

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

**A Instabilidade Causada pela
Migração Dependente da
Densidade em
Metapopulações**

por

Flávia Tereza Giordani

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

Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro da Silva
Orientador

Porto Alegre, Maio de 2003.

CIP - CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

Giordani, Flávia Tereza

A Instabilidade Causada pela Migração Dependente da Densidade em Metapopulações / Flávia Tereza Giordani.—
Porto Alegre: PPGMAp da UFRGS, 2003.

77 p.: il.

Dissertação (mestrado) —Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Porto Alegre, 2003.

Orientador: Silva, Jacques Aveline Loureiro da

Dissertação: Matemática Aplicada
metapopulações, estabilidade, migração, caos

A Instabilidade Causada pela Migração Dependente da Densidade em Metapopulações

por

Flávia Tereza Giordani

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

Mestre em Matemática Aplicada

Linha de Pesquisa: Sistemas Não Lineares e Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro da Silva

Banca examinadora:

Prof^a. Dr^a. Diomar Cristina Mistro
CCNE/UFSM

Prof^a. Dr^a. Maria Cristina Varriale
PPGMAp/IM/UFRGS

Prof. Dr. José Afonso Barrionuevo
PPGMAp/IM/UFRGS

Dissertação apresentada e aprovada em
29 de Maio de 2003.

Prof. Vilmar Trevisan, Ph.D.
Coordenador

*Aos meus pais,
Diógenes e Graciema,
e aos meus irmãos,
Fernando e Patrícia.*

AGRADECIMENTOS

A minha família, principalmente aos meus pais e irmãos, pelo incentivo, carinho e compreensão.

Aos meus sobrinhos, Bruno e Mauro, pela alegria.

Aos amigos que são como irmãos: “Aqueles que passam por nós, não vão sós, não nos deixam sós. Deixam um pouco de si, levam um pouco de nós.” Saint-Exupery. Obrigada pelo carinho, incentivo e pelas “loucuras”.

Aos amigos obrigada pelo carinho e paciência.

Ao meu orientador Jacques A. L. da Silva pela orientação e amizade.

Ao Sérgio Wortmann pelo auxílio e aprendizagem com o FORTRAN.

À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior) pelo apoio financeiro.

Ao Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada pela oportunidade.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE SÍMBOLOS	xiv
RESUMO	xv
ABSTRACT	xvi
1 INTRODUÇÃO	1
2 O EFEITO CAUSADO PELA MIGRAÇÃO EM METAPOPU- LAÇÕES	7
2.1 O Modelo	7
2.2 A Instabilidade Causada Pela Migração	12
2.3 Análise do Caso Unidimensional-Rede1D	17
2.3.1 Função Exponencial Logística	19
2.3.2 Função de Beverton-Holt	31
2.4 Análise do Caso Bidimensional-Redes2D	36
2.4.1 Função Exponencial Logística	38
2.4.2 Função de Beverton-Holt	43
2.5 Conclusões	44
3 PADRÕES CAÓTICOS INDUZIDOS PELA MIGRAÇÃO DE- PENDENTE DA DENSIDADE	46
3.1 Caos e Números de Lyapunov	46
3.2 Resultados Numéricos	48
3.3 Conclusões	64
4 CONCLUSÕES E SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS	65
REFERÊNCIAS	67

APÊNDICE A	MATRIZ JACOBIANA DO SISTEMA	72
APÊNDICE B	NÚMEROS DE LYAPUNOV EM \mathbb{R}^N	74
APÊNDICE C	CÁLCULO NUMÉRICO DOS EXPOENTES DE LYAPUNOV	76

LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1	Vizinhanças: (a)Vizinhança de um sítio k em uma rede unidimensional; (b) e (c)Vizinhanças de Moore em rede bidimensional para $N=1$ e $N=2$; (d) e (e)Vizinhanças de Von Neumann em rede bidimensional para $N=1$ e $N=2$	9
Figura 2.2	Região de estabilidade e de instabilidade para os modelos (2.2),(2.3) e (2.4). A parte sombreada é a região de instabilidade causada pela migração e a outra parte é onde a população permanece estável.	15
Figura 2.3	Exemplo da configuração dos gráficos espaço-tempo. A célula (t, k) é pintada de preto se $x_t^k > x^*$ e é pintada de branco se $x_t^k < x^*$	18
Figura 2.4	Gráfico de (2.22) para $0 < r < 2$	19
Figura 2.5	Gráfico do diagrama de bifurcação da função exponencial logística (a) e gráfico do número de Lyapunov da função exponencial logística (b).	21
Figura 2.6	Gráfico da função de migração dependente da densidade (função de Hill) para diferentes valores de c : (a) $c = 5$, (b) $c = 10$ e (c) $c = 50$	22
Figura 2.7	Gráficos espaço-tempo e amplitude-espaço para o mapa exponencial logístico: (a) População com 50 sítios, $N = 1$, $r = 0.1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 20$ e $\bar{\mu} = 0.2$; (b) População com 50 sítios, $N = 1$, $r = 1.9$ e função migratória dependente da densidade com $c = 20$ e $\bar{\mu} = 0.2$. Nos gráficos espaço-tempo 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 50000 transientes, nos amplitude-espaço os resultados foram plotados após o descarte de 50000 transientes.	23
Figura 2.8	Gráfico sítio-tempo para o mapa exponencial logístico com 50 sítios, $N = 1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 20$ e $\bar{\mu} = 0.2$ e em (a) $r = 0.1$, (b) $r = 1.9$. Plotamos 100 passos de tempo após o descarte de 50000 transientes.	24
Figura 2.9	Gráficos espaço-tempo e sítio-tempo para o mapa exponencial logístico com 50 sítios, $N = 1$, $r = 0.1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 45$ e $\bar{\mu} = 1$	25

Figura 2.10	Gráficos espaço-tempo e sítio-tempo para o mapa exponencial logístico para uma população de 50 sítios e $N = 1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 25$ e $\bar{\mu} = 0.9$ nos casos (a) $r = 0.05$, (b) $r = 0.1$ e (c) $r = 0.2$. Plotamos 100 passos de tempo, após o descarte de 50000 transientes.	26
Figura 2.11	Diagrama de bifurcação para um determinado sítio do sistema acoplado de 50 sítios com $N = 1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 25$ e $\bar{\mu} = 0.9$. Foram plotados 100 passos de tempo após o descarte de 5000 transientes.	27
Figura 2.12	Diagrama de bifurcação para um determinado sítio do sistema acoplado de 50 sítios com $N = 1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 25$ e $\bar{\mu} = 0.9$. Este sítio é consecutivo ao sítio da figura 2.11. Foram plotados 100 passos de tempo após o descarte de 5000 transientes.	28
Figura 2.13	Gráficos espaço-tempo para o mapa exponencial logístico para uma população de 50 sítios e $N = 1$ nos casos: (a) $r = 1.05$ e função migratória dependente da densidade com $c = 55$ e $\bar{\mu} = 1$; (b) $r = 0.95$ e função migratória dependente da densidade com $c = 500$ e $\bar{\mu} = 1$; (c) $r = 1.95$ e função migratória dependente da densidade com $c = 50$ e $\bar{\mu} = 0.9$ e (d) $r = 0.8$ e função migratória dependente da densidade com $c = 500$ e $\bar{\mu} = 0.8$. Em todas as simulações 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 50000 transientes.	29
Figura 2.14	Gráficos amplitude-espaço para o mapa exponencial logístico para uma população de 50 sítios. Os valores dos parâmetros nos casos (a), (b), (c) e (d) são os valores dados na figura 2.13 (a), (b), (c) e (d), respectivamente. Os gráficos foram plotados após 50000 iterações.	30
Figura 2.15	Gráfico da função de Beverton-Holt dado pela equação (2.25).	31
Figura 2.16	Gráfico da solução (2.27).	32
Figura 2.17	Gráfico da função de migração dependente da densidade (função de Hill) para diferentes valores de c : (a) $c = 5$, (b) $c = 10$ e (c) $c = 50$, com $\lambda = 2.5$, ou seja, $x^* = \lambda - 1 = 1.5$	33

- Figura 2.18 Gráficos espaço-tempo e sítio-tempo para uma população de 50 sítios e $N = 1$ com: (a) $\lambda = 1.03$ e função migratória dependente da densidade com $c = 10$ e $\bar{\mu} = 1$; (b) $\lambda = 1.09$ e função migratória dependente da densidade com $c = 10$ e $\bar{\mu} = 1$; (c) $\lambda = 20$ e função migratória dependente da densidade com $c = 60$ e $\bar{\mu} = 0.75$. O ponto de equilíbrio em (a) $x^* = 0.03$, (b) $x^* = 0.09$ e (c) $x^* = 19$. Em todas as simulações 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 50000 transientes. 35
- Figura 2.19 Evolução do mapa instantâneo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 com $N = 1$, $r = 1.055$ e função migratória dependente da densidade com $c = 100$ e $\bar{\mu} = 0.6$. Em (a) o mapa instantâneo corresponde ao passo de tempo 10, em (b) ao passo de tempo 20 e em (c) para o passo de tempo 10100. 39
- Figura 2.20 Evolução do mapa instantâneo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 com $N = 1$, $r = 0.5$, e função migratória dependente da densidade com $c = 75$ e $\bar{\mu} = 0.1$. Em (a) o mapa instantâneo corresponde ao passo de tempo 100, em (b) ao passo de tempo 125 e em (c) para o passo de tempo 10100. 39
- Figura 2.21 Gráfico mapa instantâneo e espaço-tempo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 com $N = 1$, $r = 0.1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 60$ e $\bar{\mu} = 0.1$. Em (a) o mapa instantâneo na iteração 10000, e em (b) 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 10000 transientes. 41
- Figura 2.22 Gráfico mapa instantâneo e espaço-tempo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 com $N = 1$, $r = 1.95$ e função migratória dependente da densidade com $c = 15$ e $\bar{\mu} = 0.6$. Em (a) o mapa instantâneo na iteração 10000, e em (b) 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 10000 transientes. 41
- Figura 2.23 Gráfico mapa instantâneo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 com $N = 1$, $r = 1.05$ e função migratória dependente da densidade com $c = 2000$ e $\bar{\mu} = 0.95$ para dois passos de tempo distintos após descarte de transientes, em (a) passo de tempo 1100 e em (b) passo de tempo 10100. . . 42
- Figura 2.24 Gráfico mapa instantâneo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 em (a) com $N = 1$, $r = 1.055$ e função migratória dependente da densidade com $c = 100$ e $\bar{\mu} = 0.5$; (b) com $N = 1$, $r = 1.4$ e função migratória dependente da densidade com $c = 250$ e $\bar{\mu} = 0.8$ 42

Figura 2.25	Gráfico mapa instantâneo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 em (a) com $N = 1$, $\lambda = 1.95$ e função migratória dependente da densidade com $c = 15$ e $\bar{\mu} = 0.6$; (b) com $N = 1$, $\lambda = 1.09$ e função migratória dependente da densidade com $c = 300$ e $\bar{\mu} = 0.7$	43
Figura 3.1	Gráfico espaço-tempo para o mapa exponencial logístico com uma população de 50 sítios, $N = 1$, $r = 1.2$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.9$ e em (a) $c = 65$, (b) $c = 110$. Em ambos os casos 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 50000 transientes.	49
Figura 3.2	Gráfico espaço-tempo para o mapa exponencial logístico com uma população de 50 sítios, $N = 1$, $r = 0.95$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 1$ e em (a) $c = 80$, (b) $c = 150$. Em ambos os casos 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 50000 transientes.	49
Figura 3.3	Espectro de Lyapunov para o mapa exponencial logístico com uma população de 50 sítios, $N = 1$, diferentes valores para o parâmetro r e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.9$ e $c = 65$. Os dados foram plotados após 5100 iterações.	50
Figura 3.4	Espectro de Lyapunov para o mapa exponencial logístico com uma população de 50 sítios, $N = 1$, diferentes valores para o parâmetro r e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.9$ e $c = 110$. Os dados foram plotados após 5100 iterações.	51
Figura 3.5	Gráfico da região de instabilidade causada pela migração dependente da densidade. A parte cinza escuro é a região onde encontramos padrões caóticos induzidos pela migração dependente da densidade, para o caso (a) $\bar{\mu} = 0.3$ e para o caso (b) $\bar{\mu} = 0.4$	52
Figura 3.6	Gráfico da região de instabilidade causada pela migração dependente da densidade. A parte cinza escuro é a região onde encontramos padrões caóticos induzidos pela migração dependente da densidade, para o caso (a) $\bar{\mu} = 0.7$ e para o caso (b) $\bar{\mu} = 0.9$	53
Figura 3.7	Gráfico do maior número de Lyapunov em função do parâmetro r para uma população com 50 sítios, $N = 1$, e função migratória dependente da densidade com $c = 100$ e $\bar{\mu} = 0.9$	54
Figura 3.8	Gráfico dos números de Lyapunov para uma população de 50 sítios, $N = 1$, e função migratória dependente da densidade com $c = 80$ e diferentes valores do parâmetro $\bar{\mu}$	55

