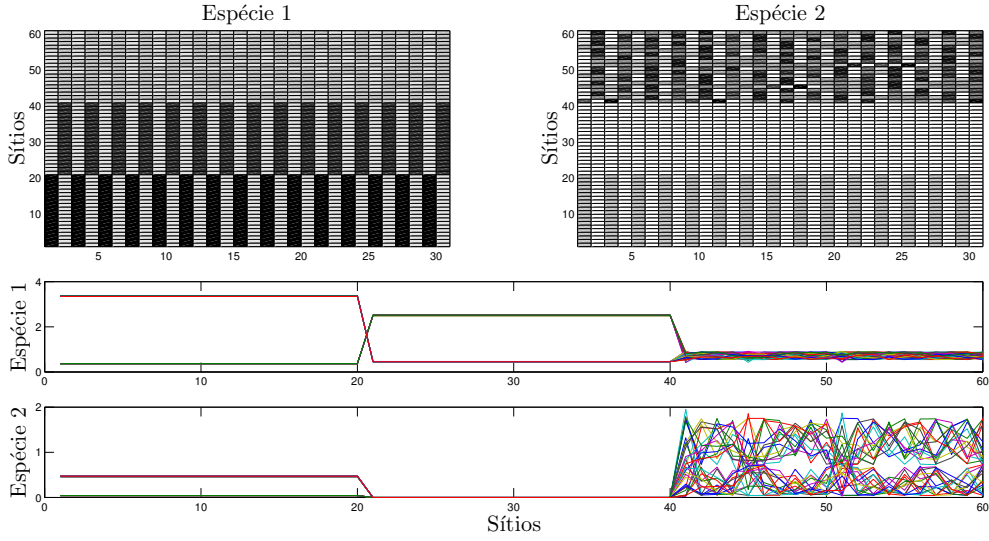


Figura 6.3: Rede Bipartida: Gráfico Espaço-Tempo e Densidade-Espaço $\mu_1 = 0, 2; r_{F_1}^1 = 3, 9; r_{F_2}^1 = 3, 5; r_{F_3}^1 = 0.7; \mu_2 = 0; r_{F_1}^2 = 3; r_{F_2}^2 = 0, 4; r_{F_3}^2 = 3.6$

Na região dos parâmetros responsáveis pela condição de coexistência, foram percebidas alterações com todas as conexões. Houve mudanças de periodicidade das órbitas, além da geração de soluções assíncronas. As conexões entre sítios não apresentaram diferenças nos resultados.

A condição de competição, quando analisada com *clusters* de mesmo tamanho, gera a extinção de uma das espécies. Esse resultado permaneceu inalterado quando variou-se o tamanho dos conjuntos de sítios. Ao atribuir a um dos *clusters* valores de parâmetros para coexistência, foi possível reverter a extinção nos *clusters* vizinhos, mas verificou-se que isso sofre influência da quantidade de sítios nesse conjunto. Se este *cluster* possui mais sítios que os demais, é mais fácil ocorrer soluções de coexistência. Agora se esse conjunto possui poucos sítios, a solução resultante é a extinção total da espécie.

A mudança do número de sítios em cada *cluster* apresentou resultados distintos quando utilizou-se competição cruzada. A alternância na quantidade de sítios em cada conjunto fez surgir extinção total da espécie 1, se o maior conjunto compreendia o ponto de equilíbrio $(0, 1)$, no qual a população 2 vence. O contrário também foi percebido, se a região onde se encontravam as condições do ponto $(1, 0)$ era a maior, permanecia a espécie 1 e a população 2 era extinta em todo habitat.

6.2 Sincronização

Como nosso objetivo era verificar a estabilidade de órbitas sincronizadas, o presente modelo foi de grande utilidade. Os resultados para 3 *clusters* reafirmaram os já obtidos nas simulações com 2 *clusters*. Para a dinâmica local e conexões entre sítios utilizadas, as soluções sincronizadas ocuparam quase todo espaço dos resultados encontrados. As assincronias existentes se restringiram a uma pequena região dos parâmetros, relacionadas fortemente à fração de indivíduos que migram entre os sítios (μ) e regiões caóticas para dinâmica local. Essas soluções apareciam sempre que uma das espécie possuía baixa ou nenhuma capacidade de movimentação ($\mu \approx 0$). Foi possível verificar o surgimento de novos *clusters*.

O cálculo do expoente de Lyapunov transversal, para as variações dos fatores de competição já apresentados, mostrou a variação de estabilidade para as possíveis conexões utilizadas (figura 6.4). As condições de estabilidade de p_3 (ponto de equilíbrio de competição $(0,1)$), mostraram uma grande semelhança na região de estabilidade entre as conexões utilizadas. Como no casos de 2 *clusters*, a conexão bipartida apresentou uma região maior de assincronia, devido à redução de ligação entre sítios descrita nesta conexão.

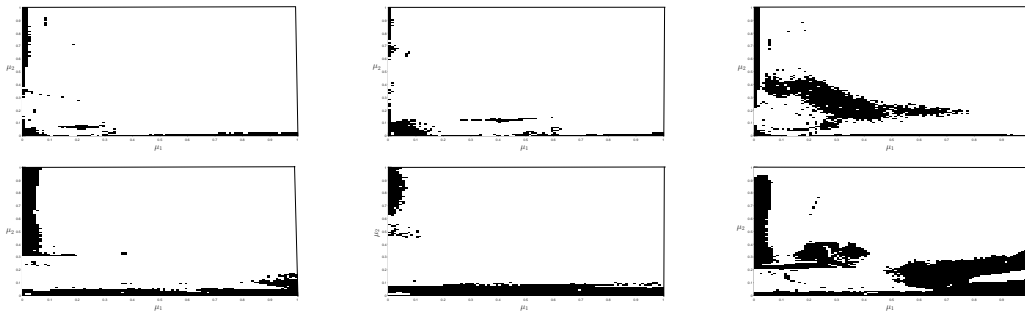


Figura 6.4: Regiões de Estabilidade de Sincronia. Cada coluna representa Conexão Global, Ponderada e Bipartida, respectivamente. Nas linhas utilizou-se os parâmetros: Linha 1 $\beta_1^A = \beta_1^B = \beta_1^C = 1$ e $\beta_2^A = \beta_2^B = \beta_2^C = 1, 2$; Linha 2 $\beta_1^A = \beta_1^B = \beta_1^C = 4, 5$ e $\beta_2^A = \beta_2^B = \beta_2^C = 1, 2$; Linha 3 $\beta_1^A = 4, 5$, $\beta_1^B = \beta_1^C = 1$ e $\beta_2^A = 1, 2$, $\beta_2^B = 3, 8$, $\beta_2^C = 1, 2$