Figura 3.9	Gráfico dos números de Lyapunov para uma população de 50 sítios, $N = 1$, e função migratória dependente da densidade com $c = 150$ e diferentes valores do parâmetro $\bar{\mu}$	55
Figura 3.10	Mapa instantâneo para uma população disposta numa rede bidimensional 30×30 , $N = 1$, $r = 1.05$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.95$ e $c = 2000$. Em (a) na iteração 1100 e em (b) na iteração 50100.	57
Figura 3.11	Espectro de Lyapunov para uma população disposta numa rede bidimensional 20×20 , $N = 1$, três valores distintos de r e função migratória dependente da densidade com $c = 2000$ após 1100 iterações.	57
Figura 3.12	Mapa instantâneo para uma população disposta numa rede bidimensional 20×20 , $N = 1$, $r = 1.4$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.8$ e $c = 2000$ em (a) na iteração 1100 e em (b) na iteração 50100.	59
Figura 3.13	Espectro de Lyapunov para uma população disposta numa rede bidimensional 20×20 , $N = 1$, três valores distintos de r e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.8$ e $c = 2000$, após 1100 iterações.	59
Figura 3.14	Mapa instantâneo para uma população disposta numa rede bidimensional 30×30 , $N = 1$, $r = 1.055$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.5$ e $c = 100$. Em (a) na iteração 100 e em (b) na iteração 50100.	60
Figura 3.15	Espectro de Lyapunov para uma população disposta numa rede bidimensional 20×20 , $N = 1$, três valores distintos de r e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.5$ e $c = 100$, após 1100 iterações.	60
Figura 3.16	Mapa instantâneo para uma população disposta numa rede bidimensional 30×30 , $N = 1$, $r = 1.2$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.6$ e $c = 150$. Em (a) na iteração 100 e em (b) na iteração 50100.	62
Figura 3.17	Espectro de Lyapunov para uma população disposta numa rede bidimensional 20×20 , $N = 1$, três valores distintos de r e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.6$ e $c = 150$, após 1100 iterações.	62

- Figura 3.18 Mapa instantâneo para uma população disposta numa rede bidimensional 30×30 , $N = 1$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.6$ e $c = 100$. Em (a) $r = 1.055$ e em (b) $r = 1.1$. Em ambos os casos o mapa instantâneo foi plotado na iteração 50100. 63
- Figura 3.19 Espectro de Lyapunov para uma população disposta numa rede bidimensional 20×20 , $N = 1$, três valores distintos de r e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.6$ e $c = 100$, após 1100 iterações. 63

LISTA DE SÍMBOLOS

x_t	população x no tempo t
x_t^k	população x no sítio k no tempo t
μ	taxa migratória
c_{jk}	percentual de emigrantes do sítio k que migram para o sítio j
n	número de sítios (em 1 dimensão)
$Viz(k)$	conjunto dos vizinhos do sítio k
N	raio da vizinhança
$\bar{\mu}$	fração migratória máxima
L	número de Lyapunov

RESUMO

Neste trabalho analisamos os efeitos causados pela migração dependente da densidade em metapopulações, modelada como um sistema de n sítios discretos no tempo e no espaço. A análise é feita em diferentes funções que descrevem a dinâmica local do sistema e para configurações da rede na forma unidimensional (anéis cíclicos) e na forma bidimensional (superfície toroidal). Para os anéis cíclicos, obtemos os padrões espaciais causados pela migração dependente da densidade. Além disso, observamos que padrões mais irregulares e complexos aparecem de forma mais intensa em uma das funções analisadas na descrição do processo de dinâmica local. Através de várias evidências numéricas determinamos, para a dinâmica local descrita pela função exponencial logística, a região onde a migração dependente da densidade induz padrões caóticos no sistema. Esta região é crescente conforme ocorre o crescimento na fração migratória máxima. Para redes bidimensionais na forma vizinhança de Moore apresentamos as instabilidades causadas pela migração dependente da densidade nas mesmas funções utilizadas para descrever o processo de dinâmica local do caso anterior. Através do cálculo do espectro de Lyapunov confirmamos os padrões caóticos encontrados, classificando-os como caos espaço temporal completamente desenvolvido e supressão de caos.

ABSTRACT

In this work we analyze the density dependent migration effects in metapopulations modeled as a discrete space-time system (n discrete patches). The analysis is done with respect to different functions that describe the local dynamic of the system, to lattice configurations in the unidimensional form (circular rings) and in the two-dimensional form (toroidal surface). For the circular ring, we obtain, the space pattern caused by the density dependent migration. Therefore, we observe that the irregular complex patterns appears intensively in one of functions analyzed in the description of the local dynamics process. By numerical evidences we determine, for the local dynamic described for the logistic exponential function, the region where the density dependent migration induces chaotic patterns in the system. This region increases as the maximal migratory fractions grows. For the two-dimensional lattice in the form of Moore neighborhoods we show the instabilities caused by density dependent migration in the same functions used for describe the local dynamic process as the previous case. Through the calculation of the Lyapunov spectrum we confirm the chaotic patterns, and classify them as fully developed spatiotemporal chaos and suppression of chaos.

1 INTRODUÇÃO

O interesse em estudos de modelos de metapopulações espacialmente explícitos tem apresentado um crescimento notável nos últimos anos. Em [10], [11] e [45] podemos ver uma boa amostra do estudo de dinâmicas de metapopulações. Nestes modelos a população, que neste caso é dita metapopulação, é um conjunto discreto de subpopulações (populações locais) que estão distribuídas em fragmentos de habitat. Estes fragmentos são supostos adequados para a reprodução e sobrevivência da espécie, e freqüentemente denominam-se sítios ou “patches”. Os fragmentos de habitat estão cercados por um meio hostil e inadequado para a sobrevivência e persistência da espécie.

A comunicação entre estes sítios (“patches”) é feita através de movimentos migratórios. No contexto deste trabalho, as palavras migração e dispersão ambas serão usadas para descrever o movimento dos indivíduos de um patch a outro, e portanto não há diferença entre elas.

O objetivo principal deste trabalho é investigar os efeitos causados pela migração dependente da densidade num sistema com n populações discretas no tempo, e distribuídas em n sítios. O estudo foi realizado considerando-se que o modelo de um único sítio (desacoplado) é estável. E portanto, toda a instabilidade decorre da migração dependente da densidade.

Consideraremos uma população de uma única espécie distribuída em n sítios formando a metapopulação. A população a cada geração passa por dois processos distintos: o processo de dinâmica local (reprodução e sobrevivência) e o processo de migração (dispersão). Algumas considerações que devem ser observadas:

- (i) As gerações não se entrelaçam (sobrepõem), isto é, os pais não vivem o suficiente para conhecer seus próprios filhos. Exemplos naturais que se enquadram nessa formulação podem ver vistos em [11];

- (ii) A população é composta de indivíduos machos e indivíduos fêmeas para que o processo de reprodução possa ocorrer;
- (iii) Deve ser estabelecida uma ordem entre os eventos ¹ de dinâmica local (reprodução e sobrevivência) e de migração (dispersão);
- (iv) Deve ser estabelecida uma topologia para a rede, isto é, dado um sítio, quais são os seus vizinhos e para onde os indivíduos deste sítio migrarão;
- (v) O processo de migração é de curta duração, e portanto, é razoável supormos que é 100% bem sucedido (não há mortes de indivíduos devido ao processo), que está de acordo com o raio da vizinhança que utilizaremos ($N = 1$).

Vamos supor, inicialmente, que não há migração entre os sítios, neste caso a população cresce de forma independente de acordo com a dinâmica temporal

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

onde f é uma função suave que incorpora os processos de reprodução e sobrevivência, e x_t^k é a densidade populacional no sítio k no tempo t .

Estabelecemos conexões entre os sítios, ou seja, em cada geração após o processo de dinâmica local ocorre o processo de migração entre os sítios. A cada geração, para um dado sítio k , uma fração μ_{kj} migra do sítio k para o sítio j . Esta fração de migração pode depender da densidade local ou da densidade do sítio de destino. Neste caso, estamos considerando apenas a dependência da densidade local. Consideraremos a topologia da rede, isto é, as respectivas vizinhanças de um dado sítio. Utilizamos vizinhanças clássicas da literatura, ou seja, os anéis cíclicos para as redes unidimensionais, e as vizinhanças de Moore para as redes bidimensionais, as quais serão definidas no próximo capítulo.

¹Resultados improváveis do ponto de vista biológico podem ocorrer se houver falha na separação destes processos, de acordo com [17].

Vários trabalhos destacam a importância da migração em dinâmica de metapopulações. Entre eles podemos citar, Rohani et al. [35] que demonstraram que o movimento migratório com taxa constante não tem nenhuma influência na estabilidade do equilíbrio homogêneo, quando consideramos uma metapopulação de uma única espécie com gerações que não se entrelaçam e interação simétrica entre os fragmentos. Ruxton [37] mostrou que o movimento migratório dependente da densidade populacional local poderia gerar instabilidades no equilíbrio do sistema. Rohani e Ruxton [36] investigaram o efeito da migração sobre o equilíbrio estável de populações locais num modelo de metapopulação hospedeiro-parasitóide e mostraram que assimetrias extremas nas frações de migração entre as duas espécies podem desestabilizar o equilíbrio estável da metapopulação. Reeve [34] também analisou um modelo hospedeiro-parasitóide com gerações discretas e concluiu que a migração não afeta a estabilidade exceto quando as taxas de migração das duas espécies são extremamente diferentes. Hassel [13], Hanski e Zhang [12] mostraram, para populações locais que possuem significante probabilidade de extinção, que taxas suficientemente altas de migração podem resultar na persistência da metapopulação. Jang e Mitra [19] consideraram um modelo de espécies simples, permitindo assimetrias nas ligações entre os sítios e mostraram que, sob certas condições, a migração dependente da densidade pode exercer um papel desestabilizador da população. Silva et al. [43] determinaram, para um sistema de n sítios, a região onde a migração dependente da densidade causa instabilidade no sistema de uma única espécie.

A dispersão também é destacada pelo seu efeito estabilizador, no sentido que a migração pode simplificar a dinâmica de uma órbita caótica transformando-a em uma órbita periódica simples. Isto pode ser visto em Doebeli [6], Hastings [18], Lloyd [25] e Silva et al. [42]. Padrões espaciais complexos foram observados por Hassell et al. ([4], [14]), Ruxton e Doebeli [40], Kaneko ([21], [22]) e Solé et al. [44]. Em Hassell et al. [4] e [14], pode-se ver a configuração da população exibindo padrões como ondas espirais, caos espacial e “crystal lattice” (padrão cristalino) dependendo da magnitude das frações de migração de hospedeiros e parasitóides. Além de gerar padrões espaciais, o movimento migratório pode exercer um papel essencial na coe-

xistência de espécies que competem entre si em um sistema (ver Hassell et al. [15]), como também permitir a persistência da espécie ver Hanski e Zhang [12], tanto para modelos acoplados em sistemas hospedeiro-parasitóide [4], como para modelos de uma única espécie (ver Allen et al. [1]). Comins e Hassell [3] apresentaram um modelo de três espécies interagindo num sistema hospedeiro-parasitóide nos casos: (i) duas espécies de parasitóides atacada por uma espécie comum de hospedeiros; (ii) duas espécies de hospedeiros atacando uma espécie simples de parasitóide; e (iii) interação hospedeiro-parasitóide-hiperparasitóide; e observaram que a coexistência da multiespécie da população total pode ocorrer quando a dinâmica populacional local está instável.