As soluções sincronizadas encontradas durante as simulações destacaram a presença dos 3 *clusters* descritos inicialmente, não indicando uma sincronização total entre os sítios. O quadro de homogeneidade nas densidades dos locais habitados é gerado sempre que todos os *clusters* apresentam condições de competição. Assim, uma das

espécies permanece com densidade 1 em todos os sítios, enquanto a outra é extinta em todo habitat.

Foi possível perceber que a sincronização auxilia os efeitos de resgate, pois alterando-se um quadro de competição total para um de competição cruzada, aumenta-se a possibilidade de coexistência entre as espécies.

6.3 Conclusão

Buscou-se nessas simulações apresentar as características do modelo heterogêneo com formação de 3 *clusters*, utilizando a dinâmica local de competição. Pela vasta gama de possibilidades para os valores dos parâmetros que o modelo apresentou, não foi possível mostrar uma análise completa. Assim, foram escolhidos alguns conjuntos de parâmetros em que houve interesse para ilustrar as possibilidades da dinâmica.

O sistema metapopulacional, descrito aqui, apresentou uma grande semelhança com o caso de 2 *clusters*, no que diz respeito às órbitas sincronizadas. Percebeu-se que soluções localmente estáveis permanecem assim e órbitas caóticas mudam sua estabilidade, confirmando o que já havia sido relatado no caso anterior.

Com o aumento da quantidade de sítios e por consequência o crescimento no número de *clusters*, a quantidade de parâmetros cresce consideravelmente, o que traz ao modelo uma dificuldade a mais. Isso eleva as combinações possíveis e impossibilita uma verificação completa dos resultados.

No estudo das soluções sincronizadas, percebeu-se que o modelo de competição estudado gerou órbitas que em sua maioria foram estáveis. Houve poucas combinações de parâmetros que apresentaram instabilidade para essas soluções. As órbitas assíncronas ocorreram sempre que havia baixo fluxo de indivíduos entre os sítios, ou seja, quando μ_1 e μ_2 estavam próximos ou iguais a zero.

Os resultados numéricos deste capítulo possibilitaram concluir que o número de sítios e clusters não tem grandes influências nas soluções. Uma análise com os 60 sítios divididos igualmente ou uma análise com 120 sítios retratam os mesmos cenários.

O mesmo pode ser notado quando se aumentar o número de *cluster*, os resultados significativos não sofrem alterações.

7 MODELO HETEROGÊNEO COM CONEXÃO CONVEXA

Nos capítulos anteriores apresentou-se modelos metapopulacionais em ambiente heterogêneo com 2 e η *clusters*, dinâmicas que mostraram as influências da heterogeneidade do ambiente sobre as populações em cada sítio. Além disso, foi possível estudar critérios para sincronização de órbitas através do número de Lyapunov. Essas dinâmicas restringem a migração entre sítios a um número constante de indivíduos a cada passo de tempo. Por isso, neste capítulo, tem-se o intuito de melhorar a atividade migratória dos indivíduos, criando a cada passo de tempo caminhos diferentes para o deslocamento entre os sítios do habitat.

Estas alterações entre as conexões de sítios do habitat indicam a criação de *caminhos ecológicos*. Esses caminhos são novas ligações entre habitats fragmentados, muitas vezes gerados pelo avanço da urbanização ou catástrofes naturais.

Para descrever estes fatos matematicamente, utilizou-se uma combinação convexa entre matrizes de conexão. Em [2] essa combinação foi feita utilizando uma matriz de conexão global e outra local, considerando a ligação entre os dois sítios mais próximos. No presente trabalho, as matrizes foram escolhidas dentre as utilizadas nas aplicações anteriores. A combinação convexa é definida abaixo, e os passos para aplicação desta conexão ao modelo foram demonstrados ao longo do capítulo.

Definição 7.1 *Um conjunto $S \subset \mathbf{R}^n$ é convexo se para qualquer $x, y \in S$ e qualquer $\lambda \in [0, 1]$ temos $\lambda x + (1 - \lambda)y \in S$.*

Para que uma matriz de conexão entre sítios seja utilizada nos modelos apresentados até então, ela deve satisfazer as condições sobre somas de linhas e colunas. Essas hipóteses, já descritas nos capítulos anteriores, foram utilizadas em sua forma geral descrita por

$$C = \left[\begin{array}{c|c|c} \alpha_{11} & \cdots & \alpha_{1\eta} \\ \hline \vdots & \ddots & \vdots \\ \hline \alpha_{\eta 1} & \cdots & \alpha_{\eta\eta} \end{array} \right]. \quad (7.1)$$

para m e n em $\{1, \dots, \eta\}$, com

$$\sum_{r=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{ir} = \alpha_{mn}, \forall i \in \mathbb{N} \text{ tal que } s_{n-1} + 1 \leq i \leq s_n \quad (7.2)$$

E a restrição adicional gerada para garantir a invariância do operador Jacobiano sobre o espaço transversal, descrita por

$$C = \left[\begin{array}{c|c|c} \beta_{11} & \cdots & \beta_{1\eta} \\ \hline \vdots & \ddots & \vdots \\ \hline \beta_{\eta 1} & \cdots & \beta_{\eta\eta} \end{array} \right]. \quad (7.3)$$

para m e n em $\{1, 2, \dots, \eta\}$, com

$$\sum_{r=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{ri} = \beta_{mn}, \text{ tal que } s_{n-1} + 1 \leq i \leq s_n; \quad (7.4)$$

Proposição 1 *Sejam as matrizes C_1 e $C_2 \in \mathbf{R}^{n \times n}$, satisfazendo as condições 7.1 e 7.3, então a combinação convexa*

$$C = \lambda C_1 + (1 - \lambda) C_2 \quad (7.5)$$

também satisfaz 7.1 e 7.3.

Demonstração:

De fato, toma-se um valor fixo de $\lambda \in \mathbf{R}$ e C_1 e C_2 matrizes de conexão para uma dinâmica de η clusters. Assim, elas serão divididas em $\eta \times \eta$ blocos, cujas somas das linhas e colunas em cada um destes blocos é constante. Portanto, seja o bloco mn , onde as somas das linhas da matriz de conexão é α_{mn} e da matriz bipartida é β_{mn} tem-se então

$$\sum_{r=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{ir}^1 = \alpha_{mn}, \forall i \in \mathbb{N} \text{ tal que } s_{n-1} + 1 \leq i \leq s_n \quad (7.6)$$

$$\sum_{r=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{ir}^2 = \beta_{mn}, \forall i \in \mathbb{N} \text{ tal que } s_{n-1} + 1 \leq i \leq s_n \quad (7.7)$$

Pela equação 7.5 a nova matriz terá a seguinte soma em cada linha no respectivo bloco

$$\sum_{r=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{ir} = \sum_{r=s_{m-1}+1}^{s_m} \lambda c_{ir}^1 + \sum_{r=s_{m-1}+1}^{s_m} (1-\lambda) c_{ir}^2, \quad (7.8)$$

tal que $s_{n-1} + 1 \leq i \leq s_n$.

O que implica em

$$\begin{aligned} \sum_{r=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{ir} &= \lambda \sum_{r=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{ir}^1 + (1-\lambda) \sum_{r=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{ir}^2, \\ \sum_{r=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{ir} &= \lambda \alpha_{mn} + (1-\lambda) \beta_{mn}, \end{aligned}$$

tal que $s_{n-1} + 1 \leq i \leq s_n$.

Com isso, tem-se, para cada valor de λ , as somas em cada linha na nova matriz se manterá constante. A demonstração para soma das colunas segue de forma análoga. Conclui-se então que a matriz de conexão convexa satisfaz as condições 7.1 e 7.3. ■

Com a proposição acima garante-se que C :

1. satisfaz as condições do Lema 3.1, onde $\bar{C} = (\hat{C} \otimes I_k) \oplus (\tilde{C} \otimes I_k)$;
2. satisfaz o Teorema 5.1, o que implica decompor o jacobiano da dinâmica em blocos. Com isso é possível calcular os números de Lyapunov Paralelo e Transversal (Teorema 5.2).

Os resultados acima descrevem as condições sobre a matriz de conexão convexa C para cada valor fixo de λ . Sendo assim, é possível variar esta constante com o tempo, sem afetar as hipóteses de sincronização e a invariância da matriz C . Nesse

sentido, utilizou-se a conexão convexa como uma topologia dinâmica para o habitat, o que pode gerar caminhos diferentes a serem percorridos pelas populações descritas na dinâmica (geração de caminhos ecológicos).

Pela definição 7.1, para atualizar os valores das entradas da matriz de conexão convexa deve-se garantir que $\lambda_t \in [0, 1]$. Para tanto, utilizou-se a equação de recorrência Logística e desta forma, consegue-se gerar valores para o parâmetro da combinação convexa dentro do intervalo $[0, 1]$. A equação Logística é descrita por

$$\lambda_{t+1} = r\lambda_t(1 - \lambda_t) \quad (7.9)$$

Conforme o descrito em [35] e [34], esta equação possui um comportamento dependente do parâmetro r , para definir os possíveis valores de λ_t . A dinâmica apresenta um rico conjunto de estados, passando de pontos de equilíbrio estáveis, por órbitas cíclicas e caóticas, à medida que o valor de r evolui no intervalo $[0, 4]$. Pela figura (7.1), pode-se perceber que a evolução das órbitas da função $g(x) = rx(1 - x)$ ficam limitadas ao intervalo $[0, 1]$, o que garante o valor de $\lambda_t \in [0, 1]$, conforme definição 7.1. Pode-se, então, atualizar a matriz de conexão a cada passo de tempo por

$$C = \lambda_t C_1 + (1 - \lambda_t) C_2 \quad (7.10)$$

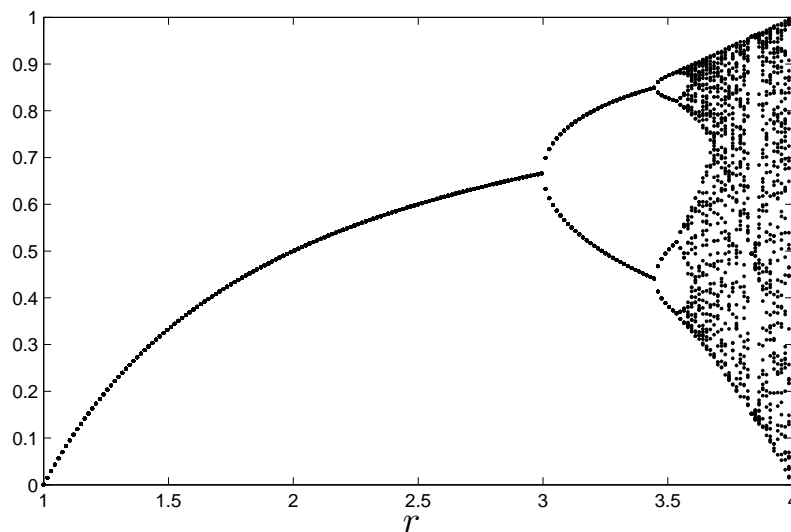


Figura 7.1: Gráfico de Bifurcação para função logística.