Johst et al. [20] mostraram que a persistência na dinâmica da metapopulação é mais provável para espécies com dispersão de curto alcance. No entanto, a dispersão de longo alcance perde sua vantagem para persistência a longo prazo. Pascual [33] investigou o comportamento de um modelo presa-predador, contínuo no tempo e no espaço, em um ambiente heterogêneo e encontrou padrões caos temporal e quase-periodicidade para ambas as espécies dispersando.

Os estudos dos efeitos da migração (dispersão) em ecologia derivaram-se dos trabalhos de Turing (ver Turing [46] e Okubo [32]). Em 1952, Turing propôs a teoria reação-difusão da morfogênese com base em leis bem conhecidas de físico-química. Ele demonstrou teoricamente que, em um tecido embrionário com distribuição homogênea inicial de substâncias reagindo de forma difusiva, uma distribuição padrão, regular estável de substâncias não pode ocorrer. Isto ficou conhecido como Instabilidade de Turing ².

Neste trabalho abordamos a influência da migração dependente da densidade em modelos de metapopulações espacialmente explícitos, que, por sua vez, é uma extensão dos estudos desenvolvidos por Silva et al. [43]. Cabe salientar aqui

²Um sistema reação difusão exibe instabilidade causada pela difusão (instabilidade de Turing) se o estado estacionário homogêneo é estável para pequenas perturbações na ausência de difusão, mas instável para perturbações espaciais pequenas quando a difusão está presente (ver [31]).

que, na literatura pesquisada, encontramos estudos que utilizam migração dependente da densidade somente em [37], [43] e [19]. Nos demais casos a migração é considerada constante.

Consideramos o caso onde o processo de dinâmica local precede o processo de migração, com a dinâmica local descrita pelo mapa exponencial logístico e pelo mapa de Beverton-Holt. No capítulo 2 apresentamos algumas condições estabelecidas em [43] para que a migração dependente da densidade desestabilize o sistema. Através de inúmeras simulações numéricas observamos alguns padrões espaciais causados pela migração dependente da densidade. Para o caso com dinâmica local dada pelo mapa exponencial logístico e configuração da rede dada por redes unidimensionais em forma de anel cíclico, observamos padrões espaciais periódicos (com simetria) e padrões espaciais mais complexos. Alguns destes padrões também foram observados em [21], [43] e [37]. No entanto, [21] utilizou migração constante e o parâmetro que descreve a taxa de crescimento intrínseca do modelo isolado na região de caoticidade. Em [43] e [37] pode-se ver que os parâmetros utilizados estão na região onde o modelo isolado é estável.

Para o mesmo caso de configuração da rede, mas com dinâmica local dada pelo mapa de Beverton-Holt observamos apenas padrões periódicos. Ou seja, padrões mais complexos não foram encontrados em todas as simulações que realizamos.

Quando a configuração da rede é da forma bidimensional com vizinhança de Moore, também observamos padrões espaciais. Para o mapa exponencial logístico obtemos padrões da forma “crystal lattice” (padrão cristalino). Na literatura estes padrões também aparecem para um sistema com duas espécies interagindo e taxa de migração entre as espécies extremamente diferentes (ver [4] e [14]). Outros padrões encontrados apresentam periodicidade, e outros não possuem nenhuma forma de regularidade, apresentando fortes evidências de serem caóticos.

Para o caso da função de Beverton-Holt encontramos basicamente dois tipos de padrões espaciais, e os demais todos similares a estes. Alguns padrões parecidos com estes também foram observados por [4], [14], [21] e [23]. Entretanto, [21] e [23] utilizaram a função que descreve o comportamento do sistema como a função logística dada por $f(x) = 1 - ax^2$, e o valor do parâmetro a na região onde o modelo isolado apresenta comportamentos irregulares.

No capítulo 3 apresentamos os números de Lyapunov e seus correspondentes expoentes de Lyapunov como quantificadores da dependência sensitiva às condições iniciais ³ do sistema. Mostramos, através de simulações numéricas, padrões espaciais caóticos produzidos pela migração dependente da densidade para o mapa exponencial logístico em redes unidimensionais em forma de anel. Estes padrões foram obtidos na região onde a taxa de crescimento intrínseca r da população corresponde a um comportamento estável do sistema no modelo isolado.

No caso de configurações da rede bidimensional na forma vizinhança de Moore, mostramos, através do cálculo do número de Lyapunov, que alguns dos padrões apresentados no capítulo 2 realmente são caóticos, isto é, apresentam sensibilidade às condições iniciais.

Neste mesmo capítulo, observamos, para redes unidimensionais em anel e dinâmica local dada pela função exponencial logística, após inúmeras simulações numéricas, que padrões caóticos acontecem de forma mais significativa a partir de um determinado valor da função migratória máxima (dada por $\bar{\mu}$ que será apresentada no capítulo 2 deste trabalho). Para dar sustentação às nossas observações fizemos o cálculo numérico dos números de Lyapunov e obtemos resultados, isto é, dependência sensitiva às condições iniciais do sistema para determinados valores da função migratória máxima, que confirmam os padrões espaciais caóticos observados.

³Seja $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$. Um ponto x_0 possui dependência sensitiva às condições iniciais se existe $\delta > 0$ tal que qualquer vizinhança de x_0 contém um ponto x tal que $d(f^k(x), f^k(x_0)) \geq \delta$ para algum $k \in \mathbb{N}$, onde d é a métrica usual em \mathbb{R}^n .

2 O EFEITO CAUSADO PELA MIGRAÇÃO EM METAPOPULAÇÕES

O estudo sobre os efeitos da migração em modelos de dinâmica de metapopulações, como vimos no capítulo anterior, tem apresentado nos últimos anos um crescimento considerável. Isto pode ser visto, por exemplo, em [35], [37], [36], [34], [13], [12] e [43]. Neste capítulo analisaremos os efeitos da migração dependente da densidade na estabilidade do sistema, que por sua vez, é uma continuação dos estudos desenvolvidos por Silva et al. [43]. Na seção 2.1 apresentamos o modelo que descreve a dinâmica da metapopulação e como ocorre este processo. Em 2.2 mostramos as condições que devem ser satisfeitas para que a migração dependente da densidade de fato cause instabilidade no sistema. Nas seções 2.3 e 2.4 apresentamos alguns resultados numéricos, mostrando a instabilidade que a migração dependente da densidade causa no sistema.

2.1 O Modelo

Consideramos uma coleção de n sítios numerados por $1, 2, \dots, n$. Em cada um destes sítios existe uma população de uma única espécie que chamamos de população local ou subpopulações. Os sítios são fragmentos de habitat onde estão distribuídas as populações locais, freqüentemente denominados de “patches”. Estes sítios ou “patches” estão cercados por um ambiente hostil e inadequado para a sobrevivência e persistência da espécie e possuem recursos necessários para a reprodução e sobrevivência da população.

Denotamos por x_t^i a população no sítio i no tempo t . Na ausência de migração entre os sítios assumimos que a dinâmica local é descrita por

$$x_{t+1}^i = f(x_t^i), \quad t \geq 0, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (2.1)$$

onde f é uma função suave definida em $[0, \infty)$.

A função f incorpora os processos de reprodução e sobrevivência. Vários exemplos para f foram apresentados em [13], [16] e [28]. Fenômenos como cascata de bifurcações e caos já foram estudados para escolhas de f (ver [26], [27], [28]).

Todos os sítios possuem recursos necessários idênticos para a sobrevivência e persistência da espécie, com a dinâmica descrita pela mesma f . Estabelecemos ligações entre as subpopulações, ou seja, a possibilidade dos indivíduos migrarem de um sítio para o outro. O conjunto dos possíveis sítios para onde os indivíduos de um certo sítio k irão migrar será denominado vizinhança do sítio k a qual definiremos ainda nessa seção.

A cada geração os indivíduos passam por dois processos: processo de reprodução e sobrevivência, o qual denominamos de dinâmica local e é descrito pela equação (2.1) e o processo de dispersão (migração). A separação entre estes dois processos é de fato importante, pois a falha na separação dos mesmos pode acarretar em resultados que são considerados improváveis do ponto de vista biológico, de acordo com [17].

Assumimos que o processo de migração é de curta duração e, portanto, é razoável supor que o processo é 100% bem sucedido. Definiremos agora a vizinhança do sítio k , isto é, para onde emigram os indivíduos deste sítio e qual a procedência destes indivíduos.

Neste trabalho, para evitar efeitos de fronteira consideraremos condições de contorno periódicas, ou seja, redes unidimensionais em forma de anéis cíclicos e redes bidimensionais em forma de superfície toroidal. Vários trabalhos utilizam condições de contorno periódicas (ver [37], [43], [41], [38], [39]). Para as redes unidimensionais a vizinhança é definida por [41] e [43] como

$$Viz(k) = \{1 + [(k + i - 1) \bmod n] : i = -N, \dots, N; i \neq 0\}. \quad (2.2)$$

Ou seja, é permitida a migração somente entre os $2N$ sítios mais próximos, como podemos observar na figura 2.1. O número de vizinhos de um sítio k é dado por $\#Viz(k) = 2N$ onde N é o raio da vizinhança e $\#Viz(k)$ denota a cardinalidade do

conjunto. O sítio 1 está ligado ao sítio n formando um anel. Assim, dado o n -ésimo sítio, seus vizinhos mais próximos serão o $(n-1)$ -ésimo e o 1 sítios.

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

$$Viz(k, l) = \{(k + i, l + j) : -N \leq i, j \leq N; (i, j) \neq (0, 0)\}, \quad (2.3)$$

que pode ser vista na figura 2.1. Neste caso, o número de vizinhos de um dado sítio (k, l) fixo é dado por $\#Viz(k, l) = 4N(N + 1)$. E a do tipo Von Neumann é dada pelo conjunto

$$Viz(k, l) = \{(k + i, l + j) : 0 < |i| + |j| \leq N; (i, j) \neq (0, 0)\}, \quad (2.4)$$

observe esta vizinhança na figura 2.1, onde o número de vizinhos de um dado sítio (k, l) é dado por $\#Viz(k, l) = 2N(N + 1)$.

Redes 1D



Redes 2D

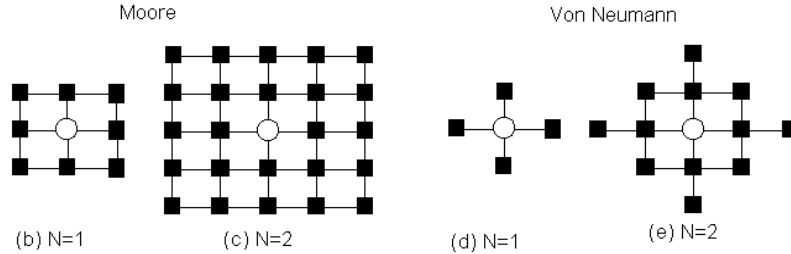


Figura 2.1: Vizinhanças: (a) Vizinhança de um sítio k em uma rede unidimensional; (b) e (c) Vizinhanças de Moore em rede bidimensional para $N=1$ e $N=2$; (d) e (e) Vizinhanças de Von Neumann em rede bidimensional para $N=1$ e $N=2$.

Em cada geração, após o processo de dinâmica local, uma fração μ de indivíduos deixa um dado sítio e migra para os sítios mais próximos. Esta fração migratória μ pode depender da densidade local (sítio em questão) ou da densidade dos sítios vizinhos (possíveis receptores dos emigrantes). Consideramos, neste trabalho, μ dependente apenas da densidade local dada por uma função crescente e de classe C^1 definida em $[0, \infty)$ tal que $0 \leq \mu(x) \leq 1, \forall x \geq 0$ e $\mu(0) = 0$.

Definiremos agora os operadores de dispersão e dinâmica local.