Ao analisar os comportamentos possíveis para os valores de λ_t , se é capaz de verificar o número de possíveis conexões entre sítios. Se $r < 3$ tem-se uma única solução para o parâmetro λ_t , o que gera uma matriz do tipo ponderada para o modelo. Agora se $r > 3$ começam a surgir ciclos periódicos para dinâmica logística e, portanto, pelo menos 2 matrizes distintas atuam no modelo à medida que o tempo passa. A partir deste ponto, pode-se, então, caracterizar-se a dinâmica com topologia variável, já que, a cada passo de tempo, haverá distintas densidades deslocando-se de um sítio para outro.

A partir disso, as simulações numéricas contemplaram valores do parâmetro $r > 3$. Para que fosse possível analisar os comportamentos das populações, à medida que varia-se a topologia do habitat.

7.1 Modelo Heterogêneo com conexão convexa

Para as aplicações a serem realizadas com esse novo tipo de conexão, utilizaram-se duas matrizes já conhecidas, as matrizes de conexão global e bipartida. Como descritos nos capítulos anteriores, a ligação global entre sítios gera uma migração igualitária, uma mesma fração de indivíduos migra para cada um dos sítios da vizinhança. Já a matriz bipartida descreve uma migração direcionada, onde os indivíduos migram somente para os sítios de outros *clusters*, não havendo uma migração interna no *cluster*.

Arsego [2] utilizou conexões local e global, apresentando uma grande variação na existência de ligações entre os sítios. Como as matrizes que identificam os caminhos possíveis entre sítios em nosso modelo são mais restritas, não se consegue uma variação tão ampla na relação entre os sítios do habitat. Mesmo assim, foi possível verificar o surgimento de caminhos novos à medida que o valor do parâmetro λ_t variava entre $[0, 1]$, onde $\lambda_t = 0$ representa o caso bipartido e $\lambda_t = 1$ conexão global.

A ordem dos eventos na dinâmica não se alterou para esta aplicação: primeiro ocorre uma fase de reprodução e, logo após, uma etapa de migração. A diferença, neste caso, dá-se apenas pela variação a cada passo de tempo da matriz de conexão. Assim, após a reprodução, o parâmetro λ_t é atualizado e uma nova matriz de migração é gerada

através da combinação convexa entre as matrizes global e bipartida. Assim, o sistema metapopulacional é descrito por

$$\left\{ \begin{array}{l} \mathbf{x}_i^{t+1} = (1 - M)\mathbf{F}_1(\mathbf{x}_j^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \sum_{j=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{i,j} M \mathbf{F}_m(\mathbf{x}_l^t), \quad i = s_0 + 1, \dots, s_1 \\ \mathbf{x}_i^{t+1} = (1 - M)\mathbf{F}_2(\mathbf{x}_j^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \sum_{j=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{i,j} M \mathbf{F}_m(\mathbf{x}_l^t), \quad i = s_1 + 1, \dots, s_2 \\ \vdots \\ \mathbf{x}_i^{t+1} = (1 - M)\mathbf{F}_\eta(\mathbf{x}_j^t) + \sum_{m=1}^{\eta} \sum_{j=s_{m-1}+1}^{s_m} c_{i,j} M \mathbf{F}_m(\mathbf{x}_l^t), \quad i = s_{\eta-1} + 1, \dots, s_\eta \\ \lambda_{t+1} = r\lambda_t(1 - \lambda_t) \\ C = \lambda_t C_G + (1 - \lambda_t) C_B \end{array} \right. \quad (7.11)$$

onde os elementos c_{ij} são atualizados pela combinação convexa.

Conforme já demonstrado na seção anterior, a matriz de conexão convexa pode ser decomposta em blocos. Sabendo-se que no caso global a decomposição gera um bloco transversal com autovalores $\tilde{C}_G = -\frac{1}{n-1}I$, e para o caso bipartido, um bloco de autovalores $\tilde{C}_B = [0]$. Com isso, a restrição da matriz convexa ao espaço S^\perp é dada por

$$\tilde{C} = \lambda_t \tilde{C}_G + (1 - \lambda_t) \tilde{C}_B \quad (7.12)$$

$$\tilde{C} = \lambda_t \left(-\frac{1}{n-1} \right) I = -\frac{\lambda_t}{n-1} I \quad (7.13)$$

Substituindo \tilde{C} na equação 3.45 do Teorema 3.1 tem-se o seguinte jacobiano para o espaço transversal

$$[J]_{B_{S_k^\perp}} = \left[I_{k(n-\eta)} - \left(I_{n-\eta} - \left(-\frac{\lambda_t}{n-1} I_{n-\eta} \right) \right) \otimes M \right] DP \quad (7.14)$$

Pode-se perceber que $[J]_{B_{S_k^\perp}}$ apresenta n_i blocos iguais a

$$A_i = \left[I - \left(1 - \left(-\frac{\lambda_t}{n-1} \right) \right) M \right] DF_i(x), \text{ onde } i = 1, \dots, \eta. \text{ Assim}$$

$$[J]_{B_{S_k^\perp}} = \left(\bigoplus_{\tau=1}^{n_1-1} \left[I - \left(1 - \left(-\frac{\lambda_t}{n-1} \right) \right) M \right] DF_1(x) \right) \oplus \quad (7.15)$$

$$\dots \oplus \left(\bigoplus_{\tau=s(n-1)}^{n-\eta} \left[I - \left(1 - \left(-\frac{\lambda_t}{n-1} \right) \right) M \right] DF_\eta(x) \right). \quad (7.16)$$

Pelo produto de matrizes, o cálculo do número de Lyapunov Transversal pode ser descrito decompondo o produto de matrizes em η blocos, gerando um método mais simples para o cálculo do número de Lyapunov. Esses blocos são descritos para qualquer $i = 1, \dots, \eta$ como

$$L_\perp^{\mathbf{F}_i} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|A_i(z^{\tau-1})A_i(z^{\tau-2})\dots A_i(z^0)\|^\frac{1}{\tau}, \quad (7.17)$$

$$\text{Assim } L_\perp = \max\{L_\perp^{\mathbf{F}_1}, L_\perp^{\mathbf{F}_2}, \dots, L_\perp^{\mathbf{F}_\eta}\}$$

7.2 Simulações Numéricas

Para as simulações com conexão convexa, utilizou-se um habitat de 60 sítios divididos em 3 *clusters*. Como os resultados apresentados até então não mostraram grandes diferenças, optou-se por apresentar somente este caso específico. A dinâmica local utilizada, responsável pela fase de reação das espécies envolvidas no modelo, manteve-se conforme já descrito nas simulações anteriores; as equações de competição discretas Lotka-Volterra. Esse sistema apresenta 4 pontos de equilíbrio, como já discutido anteriormente, extinção das duas espécies, espécie 1 sobrevive (1,0), espécie 2 sobrevive (0,1) e ambas coexistem.

A heterogeneidade do habitat se deu seguindo os passos já destacados nas simulações anteriores. As taxas de crescimento ($r_i, i = 1, 2$) de cada espécie foram tomadas com valores distintos de um *cluster* para outro, sendo que a taxa de competição manteve-se em um único valor para todo habitat, diferindo somente entre espécies. Com isso, reduz-se o número de parâmetros a serem escolhidos.

Como uma primeira abordagem, para as simulações, utilizaram-se os valores dos parâmetros de modo que $2 > r_i^{F_j} > \beta_i$, onde $i = 1, 2$ e $j = 1, 2, 3$, isso corresponde a

condições do ponto de equilíbrio de coexistência estável na dinâmica local. Os resultados descritos até então com matrizes de conexão constante, mostraram que a migração não alterou os resultados da dinâmica local, ou seja, na região de equilíbrio estável não houve alterações. Quando utilizada a combinação convexa de matrizes, a dinâmica apresentou uma mudança de equilíbrio das órbitas que era localmente estável(7.2). As soluções, geradas nas simulações, indicaram um comportamento caótico, evidenciando a perda total de estabilidade. Essa alteração está diretamente ligada à migração dinâmica gerada nesta aplicação. Esse fenômeno indica um comportamento tipo Turing, onde a difusão simples causa alterações no comportamento de soluções inicialmente estáveis.

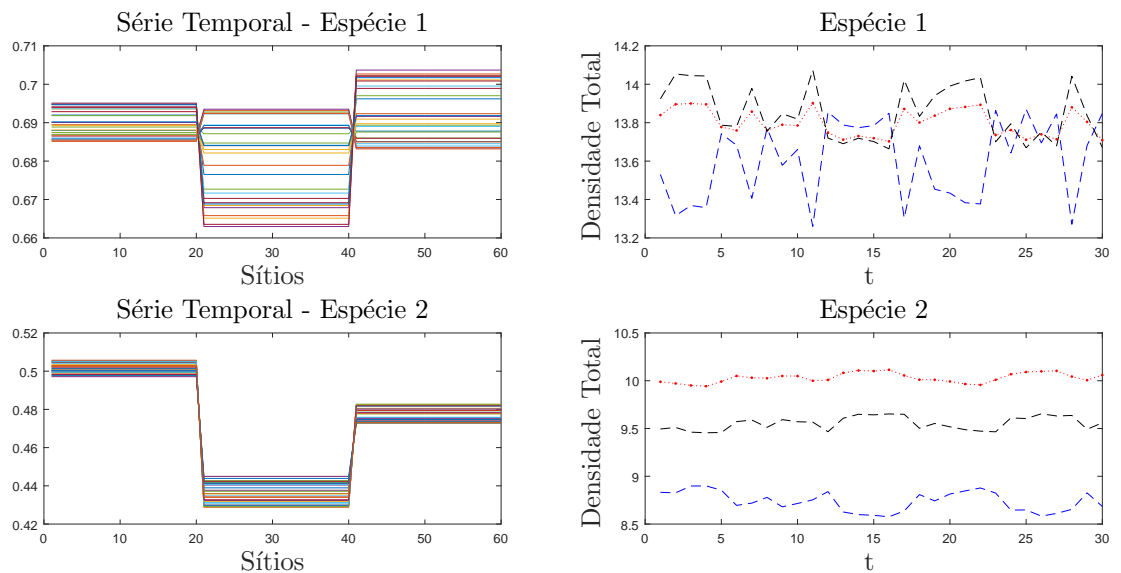


Figura 7.2: Série temporal das espécies 1 e 2, seguidos das densidades totais em cada *cluster*. Os parâmetros utilizados foram $\mu_1 = 0,9$; $r_1^{F_1} = 1,5$; $r_1^{F_2} = 1,7$; $r_1^{F_3} = 1,3$; $\mu_2 = 0,2$; $r_2^{F_1} = 1,7$; $r_2^{F_2} = 1,4$; $r_2^{F_3} = 1,6$

Tal comportamento foi verificado para valores do parâmetro $r > 3$ na equação logística. Nesta região, os valores gerados para λ_t são periódicos e caóticos, o que se reflete na dinâmica espacialmente distribuída, devido às mudanças sofridas na matriz C . Para $3 < r < 3,88$, somente as altas taxas de fluxo de indivíduos geram alterações nas órbitas da dinâmica. Para os demais valores, o comportamento das soluções não se alteram em relação à dinâmica local da metapopulação. O comportamento caótico se afirma ao tomar $\lambda_t > 3,88$. A partir desse ponto, as órbitas do modelo não apresentam um conjunto de parâmetros que gerem soluções estáveis.