Dinâmica Local

$$\begin{aligned} F : \mathbb{R}^n &\rightarrow \mathbb{R}^n, \\ (x^1, x^2, \dots, x^n) &\mapsto (f(x^1), f(x^2), \dots, f(x^n)). \end{aligned} \quad (2.5)$$

Dispersão

$$\begin{aligned} M : \mathbb{R}^n &\rightarrow \mathbb{R}^n, \\ (x^1, x^2, \dots, x^n) &\mapsto (M_1(x^1, \dots, x^n), \dots, M_n(x^1, \dots, x^n)), \end{aligned} \quad (2.6)$$

onde

$$M_k(x^1, \dots, x^n) = (1 - \mu(x^k))x^k + \sum_{j=1}^n c_{jk}\mu(x^j)x^j, \quad k = 1, 2, \dots, n. \quad (2.7)$$

Na equação acima μ é a função de migração definida anteriormente, $\mu(x^k)$ é a fração de indivíduos que deixou o sítio k , isto é, que migrou para sítios vizinhos, c_{jk} é, daqueles indivíduos que saem do sítio j , a proporção que migra para o sítio k . Segue que $0 \leq c_{jk} \leq 1$ para todo $j, k = 1, 2, \dots, n$, e $c_{jj} = 0$. Claramente, ao considerarmos todos os indivíduos que migram a partir do sítio j , teremos que $\sum_{k=1}^n c_{jk} = 1$ para todo $j = 1, 2, \dots, n$.

Portanto, o operador de migração é composto de duas partes: a densidade de indivíduos que permanece no sítio k , e a soma das densidades das diversas vizinhanças do sítio k .

Consideramos neste trabalho o modelo onde a dinâmica local precede a migração. Seja $G : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ dada por $G = M \circ F$ e $X_t = (x_t^1, \dots, x_t^n)^T$ o vetor populacional. Então, a dinâmica da metapopulação é

$$X_{t+1} = G(X_t) = \begin{bmatrix} (1 - \mu(f(x_t^1)))f(x_t^1) + \sum_{j=1}^n c_{j1}\mu(f(x_t^j))f(x_t^j) \\ (1 - \mu(f(x_t^2)))f(x_t^2) + \sum_{j=1}^n c_{j2}\mu(f(x_t^j))f(x_t^j) \\ \vdots \\ (1 - \mu(f(x_t^n)))f(x_t^n) + \sum_{j=1}^n c_{jn}\mu(f(x_t^j))f(x_t^j) \end{bmatrix}. \quad (2.8)$$

Assim a dinâmica da metapopulação é dada pela composição de dois processos distintos: dinâmica local (reprodução e sobrevivência) e migração.

Vamos supor que f possua um único ponto de equilíbrio positivo dado por $x^* = f(x^*) > 0$. O equilíbrio homogêneo positivo do sistema é dado por $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$, $x^* > 0$. Em Silva et al. [43] encontramos condições para que o sistema (2.8) possua um único equilíbrio homogêneo não trivial, dado por $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$, que veremos a seguir.

Teorema 2.1. *O sistema (2.8) possui um único equilíbrio homogêneo não trivial, dado por $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$, onde $x^* = f(x^*) > 0$ se, e somente se,*

$$\sum_{k=1}^n c_{ki} = 1, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.9)$$

Demonstração. Considere o sistema (2.8).

(i) *Existência de X^* .* Suponha que $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$ é equilíbrio homogêneo de (2.8). Então

$$x^* = f(x^*) + \phi(x^*) \left(\sum_{k=1}^n c_{ki} - 1 \right), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (2.10)$$

onde $\phi(x^*) = \mu(f(x^*))f(x^*)$ e $\phi(x) = x\mu(x)$ representa a quantidade de indivíduos que deixam o sítio quando a população é x .

Como $x^* > 0$ e $f(x^*) = x^*$, então a equação (2.10) equivale a

$$\phi(x^*) \left(\sum_{k=1}^n c_{ki} - 1 \right) = 0, \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.11)$$

Mas, por hipótese $\mu(x^*) > 0 \Rightarrow \phi(x^*) > 0$. Portanto,

$$\sum_{k=1}^n c_{ki} = 1, \quad i = 1, 2, \dots, n$$

é condição necessária para que para que $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$ seja equilíbrio homogêneo do sistema (2.8). Da equação (2.10) segue que (2.9) é suficiente, e portanto temos que $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$ é equilíbrio homogêneo do sistema (2.8) se, e somente se a condição (2.9) é satisfeita.

(ii) *Unicidade.* Seja $P = (p, p, \dots, p)^T, p > 0$ um possível ponto de equilíbrio homogêneo positivo do sistema (2.8). Suponhamos que a condição (2.9) é satisfeita. Para que P seja ponto de equilíbrio do sistema (2.8) é necessário que

$$p = f(p) + \phi(p) \left(\sum_{k=1}^n c_{ki} - 1 \right), i = 1, 2, \dots, n. \quad (2.12)$$

Como $\sum_{k=1}^n c_{ki} = 1, \forall i = 1, 2, \dots, n$, por hipótese, então é necessário que $f(p) = p$. Mas x^* é o único ponto de equilíbrio de f , então segue que $p = x^*$, e portanto $P = X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$. Por outro lado, se assumimos que $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$ é o único ponto de equilíbrio homogêneo positivo do sistema (2.8), segue por (i) que (2.9) é satisfeita, caso contrário $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$ não seria ponto de equilíbrio.

□

Biologicamente, dado um sítio i fixo e considerando todos os indivíduos que chegam a ele, a partir dos seus diversos k sítios vizinhos, *um único equilíbrio homogêneo não trivial* do sistema existe, se e somente se, a soma sobre todos os sítios de partida dos coeficientes c_{ki} (dos que saem de k a fração que chega em i) é igual a um.

2.2 A Instabilidade Causada Pela Migração

Estamos investigando os efeitos que a migração dependente da densidade causa num sistema de uma única espécie discreto no tempo.

Nesta seção mostraremos as condições estabelecidas por Silva et al. [43] para que a migração dependente da densidade cause instabilidades no sistema. Considerando o caso onde o modelo isolado é estável, ou seja, $|f'(x^*)| < 1$, uma condição necessária para que isso ocorra é $\phi'(x^*) > 1$. Nesse mesmo trabalho pode-se observar que esta condição foi melhorada, ou seja, provou-se que é necessário que $\phi'(x^*)$ (taxa

de aumento do número de emigrantes de cada sítio no equilíbrio local) seja suficientemente grande em comparação a $f'(x^*)$ (taxa de variação da função de dinâmica local no equilíbrio local) e satisfaça $|f'(x^*)| < 1$ e $\phi'(x^*) > \frac{1}{\gamma(N,n)} \left(1 + \frac{1}{|f'(x^*)|}\right)$ para que instabilidades causadas pela migração dependente da densidade possam ocorrer. A constante $\gamma(N, n)$ pode ser determinada explicitamente. De fato, pode-se mostrar que $\gamma(N, n) = \max_{i \in I} \alpha_i(N, n)$, onde I é uma coleção de índices finita e os α_i 's podem ser encontrados através do cálculo dos autovalores da matriz jacobiana (ver apêndice A) associada ao sistema (2.8) para os casos (2.2), (2.3) e (2.4).

- (i) Para o caso unidimensional, isto é, quando os sítios estão numerados de 1 a n com a vizinhança de um dado sítio definida por (2.2).

Os autovalores da matriz jacobiana associada ao sistema (2.8) calculados, em [43], são da forma

$$\lambda_j = a + b \left(D_N \left[\frac{2\pi j}{n} \right] - 1 \right), j = 0, 1, \dots, n-1, \quad (2.13)$$

onde

$$a = f'(x^*)(1 - \phi'(x^*)),$$

$$b = \frac{f'(x^*)\phi'(x^*)}{2N}$$

e D_N é o núcleo de Dirichlet usual, definido por

$$D_N[x] = \begin{cases} 2N + 1, & x = 0 \\ \frac{\sin(x(N + \frac{1}{2}))}{\sin(\frac{x}{2})}, & x \neq 0. \end{cases}$$

Se considerarmos os parâmetros $f'(x^*)$ e $\phi'(x^*)$, os autovalores são dados por

$$\lambda_j = f'(x^*)(1 - \phi'(x^*)) + \frac{f'(x^*)}{2N} \left(D_N \left[\frac{2\pi j}{n} \right] - 1 \right), \forall j = 0, 1, \dots, n-1.$$

Portanto,

$$\lambda_j = f'(x^*)[1 - \alpha_j(N, n)\phi'(x^*)], \forall j = 0, 1, \dots, n-1, \quad (2.14)$$

onde

$$\alpha_j(N, n) = 1 - \frac{1}{2N} \left(D_N \left[\frac{2\pi j}{n} \right] - 1 \right), j = 0, 1, \dots, n-1. \quad (2.15)$$

(ii) Para o caso bidimensional, consideramos uma rede quadrada enumerando os n^2 sítios por (k, l) para $k, l = 1, 2, \dots, n$. Os autovalores, dados em [43], são

(a) Para o caso da vizinhança de Von Neumann

$$\lambda_{ij} = f'(x^*)[1 - \alpha_{ij}\phi'(x^*)], i, j = 0, 1, \dots, n-1 \quad (2.16)$$

onde

$$\begin{aligned} \alpha_{ij}(N, n) = & 1 - \frac{1}{N(N+1)} \left(D_0 \left[\frac{2\pi i}{n} \right] \cos \frac{2N\pi j}{n} + \dots \right. \\ & \left. + D_{N-1} \left[\frac{2\pi i}{n} \right] \cos \frac{2\pi j}{n} + \frac{D_N \left[\frac{2\pi i}{n} \right] - 1}{2} \right), i, j = 0, 1, \dots, n-1. \end{aligned}$$

(b) Para o caso da vizinhança de Moore

Os λ_{ij} são da forma (2.16) dados por

$$\lambda_{ij} = f'(x^*)[1 - \alpha_{ij}\phi'(x^*)], \quad i, j = 0, 1, \dots, n-1 \quad (2.17)$$

e

$$\alpha_{ij}(N, n) = \frac{D_N \left[\frac{2\pi i}{n} \right] D_N \left[\frac{2\pi j}{n} \right] - 1}{4N(N+1)}, \quad i, j = 0, 1, \dots, n-1.$$

Como $|D_N(x)| \leq 2N+1$, segue que os coeficientes α_j estão limitados por $0 \leq \alpha_j(N, n) \leq 2, \forall j = 0, 1, \dots, n-1$. Pelo mesmo argumento segue que $0 \leq \alpha_{ij}(N, n) \leq 2, \forall i, j = 0, 1, \dots, n-1$.

Representaremos $\alpha_i, i \in I$, tanto para o caso unidimensional como para os casos bidimensionais, onde I é uma coleção de índices finita. Para o caso (2.14) $I = \{0, 1, \dots, n-1\}$ e para os casos (2.16) e (2.17) $I = \{(k, j); k, j = 0, 1, \dots, n-1\}$.

Portanto,

$$\gamma(N, n) = \max_{i \in I} \alpha_i(N, n).$$

Facilmente vemos que $0 \leq \gamma(N, n) \leq 2$.

Podemos observar na figura 2.2 a região de estabilidade e de instabilidade do sistema em função dos parâmetros $f'(x^*)$ e $\phi'(x^*)$.

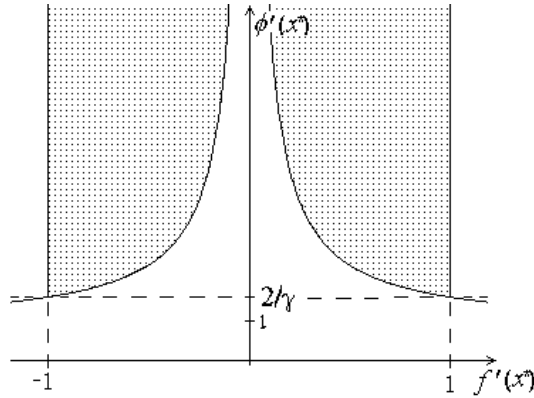


Figura 2.2: Região de estabilidade e de instabilidade para os modelos (2.2),(2.3) e (2.4). A parte sombreada é a região de instabilidade causada pela migração e a outra parte é onde a população permanece estável.

A região de estabilidade é determinada por

$$|f'(x^*)| < 1 \text{ e } \phi'(x^*) < \frac{1}{\gamma(N,n)} \left(1 + \frac{1}{|f'(x^*)|}\right).$$

E a região de instabilidade causada pela migração é dada por

$$|f'(x^*)| < 1 \text{ e } \phi'(x^*) > \frac{1}{\gamma(N,n)} \left(1 + \frac{1}{|f'(x^*)|}\right), \text{ como pode ser visto no}$$

teorema a seguir.

Teorema 2.2. Se $\gamma(N, n) = \max_{i \in I} \alpha_i(N, n)$ então $|f'(x^*)| < 1$ e $\phi'(x^*) < \frac{1}{\gamma(N,n)} \left(1 + \frac{1}{|f'(x^*)|}\right)$ é a região de estabilidade do sistema (2.8) em função dos parâmetros $f'(x^*)$ e $\phi'(x^*)$.

Demonstração. Note que $0 \leq \gamma(N, n) \leq 2$. Como $\gamma(N, n) = \max_{i \in I} \alpha_i(N, n) \Rightarrow \gamma \geq \alpha_i$ para algum $i \in I$.

Então podemos escrever

$$\max_{i \in I} |1 - \alpha_i(N, n)\phi'(x^*)| = \begin{cases} 1, & \text{se } \phi'(x^*) \leq 2/\gamma \\ \gamma\phi'(x^*) - 1, & \text{se } \phi'(x^*) > 2/\gamma. \end{cases}$$

Portanto, o autovalor dominante λ em (2.14), (2.16) e (2.17) satisfaz $|\lambda| \leq 1$ se, e somente se

$$\begin{aligned} |f'(x^*)| < 1, & \quad \text{se } \phi'(x^*) \leq \frac{2}{\gamma}; \\ |f'(x^*)(\gamma\phi'(x^*) - 1)| < 1, & \quad \text{se } \phi'(x^*) > \frac{2}{\gamma}. \end{aligned}$$

E portanto, o critério de estabilidade pode ser reescrito na forma

$$|f'(x^*)| < 1 \text{ e } \phi'(x^*) < \frac{1}{\gamma(N, n)} \left(1 + \frac{1}{|f'(x^*)|}\right).$$

□

A região de instabilidade causada pela migração dada por

$$|f'(x^*)| < 1 \text{ e } \phi'(x^*) > \frac{1}{\gamma(N, n)} \left(1 + \frac{1}{|f'(x^*)|}\right).$$

é consequência imediata do teorema 2.2.

Podemos verificar facilmente que a condição $\phi'(x^*) > \frac{2}{\gamma(N, n)}$ deve ser satisfeita para que o estado homogêneo perca sua estabilidade. Esta condição na maioria das vezes é maior que 1 pela limitação de γ ($0 \leq \gamma(N, n) \leq 2$), como pode ser visto na figura 2.2.

Consideraremos neste trabalho uma fração migratória μ dependente da densidade dada pela função de Hill

$$\mu(x) = \frac{\bar{\mu} x^c}{A + x^c}, \quad (2.18)$$

onde $\bar{\mu}$ é a fração migratória máxima, c é o parâmetro que regula a forma de μ (c é qualquer valor inteiro maior que 1), A é um valor positivo que será definido na próxima seção e $A^{\frac{1}{c}}$ é a densidade populacional que força a função migratória a ser

metade do seu valor máximo. O valor de A é escolhido de tal forma que o ponto de inflexão de $\mu(x)$ correspondente a

$$x_{inf} = \left(\frac{A(c-1)}{c+1} \right)^{\frac{1}{c}} \quad (2.19)$$

coincida com o ponto de equilíbrio do modelo desacoplado.

2.3 Análise do Caso Unidimensional-Rede1D

De acordo com a seção anterior, o conjunto dos vizinhos de um sítio k é dado por

$$Viz(k) = \{1 + [(k + i - 1) \bmod n] : i = -N, \dots, N; i \neq 0\}, \quad k = 1, 2, \dots, n.$$

Este tipo de vizinhança é chamado de vizinhança de ordem N do sítio k .

Supomos agora que os emigrantes deixam um dado sítio com a mesma proporção para todos os vizinhos, garantindo assim a igualdade dos sítios. Isto é, c_{ij} é constante, $c_{ij} = \frac{1}{2N}$, $\forall i, j = 1, 2, \dots, n$, e N é o raio da vizinhança.

O sistema (2.8) toma a forma

$$x_{i+1}^k = [1 - \mu(f(x_i^k))]f(x_i^k) + \frac{1}{2N} \sum_{j \in Viz(k)} \mu(f(x_i^j))f(x_i^j), \quad \forall k = 1, 2, \dots, n. \quad (2.20)$$

Realizamos simulações respeitando as condições determinadas por Silva et al. [43] apresentadas anteriormente, usando a fração migratória μ como a função de Hill que acabamos de definir e f em dois casos: (i) função exponencial logística e (ii) função Beverton-Holt.

As simulações foram realizadas para o sistema unidimensional acoplado com 50 sítios e a vizinhança em forma de anel cíclico definida por (2.2).

A condição inicial (população inicial) é escolhida aleatoriamente próxima ao ponto de equilíbrio, isto é, dado o ponto de equilíbrio do sistema desacoplado x^*

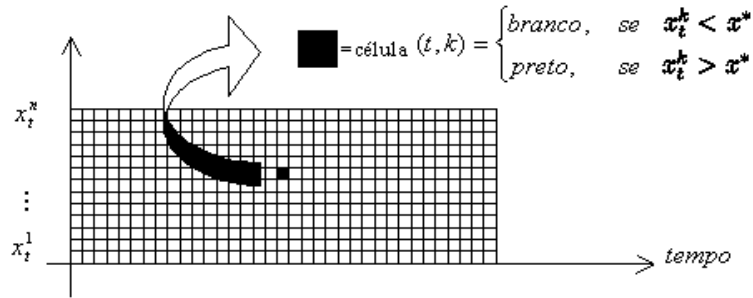


Figura 2.3: Exemplo da configuração dos gráficos espaço-tempo. A célula (t, k) é pintada de preto se $x_t^k > x^*$ e é pintada de branco se $x_t^k < x^*$.

a população inicial é dada por

$$x_o^i = x^* \pm 0.01\epsilon \quad \text{onde} \quad 0 < \epsilon < 1 \quad (2.21)$$

e x_o^i é a população inicial.

Apresentamos os gráficos espaço-tempo, amplitude-espaço e sítio-tempo. Nos gráficos espaço-tempo os sítios numerados de 1 a 50 estão ao longo do eixo vertical e no eixo horizontal temos os passos de tempo plotados após o descarte dos transientes. O reticulado é organizado da seguinte forma: a célula (t, k) é pintada de preto se a densidade no sítio k no instante t for maior que o ponto de equilíbrio, isto é, $x_t^k > x^*$; e a célula é pintada de branco se $x_t^k < x^*$ (densidade no sítio k no tempo t menor que o ponto de equilíbrio) como podemos observar na figura 2.3.

Nos gráficos amplitude-espaço temos ao longo do eixo horizontal os sítios ordenados de 1 a 50, enquanto que no eixo vertical temos os valores de x_t^k (a densidade populacional em cada sítio k) após o descarte de alguns transientes. Nos gráficos sítio-tempo temos ao longo do eixo horizontal o tempo e no eixo vertical a configuração de um dado sítio k que representa o padrão de comportamento da população em todos os sítios considerados. Estes gráficos representam a série temporal de um dado sítio do sistema. Em todas as simulações os gráficos são plotados após o descarte dos transientes. Neste caso, plotamos 100 passos de tempo após o descarte de 50000 transientes.

As simulações foram feitas em um computador AMD Athlon(tm) Processador, 256,0MB RAM, na linguagem FORTRAN 90.

2.3.1 Função Exponencial Logística

Nesta seção analisaremos o sistema (2.8) utilizando f , a função responsável pela dinâmica local do sistema, como a função exponencial logística. A função exponencial logística é dada por

$$f(x) = x \exp(r(1 - x)), \quad (2.22)$$

onde r representa a taxa de crescimento da população. Cálculos simples fornecem

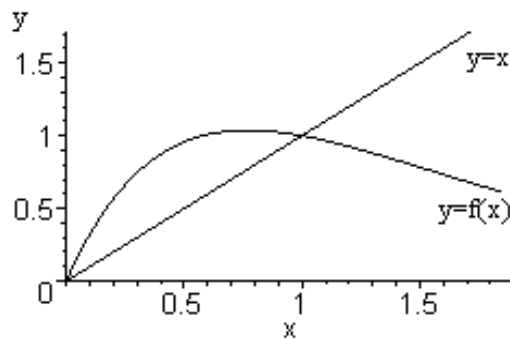


Figura 2.4: Gráfico de (2.22) para $0 < r < 2$.

que o único ponto de equilíbrio positivo é $x^* = 1$, isto também pode ser observado na figura 2.4. Aplicamos o critério de estabilidade dado por (ver [8],[2])

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

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

$$\text{Segue que: } \left| \frac{d}{dx} x \exp(r(1 - x)) \Big|_{x=x^*=1} \right| < 1 \Leftrightarrow |1 - r| < 1 \Leftrightarrow 0 < r < 2.$$

Portanto, x^* é estável $\Leftrightarrow 0 < r < 2$. Logo o sistema local (desacoplado) é estável para $0 < r < 2$.

Analisamos o sistema de um único sítio (desacoplado), ou seja, na ausência da migração dependente da densidade o modelo local é dado pelo mapa

logístico exponencial

$$x_{t+1} = x_t \exp(r(1 - x_t)),$$

cuja solução, após o processo de linearização na vizinhança de um equilíbrio x^* , pode ser expressa na forma

$$\delta_{t+1} \approx f'(x^*)\delta_t,$$

onde $f'(x^*) = 1 - r$ e $\delta_t = x_t - x^*$ é uma pequena perturbação. Considerando $\lambda = f'(x^*)$, segue-se que

$$\delta_{t+1} \approx \lambda^{t+1}\delta_0.$$

Quando $0 < \lambda < 1$ a perturbação δ_t decai de forma exponencial. E, portanto, o sistema se aproxima do ponto de equilíbrio estável monotonicamente se $0 < r < 1$. Se $1 < r < 2$ o sistema se aproxima do equilíbrio de forma oscilatória, pois a perturbação δ_t decai de forma exponencial oscilando quando $-1 < \lambda < 0$. Crescimentos no parâmetro r , isto é, quando $r > 2$ fazem com que o ponto de equilíbrio $x^* = 1$ deixe de ser estável. Este ponto deixa de ser atrator e passa a ser repulsor.

Observe na figura 2.5 (a) que, conforme a taxa de crescimento intrínseca r da população cresce, começamos a obter oscilações estáveis de período-2. O ponto x^* deixa de ser estável e passamos a ter oscilações de período-2 estáveis, com os valores alternando entre x_1^* e x_2^* . O parâmetro r continua crescendo e então as oscilações de período-2 tornam-se instáveis e obtemos oscilações de período-4 estáveis, e este processo repete-se novamente. Observe que este processo de bifurcação gera uma seqüência de ciclos com período 2^n , $\forall n \in \mathbb{N}$.

Este processo ocorre até que o parâmetro r assume um valor cujas bifurcações de período 2^n não ocorrem mais. Este estágio é então denominado de caótico, pois não apresenta regularidade, como podemos observar na figura 2.5 (a), e apresenta dependência sensitiva às condições iniciais (ver figura 2.5 (b)). Esta análise em relação ao crescimento do parâmetro r para o mapa exponencial logístico também pode ser vista em [5], [27], [28] e [29].

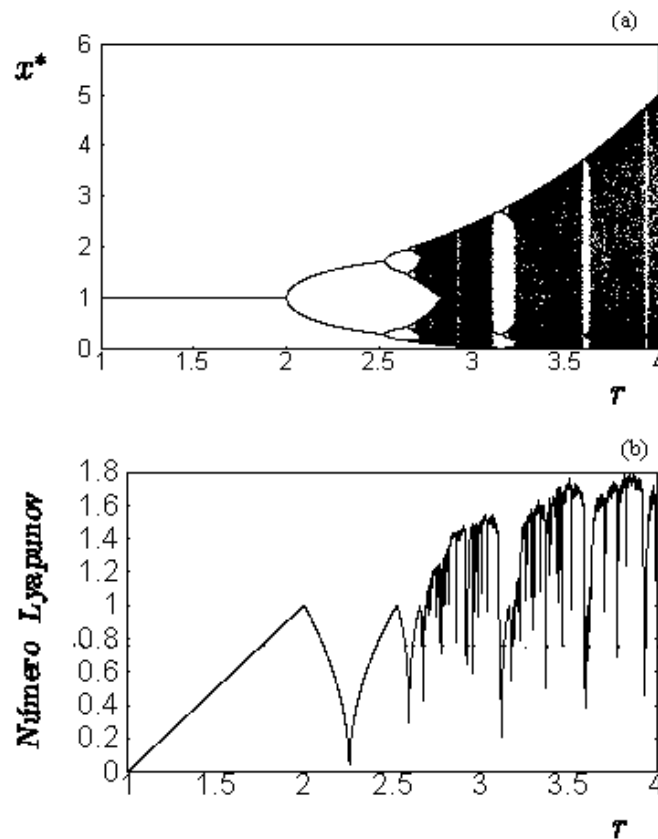


Figura 2.5: Gráfico do diagrama de bifurcação da função exponencial logística (a) e gráfico do número de Lyapunov da função exponencial logística (b).