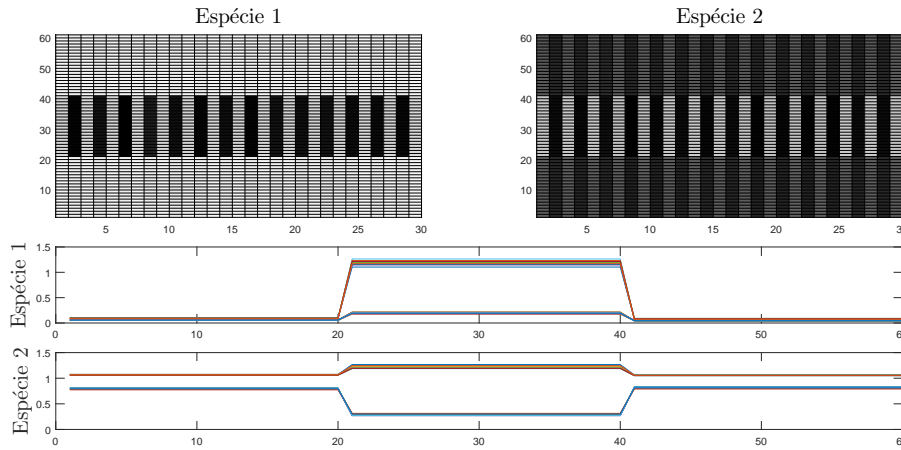


Figura 7.3: Série Espaço x temporal e Série temporal das espécies 1 e 2. Os parâmetros utilizados foram $\mu_1 = 0, 1; r_1^{F_1} = 0, 5; r_1^{F_2} = 2, 7; r_1^{F_3} = 0, 3; \mu_2 = 0, 2; r_2^{F_1} = 1, 7; r_2^{F_2} = 2, 4; r_2^{F_3} = 1.6$

Ao passar a região de equilíbrio e entrar na região de ciclos periódicos para dinâmica local, o comportamento desestabilizante permanece. Sendo que próximo as soluções periódicas, da dinâmica local, surgem atratores caóticos (Figura 7.3).

Na região de competição, atribuíram-se valores dos parâmetros para esta condição em todos os *clusters*, de modo que a mesma espécie vença em todos os *clusters*. Nesse caso, a conexão dependente do tempo não altera as soluções locais e mantém a solução (0,1) ou (1,0). Já se, em ao menos um dos *clusters* são mantidas condições de coexistência, há a possibilidade de coexistência global. Isso ocorre sempre quando a população, que está em extinção, tiver baixa capacidade de migração ou quando a taxa de reprodução dessa população estiver acima de 2, ou seja, dentro da região de ciclos periódicos podendo evoluir até o caos.

Aumentando os valores das taxas de crescimento das espécies dentro da região de competição, os resultados não mudam; mas vale destacar que as soluções estáveis não ocorrem, pois a migração dependente do tempo gera apenas órbitas caóticas.

7.3 Sincronização Parcial

As simulações feitas até agora descreveram alterações no comportamento qualitativo das órbitas do modelo. Grande parte das soluções que antes eram estáveis

passaram a ser caóticas, quando submetidas a uma migração dinâmica. Além dessa análise de solução, foram feitas verificações dos efeitos da conexão convexa sobre a sincronização dos sítios do habitat.

As matrizes combinadas para gerar este tipo de conexão, apresentaram comportamentos distintos nas simulações discutidas anteriormente. A matriz global se mostrou mais propensa a gerar órbitas síncronas do que a matriz bipartida. Esta última foi responsável por uma maior região de parâmetros que geraram assincronia no modelo.

A combinação destas duas matrizes gerou um ambiente mais neutro em relação à sincronia dos sítios, ou seja, houve poucas combinações de parâmetros gerando órbitas assíncronas sendo que a maioria destes ocorre na região de caos para o equilíbrio de coexistência.

Para combinações das taxas de reprodução, contemplando os pontos de coexistência e extinção de uma das espécies, as soluções se restringiram a valores das taxas de reprodução muito próximas ou iguais a zero. Nas demais combinações, as órbitas síncronas foram predominantes.

Mudanças no tamanho dos *clusters* foram capazes de alterar o comportamento das órbitas. Algumas soluções, que em ambiente de sítios igualmente distribuídos eram sincronizadas, passam a dessincronizar pela ampliação de um determinado *cluster*. Esse resultado só é percebido para taxas de reprodução dentro da região de caos local.

7.4 Conclusão

Este capítulo apresentou a aplicação de uma matriz de migração dependente do tempo. Para isso, construiu-se uma combinação convexa de matrizes, onde os elementos dessa combinação foram escolhidos dentre os exemplos apresentados nos capítulos 4 e 6, matrizes que satisfizessem as condições 7.1 e 7.3. Assim, a construção supriu as hipóteses dos resultados descritos para a análise dos estados de sincronia do sistema metapopulacional heterogêneo apresentado. A análise de uma dinâmica com migração dependente do tempo tem grande relevância para estudo de populações, já que traz um passo a mais na aproximação da realidade. Este tipo de dinâmica descreve uma possibilidade de escolha

do destino para os indivíduos. A dinâmica mostra os “caminhos ecológicos”, que surgem como auxílio na conservação biológica.

Como uma aplicação para este modelo dependente do tempo, utilizou-se a dinâmica local de competição entre duas espécies, com taxa de migração constante. Os resultados mostraram um grande efeito gerado pelo fluxo de indivíduos. As soluções da dinâmica local referentes à coexistência das espécies mudaram de estabilidade passando de estáveis para caóticas. Essa alteração ocorreu devido à alta variação nas conexões entre os sítios do habitat. A utilização do parâmetro $r = 4$ para equação logística gera uma órbita caótica para os valores de λ_t , o que implica uma grande mudança nos valores das conexões entre os sítios. Essas mudanças indicam um aumento ou redução de fluxo de um sítio para o outro, às vezes, criando caminhos para outros locais habitáveis. Tais alterações geraram, a cada passo de tempo, uma nova solução sincronizada implicando em órbitas caóticas para regiões dos parâmetros que antes eram estáveis.

O mesmo não ocorre para os parâmetros do sistema que geram soluções onde uma das espécies vence. Para essas simulações, foram possíveis detectar órbitas semelhantes aos modelos já apresentados, sempre que o ponto de equilíbrio em todos os *clusters* era $(0, 1)$ ou $(1, 0)$, ou seja, todos os sítios apresentavam densidade $(0, 1)$ ou $(1, 0)$, gerando uma sincronização total. Ao mudar o ponto de equilíbrio em um dos clusters, os resultados voltam a apresentar órbitas sincronizadas de forma caótica.

A construção desse modelo se mostrou promissor a novas aplicações, e de simples implementação. A única restrição está em construir matrizes representantes da topologia do habitat, de maneira que as mesmas satisfaçam as condições sobre linhas e colunas descritas nos resultados para a metapopulação heterogênea.

Referências Bibliográficas

- [1] Alligood, K. T., Sauer, T. D., Yorke, J. A. *Chaos: An Introduction to Dynamical Systems*. Springer, 1996.
- [2] Arsego S., *Análise da Sincronização de uma Metapopulação com Acoplamento por Combinação Convexa*. 2010. 120f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.
- [3] Ayala, F. J., Gilpin, M. E., Ehrenfeld, J. G. Competition Between Species: Theoretical Models and Experimental Tests, *Theoretical Population Biology*, vol. 4, 331-356, 1973.
- [4] Balaraman, G. S., Ananthkrishnan, N. Synchronization A Heuristic Approach, *Resonance*, vol. 10, 15-25, 2005.
- [5] Boccaletti, S., Kurths, J., Osipov, G., Valladares, P. L., Zhou, C. S. The Synchronization of Chaotic Systems, *Physics Reports*, vol. 366, 1-101, 2002.
- [6] Brown, J. H., Kodric-Brown, A., Turnover rates in Insular Biogeography: Effect of Immigration on Extinction, *Ecology*, vol. 58, 445-449, 1977.
- [7] Comins, H. N., M. P. Hassell, and R. M. May. The Spatial Dynamics of Host-Parasitoid Systems. *Journal of Animal Ecology*, 735-748, 1992.
- [8] Doebeli, M. Dispersal and dynamics. *Theoretical population biology*, v. 47, n. 1, p. 82-106, 1995.
- [9] Earn, D. J. D., Levin, S. A., Rohani, P. Coherence and Conservation, *Science*, vol. 290, 1360-1364, 2000.
- [10] Eckmann, J. P., and Ruelle, D. Ergodic theory of chaos and strange attractors. *Reviews of Modern Physics*, vol. 57, 617-656, 1985.
- [11] Gaggiotti, O. E., Hanski., I. Genetics and Evolution of Metapopulation. *Ecology, Academic Press*, volume 1, chapter 1, pages 3-22, 2004.

- [12] Gong, Y. W., Song, Y. R. and Jiang, G. P. . Epidemic spreading in metapopulation networks with heterogeneous infection rates. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 416, 208-218, 2014.
- [13] Gyllenberg, M, Soderbacka, G, Ericsson, S. Does migration stabilize local population dynamics? Analysis of a discrete metapopulation model. *Mathematical Biosciences*, v. 118, n. 1, p. 25-49, 1993.
- [14] Hanski, I., Gilpin, M. Metapopulation Dynamics: brief history and conceptual domain, *Biological Journal of the Linnean Society*, ed. 42, 3-16, 1991.
- [15] Hanski, I. Single-Species Metapopulation dynamics: concepts, models and observations, *Biological Journal of the Linnean Society*, ed. 42, 17-38, 1991.
- [16] Hanski, I., Woiwod, I. P. Spatial Synchrony in the Dynamics of Moth and Aphid Populations, *Journal of Animal Ecology*, vol. 62, 656-668, 1993.
- [17] Hasler, M., Maistrenko, Y. L. An Introduction to the Synchronization of Chaotic Systems: Coupled Skew Tent Maps, *IEEE Transactions on Circuits and Systems I: Fundamental Theory and Applications*, vol. 44, 856-886, 2002.
- [18] Hassel, M. P., Comins, H. N., May, M. R. Spatial Structure and Chaos in Insect Population Dynamics, *Nature*, vol. 353, 255-258, 1991.
- [19] Hastings, A. Structure Models of Metapopulation Dynamics, *Biological Journal of the Linnean Society*, ed. 42, 57-71, 1991.
- [20] Hastings, A. Complex Interaction Between Dispersal and Dynamics: Lessons from Coupled Logistic Equation, *Ecology*, vol. 74, 1362-1372, 1993.
- [21] Heino, M., Kaitala, V., Ranta, E., Lindström, J. Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations, *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 264, 481-486, 1997.
- [22] Hugenii, C., *Horoloquium Oscilatorium*, Apud F.Muguet, Parisiis, 1673.
- [23] Ims, R. A., Yoccoz, N. G. *Studying Transfer Processes in Metapopulations: emigration, migration, and colonization*, In: Hanski, I., A., Gilpin, M., E.(Ed), Me-

metapopulation Biology: Ecology, genetics and evolutions. San Diego, California: Academic Press, cap. 11, 247-265, 1997.