Compare a figura 2.5 (a) e (b), e observe que obtemos números de Lyapunov (detalhes no capítulo 3) maiores que 1 nas regiões onde o modelo apresenta caos.

Foram realizadas simulações com o sistema unidimensional em forma de anel em busca de padrões espaciais produzidos pela migração dependente da densidade considerando apenas os valores do parâmetro r onde o comportamento do mapa exponencial logístico é estável, ou seja, $0 < r < 2$. As condições iniciais para o sistema são dadas por (2.21), como pode ser visto na seção 2.3, e o parâmetro A da função de migração dependente da densidade, neste caso é $A = \frac{c+1}{c-1}$, $c > 1$. É fácil verificar que o ponto de inflexão de $\mu(x)$ (ver equação 2.19) coincide com o ponto de equilíbrio do modelo desacoplado $x^* = 1$.

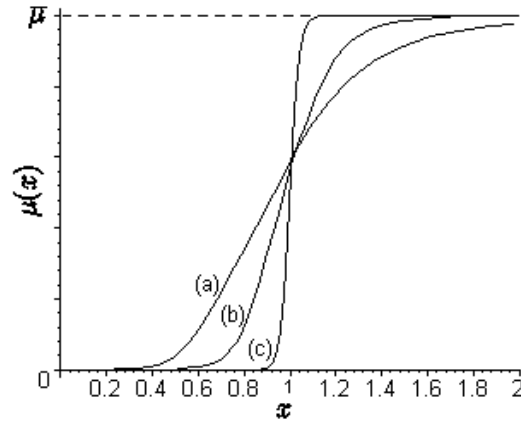


Figura 2.6: Gráfico da função de migração dependente da densidade (função de Hill) para diferentes valores de c : (a) $c = 5$, (b) $c = 10$ e (c) $c = 50$.

Assim, a função de migração dependente da densidade para este valor de A é dada por

$$\mu(x) = \frac{\bar{\mu}x^c}{\frac{c+1}{c-1} + x^c}.$$

Observe na figura 2.6 que aumentos no valor de c fazem com que o ponto de equilíbrio $x^* = 1$ se aproxime do ponto de inflexão de μ . Aumentos em c também fazem com que a quantidade de indivíduos que migra de um sítio para outro se aproxime de $\bar{\mu}$, a fração migratória máxima, de forma mais abrupta. Cálculos simples fornecem que

$$\phi'(x^*) = \frac{\bar{\mu}}{4c}(c+3)(c-1), \quad (2.23)$$

onde $\phi(x) = x\mu(x)$. Tomando c suficientemente grande, segue-se que,

$$\phi'(x^*) \cong \frac{\bar{\mu}c}{4} + \frac{\bar{\mu}}{2}, \quad (2.24)$$

e, então, $\phi'(x^*)$ torna-se suficientemente grande também e o sistema pode ser desestabilizado (ver figura 2.2). No limite, quando $c \rightarrow \infty$

$$\mu(x) = \begin{cases} 0, & x < x^* \\ \frac{\bar{\mu}}{2}, & x = x^* \\ \bar{\mu}, & x > x^*. \end{cases}$$

Portanto, para uma densidade populacional abaixo do ponto de equilíbrio $x^* = 1$, não ocorre movimento migratório. Neste caso, a densidade populacional na geração

seguinte é descrita apenas pelo processo de dinâmica local. Se a densidade populacional estiver acima do ponto de equilíbrio, ocorre migração dos indivíduos com taxa $\bar{\mu}$. Se a densidade populacional estiver exatamente no ponto de equilíbrio $x^* = 1$, ocorre uma migração que corresponde à metade da fração migratória máxima.

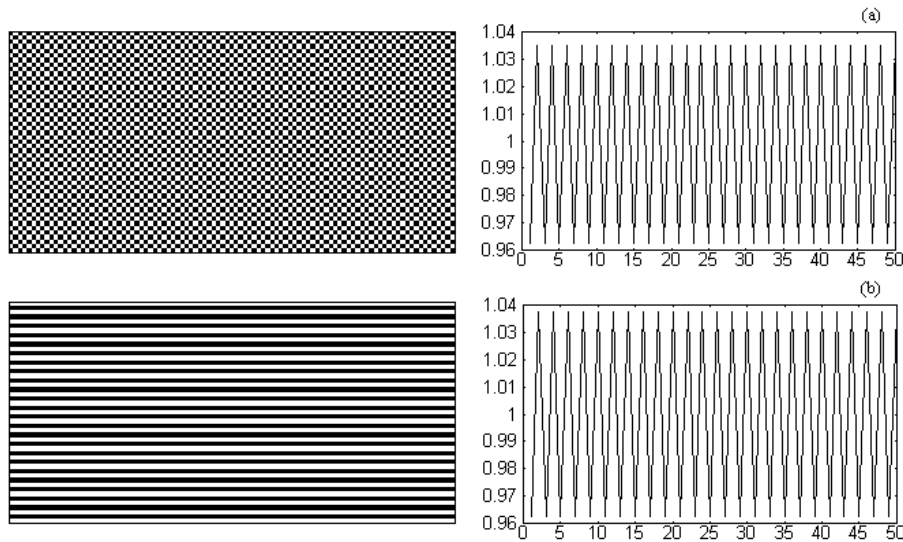


Figura 2.7: Gráficos espaço-tempo e amplitude-espaço para o mapa exponencial logístico: (a) População com 50 sítios, $N = 1$, $r = 0.1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 20$ e $\bar{\mu} = 0.2$; (b) População com 50 sítios, $N = 1$, $r = 1.9$ e função migratória dependente da densidade com $c = 20$ e $\bar{\mu} = 0.2$. Nos gráficos espaço-tempo 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 50000 transientes, nos amplitude-espaço os resultados foram plotados após o descarte de 50000 transientes.

A figura 2.7 mostra gráficos amplitude-espaço e espaço-tempo de um sistema unidimensional acoplado com 50 sítios para o mapa exponencial logístico.

Podemos observar na figura 2.7 (a) que a densidade populacional em cada passo de tempo está alternadamente acima ou abaixo do ponto de equilíbrio. Ou seja, temos um padrão xadrez com a densidade populacional variando em cada passo de tempo. Num passo de tempo t , a densidade populacional está acima do ponto de equilíbrio, e no passo seguinte $(t + 1)$ a densidade populacional está abaixo do ponto de equilíbrio para todo t e para todo sítio $i = 1, 2, \dots, n$. Este padrão foi encontrado para $0 < r < 1$, que corresponde ao lado direito da figura 2.2, e onde,

para o modelo de um único sítio, a densidade populacional se aproxima do ponto de equilíbrio monotonicamente. Observamos que, em todos os sítios, a população, a partir de um certo tempo, oscila de forma periódica entre dois valores, apresentando um padrão “zig-zag” (ver gráfico amplitude-espaco figura 2.7(a)). Estes mesmos resultados foram encontrados em [43] para o mesmo sistema, porém com os parâmetros da função de migração dependente da densidade $\bar{\mu} = 0.4$ e $c = 10$.

Na figura 2.7 (b) obtemos um padrão totalmente listrado. Neste caso a densidade populacional num dado sítio está acima do ponto de equilíbrio para todo passo de tempo, e no sítio adjacente a população está abaixo do ponto de equilíbrio para todo t . Nos gráficos amplitude-espaco obtemos um padrão “zig-zag” com a densidade populacional oscilando entre dois valores. Este padrão também foi encontrado por [37] que investigou uma população de uma única espécie distribuída em n “patches” com o processo de migração precedendo o processo de reprodução, e fração migratória diferente da que estamos usando neste trabalho.

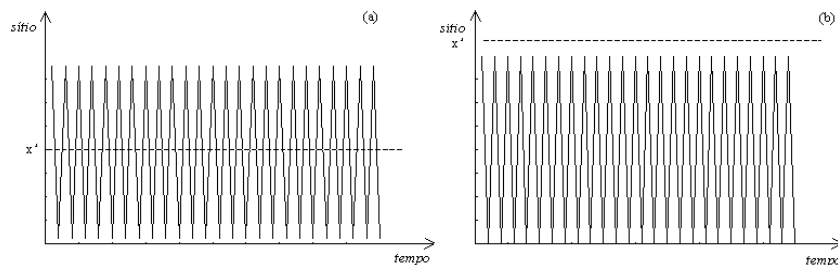


Figura 2.8: Gráfico sítio-tempo para o mapa exponencial logístico com 50 sítios, $N = 1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 20$ e $\bar{\mu} = 0.2$ e em (a) $r = 0.1$, (b) $r = 1.9$. Plotamos 100 passos de tempo após o descarte de 50000 transientes.

No gráfico sítio-tempo 2.8 (a), observamos que a densidade populacional oscila acima e abaixo do ponto de equilíbrio em cada passo de tempo, e em todos os sítios. Isso resulta no padrão espacial xadrez (ver gráfico espaco-tempo 2.7 (a)). Para o gráfico sítio-tempo 2.8 (b) representamos um sítio onde a população oscila toda abaixo do ponto de equilíbrio para todo passo de tempo. Em outros sítios obtemos a população ora oscilando toda abaixo do ponto de equilíbrio (caso figura

2.8 (b)), ora oscilando toda acima do ponto de equilíbrio. Este comportamento gera o padrão espacial listrado, conforme já visto na figura espaço-tempo 2.7 (b).

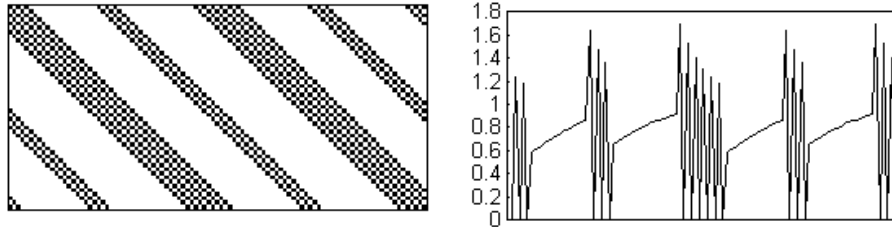


Figura 2.9: Gráficos espaço-tempo e sítio-tempo para o mapa exponencial logístico com 50 sítios, $N = 1$, $r = 0.1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 45$ e $\bar{\mu} = 1$.

Na figura 2.9 obtemos um padrão periódico. A densidade populacional em cada sítio k oscila acima e abaixo do ponto de equilíbrio durante um certo tempo com a amplitude das oscilações decrescendo de forma sutil. Em seguida, permanece abaixo do ponto de equilíbrio crescendo de forma quase linear, voltando a oscilar novamente (ver figura 2.9 sítio-tempo). Note que este padrão foi encontrado para um valor de fronteira $\bar{\mu} = 1$. O comportamento espacial de todos os sítios é idêntico, apenas diferem pelo deslocamento no tempo. Este comportamento é característico de ondas viajantes¹.

A configuração espaço-tempo (ver figura espaço-tempo 2.9, 2.10 (a), (b) e (c)) é típica de uma espiral cilíndrica plana. Se tomarmos o gráfico espaço-tempo e, fizermos dele um cilindro tomando como altura do cilindro os passos de tempo e como base os sítios envolvidos no sistema, percebemos que isso resulta em uma espiral cilíndrica. Durante a propagação da espiral cilíndrica, é fácil observar o seu comportamento repetitivo. Os padrões variam desde densidades populacionais que oscilam acima e abaixo do ponto de equilíbrio, por um certo período de tempo, a densidades populacionais permanecendo abaixo do ponto de equilíbrio.

Padrões parecidos com os de 2.9 também foram encontrados para um valor de $\bar{\mu}$ diferente do valor de fronteira. Observe a figura 2.10 (a), (b) e (c).

¹Ondas (soluções da equação) que se movem no tempo sem apresentar mudança na sua forma.

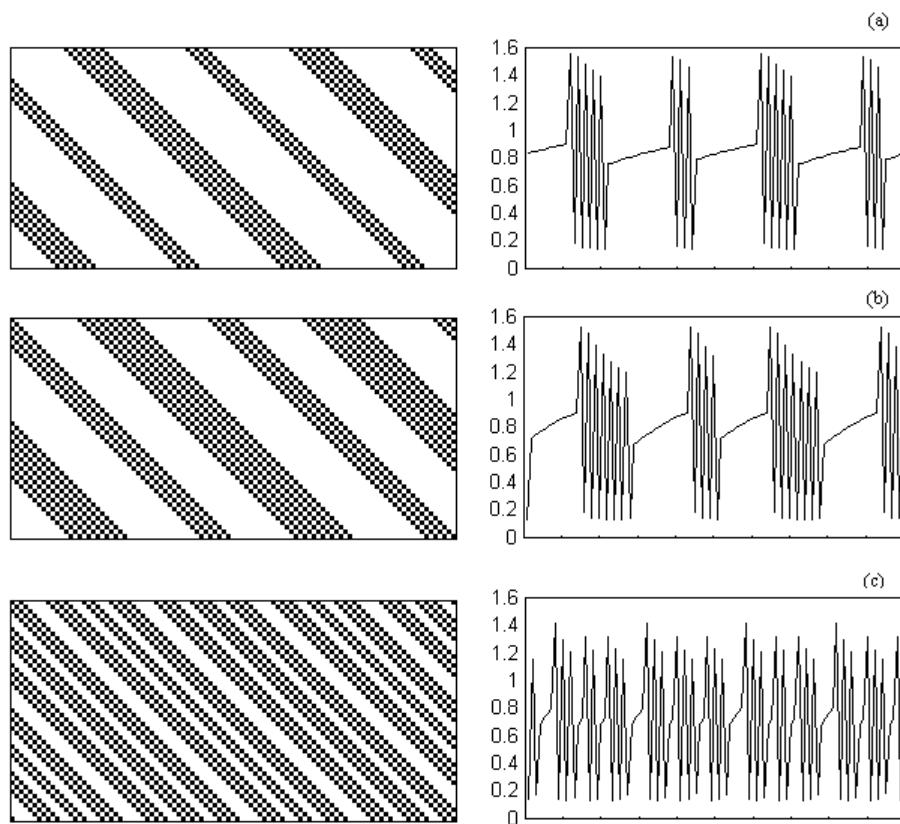


Figura 2.10: Gráficos espaço-tempo e sítio-tempo para o mapa exponencial logístico para uma população de 50 sítios e $N = 1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 25$ e $\bar{\mu} = 0.9$ nos casos (a) $r = 0.05$, (b) $r = 0.1$ e (c) $r = 0.2$. Plotamos 100 passos de tempo, após o descarte de 50000 transientes.

Conforme a taxa de crescimento r cresce, o padrão espacial torna-se mais denso (veja gráfico espaço-tempo e sítio-tempo), ou seja, aumenta a frequência das oscilações. Os gráficos sítio-tempo, após o descarte de 50000 transientes, mostram para r suficientemente próximo de zero, isto é, quando a taxa de crescimento populacional está muito baixa, a população oscilando acima e abaixo do ponto de equilíbrio com frequência menor do que os casos onde tomamos uma taxa de crescimento maior. Observamos o comportamento, para esses mesmos parâmetros da figura 2.10, porém com o valor de r tendendo a um (ponto de equilíbrio da função que descreve a dinâmica local) e percebemos que o padrão espacial (gráfico espaço-tempo) torna-se todo xadrez (regular), passando por um período quase caótico, como também

podemos observar no diagrama de bifurcação (ver figura 2.11 e 2.12). A figura 2.11 representa o diagrama de bifurcação de um dado sítio do sistema, e a figura 2.12 representa o diagrama de bifurcação do sítio consecutivo ao caso anterior. Observe a figura 2.11 para os valores de r maiores do que um. Conforme r tende a dois, passamos por uma região caótica tipicamente conhecida por cascata de bifurcação. Note que esta cascata de bifurcação, encontrada para os valores de r compreendido entre 1 e 1.5, é bem similar à cascata de bifurcação encontrada para a função exponencial logística (ver figura 2.5).

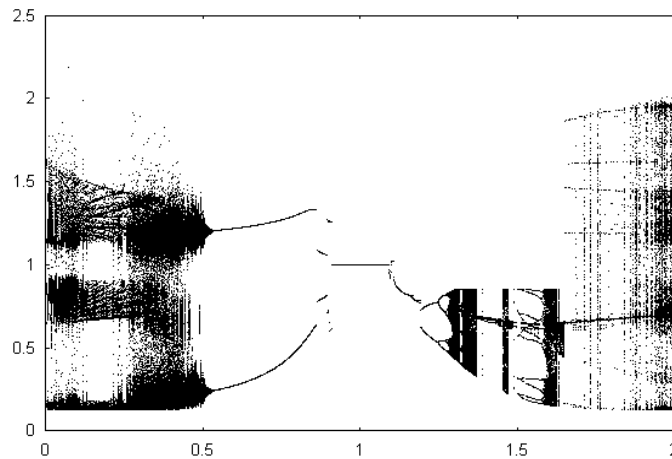


Figura 2.11: Diagrama de bifurcação para um determinado sítio do sistema acoplado de 50 sítios com $N = 1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 25$ e $\bar{\mu} = 0.9$. Foram plotados 100 passos de tempo após o descarte de 5000 transientes.

Analisando as figuras 2.7 (a), 2.9 e 2.10 (a), (b) e (c) observamos um comportamento de certa forma surpreendente, pois em todos estes casos temos um padrão com periodicidade no tempo e no espaço. Note que, para os valores de r compreendidos no mesmo intervalo $(0, 1)$, o modelo isolado (de um único sítio) apresenta um comportamento bem estável com aproximação monotônica. Observe que, para este caso, os padrões espaciais (espaço-tempo) apresentam-se mais complexos. Padrões espaciais (ver gráfico espaço-tempo 2.7 (b)) mais simples apareceram na região onde o modelo de um único sítio apresenta oscilações.

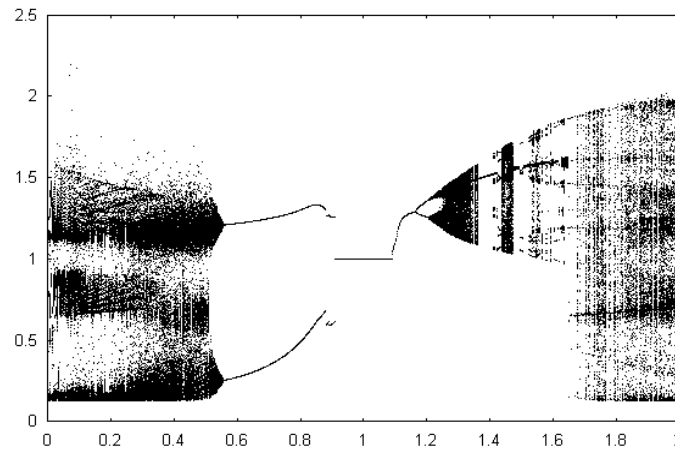


Figura 2.12: Diagrama de bifurcação para um determinado sítio do sistema acoplado de 50 sítios com $N = 1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 25$ e $\bar{\mu} = 0.9$. Este sítio é consecutivo ao sítio da figura 2.11. Foram plotados 100 passos de tempo após o descarte de 5000 transientes.

A figura 2.13 (a), (b), (c) e (d) apresenta padrões mais complexos. Na figura espaço-tempo 2.13 (a) e (b) observamos padrões que não apresentam regularidade. O comportamento em cada sítio também apresenta-se de forma bastante irregular. A figura 2.13 (c) e (d) apresentam simetria. Analisamos o comportamento de cada um dos 50 sítios de ambos os casos (figura 2.13 caso (c) e (d)) e obtivemos os sítios oscilando de forma periódica.

Os gráficos amplitude-espço referentes à figura 2.14 (a), (b), (c) e (d) mostram a configuração da quantidade de indivíduos em cada sítio, após o descarte de 50000 transientes. É possível perceber que a densidade populacional apresenta-se totalmente irregular para os casos da figura 2.14 (a) e (b). Nos casos da figura 2.14 (c) e (d) é possível perceber alguma regularidade na densidade populacional dos sítios. O comportamento dos 50 sítios nos casos da figura 2.13 (c) e (d) apresenta-se sempre de forma periódica, já nos casos da figura 2.13 (a) e (b) os sítios não apresentaram comportamento regular. Investigaremos o que está acontecendo com estes dois padrões (2.13 (a) e (b)) no próximo capítulo, realizando o cálculo do número de Lyapunov.

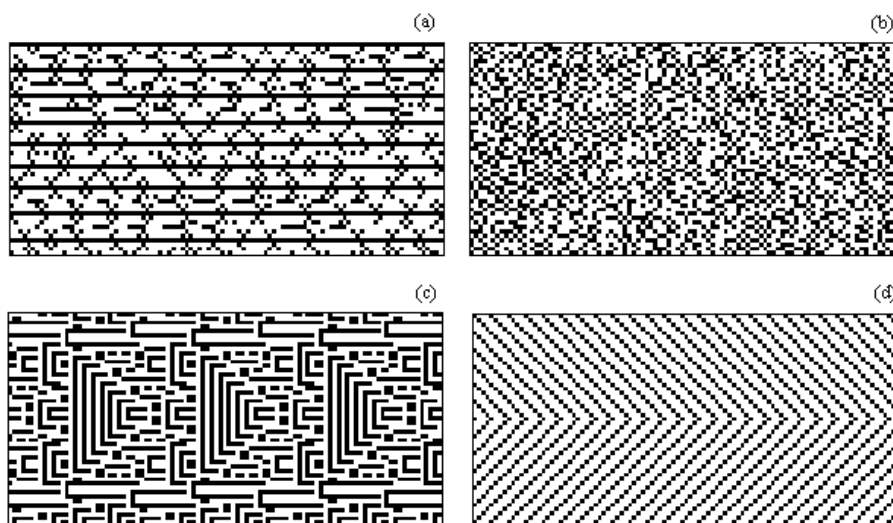


Figura 2.13: Gráficos espaço-tempo para o mapa exponencial logístico para uma população de 50 sítios e $N = 1$ nos casos: (a) $r = 1.05$ e função migratória dependente da densidade com $c = 55$ e $\bar{\mu} = 1$; (b) $r = 0.95$ e função migratória dependente da densidade com $c = 500$ e $\bar{\mu} = 1$; (c) $r = 1.95$ e função migratória dependente da densidade com $c = 50$ e $\bar{\mu} = 0.9$ e (d) $r = 0.8$ e função migratória dependente da densidade com $c = 500$ e $\bar{\mu} = 0.8$. Em todas as simulações 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 50000 transientes.