- [24] Inoue, M., Kawazoe, T., Nishi, Y., Nagadome, M. Generalized Synchronization and Partial Synchronization in Coupled Maps, *Physics A*, vol. 249, 69-73, 1998.
- [25] Jansen, V. A. A., Lloyd, A. L. Local Stability Analysis of Spatially homogeneous Solutions of Multi-patch Systems, *Journal of Mathematical Biology*, vol. 41, 232-252, 2000.
- [26] Jiang, H., Rogers, T. D. The Discrete Dynamics of symmetric competition in the plane, *Journal of Mathematical Biology*, vol. 25, 573-596, 1987.
- [27] Kendal, B., E., Fox, G., A. Spatial Structure, Environmental Heterogeneity, and Population Dynamics: Analysis of the Coupled Logistic Map. *Theoretical Population Biology*, vol. 54, 11-37 (1998)
- [28] Leibhold, A., Koenig, W. D., Bjornstad, O. N. Spatial Synchrony in Population Dynamics, *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, vol. 35, 467-490, 2004.
- [29] Levins, R. Some Mathematical Problems in Biology. Extinction. In M. Gerstenhaber (Ed.). *American Mathematical Society*, pages 77-107, 1970.
- [30] Lipowski, A., Droz, M. Synchronization and Partial Synchronization of Linear Maps, *Physica A*, vol 347, 38-50, 2005.
- [31] Lloyd, A. L., Jansen, V. A. Spatiotemporal Dynamics of Epidemics: Synchrony in Metapopulation Models, *Mathematical Biosciences*, vol. 188, 1-16, 2004.
- [32] May, R. M. Biological Populations with Nonoverlapping Generations: Stable points, Stable cycles, and Chaos, *Science*, vol. 186, 645-647, 1974.
- [33] May, R. M. Biological Populations Obeying Difference Equations: Stable Points, Stable Cycles, and Chaos, *J. theor. Biol.*, vol. 51, 511-524, 1975.
- [34] May, R. M. Simple Mathematical model with very complicated dynamics, *Nature*, vol. 261, 459-467, 1976.

- [35] Murray, J. D. *Mathematical Biology*, Springer, ed. 2, 1991.
- [36] Pikorsky, A., Rosenblum, M., Kurths, J. *Synchronization: A universal concept in nonlinear sciences*, Cambridge University Press, 2001.
- [37] Pogromsky, A., Santoboni, G., Nymeyer, H. Partial Synchronization: from symmetry towards stability, *Physics D*, vol. 172, 65-87, 2002.
- [38] Rempel, A. L. *Instabilidade de Turing e Sincronismo em Redes de populações Acopladas*. 2007. 93f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.
- [39] Rohani, P., May, M. R., Hassel, P. M. Metapopulation and Equilibrium Stability: The Effects of Spatial Structure, *Journal of Theoretical Biology*, vol. 181, 97-109, 1996.
- [40] Ruxton, G. D., Density-dependent migration and stability in a system of linked populations. *Bulletin of Mathematical Biology*, v. 58, n. 4, p. 643-660, 1996.
- [41] Sandri, M. Numerical calculation of Lyapunov Exponents, *The Mathematica Journal*, v. 6, 79-84, 1996.
- [42] Satoh, K. Computer experiment on the complex behavior of a two-dimensional cellular automaton as a phenomenological model for an ecosystem. *Journal of the Physical Society of Japan*, v. 58, n. 10, p. 3842-3856, 1989.
- [43] Silva, J. A. L. Cluster formation in a Heterogeneous Metapopulation Model. *Journal of Mathematical Biology*, Springer, vol. 72, 1531-1553.
- [44] Silva, J. A. L., Castro, M. L., Justo, D. A. R. Synchronism in a Metapopulation Model, *Bulletin of Mathematical Biology*, ed. 62, 337-349, 2000.
- [45] Silva, O. D., *Fitotaxia e Agregação não Local em um Sistema Planta Herbívoro*. 2013. 54f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Matemática, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2013.

- [46] Silva, J. A. L., Castro, M. L., Justo, D. A. R. Stability in a Metapopulation Model with Density-dependent Dispersal, *Bulletin of Mathematical Biology*, ed. 63, 485-505, 2001.
- [47] Silva, J. A. L., Barrionuevo, J. A., Giordani, F. T. Synchronism in population networks with nonlinear coupling, *Nonlinear Analysis*, vol. 11, 1005-1016, 2010.
- [48] Silva, J. A. L., Giordani, F. T. Density-Dependent Migration and Synchronism in Metapopulations, *Bulletin of Mathematical Biology*, vol. 68, 451-465, 2006.
- [49] Silva, J. A. L., Giordani, F. T. Asymptotic Transversal Stability for Synchronized Attractors in a Metapopulation Model, *Mathematical Methods in the Applied Science*, vol. 38, 4804-4817, 2015.
- [50] Solé, R. V., Gamarra, J. P. G. Chaos, Dispersal and Extinction in Coupled Ecosystems, *Journal of Theoretical Biology*, vol. 193, 539-541, 1998.
- [51] Strang, G. *Álgebra Linear e suas Aplicações*, Cengage Learning, São Paulo, 2011.
- [52] Taborov, A. V., Maistrenko, Y. L. Partial synchronization in a system of coupled logistic maps. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, v. 10, n. 05, 1051-1066, 2000.
- [53] Thunberg, H. Periodicity versus Chaos in One-Dimensional Dynamics, *SIAM Review*, v. 43, 3-30, 2001.
- [54] Ylikarjula, J., Alaja, S., Laakso, J. and Tesar, D. Effects of patch number and dispersal patterns on population dynamics and synchrony. *Journal of Theoretical Biology*, v. 207, n. 3, p. 377-387, 2000.
- [55] Wang, J. W., Chen, A. M. Partial Synchronization in Coupled Chemical Chaotic Oscillators, *Journal of Computational and Applied Mathematics*, vol. 233, 1897-1904, 2010.