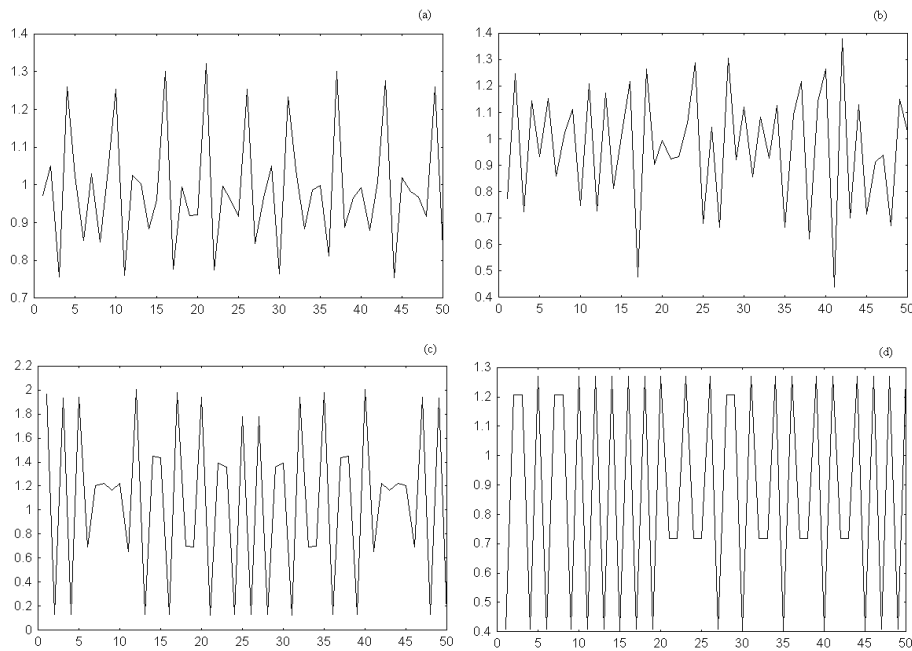


Figura 2.14: Gráficos amplitude-espço para o mapa exponencial logístico para uma população de 50 sítios. Os valores dos parâmetros nos casos (a), (b), (c) e (d) são os valores dados na figura 2.13 (a), (b), (c) e (d), respectivamente. Os gráficos foram plotados após 50000 iterações.

Observamos que estes padrões, mais complexos, foram encontrados para valores próximos à fronteira da fração migratória $\bar{\mu}$ e em alguns casos para valores suficientemente grandes de c (caso figura 2.13 (b), (c) e (d)) .

Em todas as simulações da forma espaço-tempo, para o caso da dinâmica local descrita pela função exponencial logística, percebemos que o comportamento dos padrões espaciais apresentou-se, para o caso $-1 \leq f'(x^*) < 0$ (correspondente a $1 \leq r < 2$ - região representada pelo lado esquerdo da figura 2.2) bem diferente do que quando $0 \leq f'(x^*) \leq 1$ (corresponde a $0 \leq r \leq 1$, região dada pelo lado direito da figura 2.2). A instabilidade causada pela migração dependente da densidade gera padrões espaciais bem diferentes em cada região. Os padrões encontrados quando $-1 \leq f'(x^*) < 0$, que correspondem à taxa de crescimento variando no intervalo $[1, 2)$, envolvem padrões espaciais listrados ou que contém listras. Já os padrões encontrados quando $0 \leq f'(x^*) \leq 1$, ou seja, a taxa de crescimento da população é

pequena $((0, 1])$, são da forma xadrez ou quase xadrez. Isto é facilmente verificado nos padrões que apresentamos ao longo deste trabalho.

2.3.2 Função de Beverton-Holt

Analisaremos, nesta seção, o sistema (2.8) utilizando f , a função que descreve o comportamento da dinâmica local do sistema, como sendo a função de Beverton-Holt dada por

$$f(x) = \frac{\lambda x}{1 + \beta x}, \quad \lambda > 1, \quad \beta > 0, \quad (2.25)$$

onde λ é a taxa de crescimento intrínseca e β é qualquer constante positiva. Observe o gráfico da função de Beverton-Holt na figura 2.15. O comportamento da solução da equação $x_{t+1} = f(x_t)$ com f definida por (2.25) para $\lambda > 1$ é sempre estável para $\forall x \in \mathbb{R}^+$.

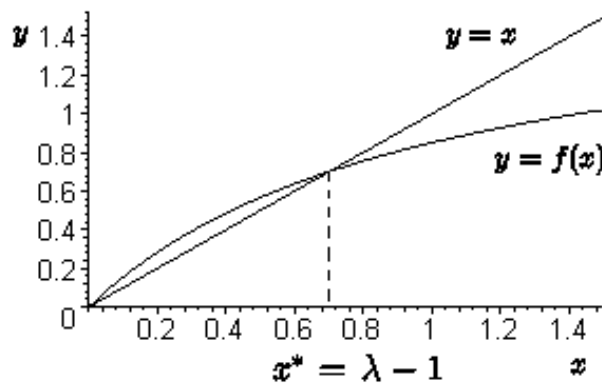


Figura 2.15: Gráfico da função de Beverton-Holt dado pela equação (2.25).

É fácil ver que o único ponto de equilíbrio da equação $x_{t+1} = f(x_t)$ com f dada por (2.25) é $x^* = \frac{\lambda-1}{\beta}$. Por simplicidade tomaremos $\beta = 1$, portanto, $x^* = \lambda - 1$. Isto não afeta o desenvolvimento dos cálculos e simulações, pois β somente controla o tamanho do ponto de equilíbrio x^* .

Analisando o sistema sem a presença de migração, isto é, com um único sítio, temos que a dinâmica temporal da população é dada pela equação a diferenças

não linear

$$x_{t+1} = f(x_t) = \frac{\lambda x_t}{1 + \beta x_t}, \quad \beta > 0, \quad \lambda > 1, \quad (2.26)$$

conhecida como mapa de Beverton-Holt e x_0 é um valor dado inicialmente. Fazendo uma mudança de variável da forma $y_t = \frac{1}{x_t}$, obtemos, através de cálculos simples, a equação a diferenças linear não homogênea

$$y_{t+1} - \frac{1}{\lambda} y_t = \frac{1}{\lambda},$$

cuja solução é da forma

$$y_t = \frac{B}{\lambda^t} + \frac{1}{\lambda - 1},$$

onde $B = \frac{y_0 - \frac{1}{\lambda - 1}}{\lambda - 1}$. Portanto, a solução da equação a diferenças (2.26) é

$$x_t = \frac{x_0 \lambda^t (\lambda - 1)}{\lambda - 1 + x_0 (\lambda^t - 1)}. \quad (2.27)$$

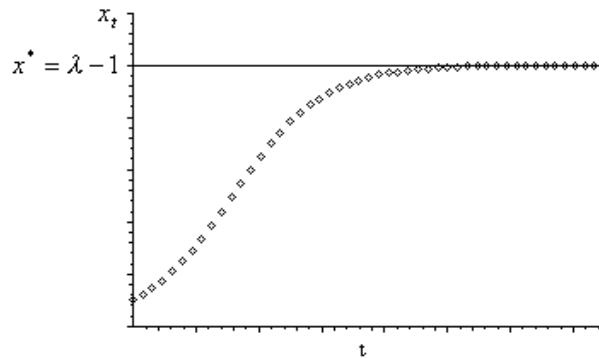


Figura 2.16: Gráfico da solução (2.27).

Observando a figura 2.16 pode-se ver que, dado qualquer x_0 abaixo do ponto de equilíbrio, geramos uma sequência monótona crescente de pontos que converge para o ponto $x^* = \lambda - 1$. O mesmo ocorre se tomarmos um x_0 inicial acima do ponto de equilíbrio. Para este caso temos uma sequência monótona decrescente de pontos convergindo para o ponto $x^* = \lambda - 1$. Isto significa que dada qualquer quantidade inicial de indivíduos acima ou abaixo do ponto de equilíbrio, a dinâmica temporal do sistema leva a densidade populacional sempre a se estabilizar no ponto de equilíbrio.

Realizamos simulações para o sistema (2.8) acoplado com 50 sítios utilizando a população inicial como (2.21) citada no início da seção 2.3 e a função migratória dependente da densidade μ dada pela função de Hill (2.18). Para este caso tomamos A como, $A = (\lambda - 1)^c \left(\frac{c+1}{c-1}\right)$, $c > 1$, e então, a função de migração dependente da densidade fica na forma

$$\mu(x) = \frac{\bar{\mu}x^c}{(\lambda - 1)^c \left(\frac{c+1}{c-1}\right) + x^c}.$$

É fácil verificar que isto implica que o ponto fixo do sistema de um sítio $x^* = \lambda - 1$ coincide com o ponto de inflexão de $\mu(x)$.

Observe na figura 2.17 que aumentos no valor do parâmetro c fazem com que o ponto de equilíbrio $x^* = \lambda - 1$ se aproxime do ponto de inflexão de μ . Conforme aumentamos c , a quantidade de indivíduos que migra no sistema se aproxima de $\bar{\mu}$, a fração migratória máxima, de forma mais abrupta.

No limite, quando $c \rightarrow \infty$

$$\mu(x) = \begin{cases} 0, & x < x^* = \lambda - 1 \\ \frac{\bar{\mu}}{2}, & x = x^* \\ \bar{\mu}, & x > x^* = \lambda - 1. \end{cases}$$

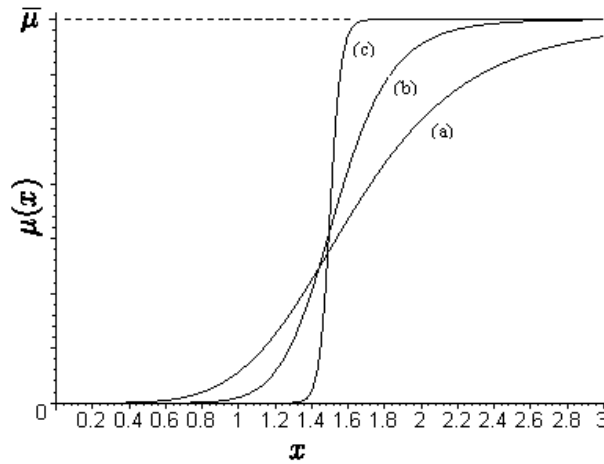


Figura 2.17: Gráfico da função de migração dependente da densidade (função de Hill) para diferentes valores de c : (a) $c = 5$, (b) $c = 10$ e (c) $c = 50$, com $\lambda = 2.5$, ou seja, $x^* = \lambda - 1 = 1.5$.

De fato, para $x < x^*$, dado $\gamma > 0 \exists l > 0$ tal que $\forall c \geq l$

$$\left(\frac{\lambda-1}{x}\right)^c \left(\frac{c+1}{c-1}\right) > \left(\frac{\lambda-1}{x}\right)^c = (1+\epsilon)^c \geq \gamma.$$

Portanto, para todo $c \geq l$

$$\mu(x) = \frac{\bar{\mu}x^c}{(\lambda-1)^c \left(\frac{c+1}{c-1}\right) + x^c} = \frac{\bar{\mu}}{\left(\frac{\lambda-1}{x}\right)^c \left(\frac{c+1}{c-1}\right) + 1} < \frac{\bar{\mu}}{\gamma+1},$$

como consequência, escolhendo γ suficientemente grande $\mu(x) \rightarrow 0$ quando $c \rightarrow \infty$.

Para $x > x^*$, é fácil ver que

$$\left(\frac{\lambda-1}{x}\right)^c \left(\frac{c+1}{c-1}\right) = \left(1 + \frac{2}{c-1}\right) \left(\frac{\lambda-1}{x}\right)^c < 2 \left(\frac{\lambda-1}{x}\right)^c.$$

Mas $\left(\frac{\lambda-1}{x}\right) < 1$. Logo, $\left(\frac{\lambda-1}{x}\right)^c \left(\frac{c+1}{c-1}\right) \rightarrow 0$ quando $c \rightarrow \infty$. E, portanto, $\mu(x) \rightarrow \bar{\mu}$ quando $c \rightarrow \infty$. Assim, para uma densidade populacional acima do ponto de equilíbrio ocorre uma migração com taxa constante dada por $\bar{\mu}$, e se estiver abaixo do ponto de equilíbrio não ocorre migração. Quando estivermos exatamente no ponto de equilíbrio, ocorre uma migração com taxa constante que é equivalente à metade da fração migratória máxima $\bar{\mu}$. A migração para este caso, quando $k \rightarrow \infty$, ocorre da mesma forma que para o caso da função exponencial logística, vista no caso anterior.

Cálculos simples fornecem que $\phi'(x^*)$, neste caso, é dada exatamente pela expressão (2.23) encontrada para o caso da função exponencial logística. E portanto, vale a mesma análise feita na seção anterior.

Observe na figura 2.18 (a), (b) e (c) que a migração dependente da densidade causou instabilidade no sistema acoplado com 50 sítios. Os gráficos espaço-tempo apresentam padrões espaciais periódicos com a densidade populacional ora oscilando acima e abaixo do ponto de equilíbrio $x^* = \lambda - 1$ e ora permanecendo somente abaixo do ponto de equilíbrio. Podemos observar melhor este comportamento analisando os gráficos sítio-tempo que mostram um dado sítio que representa o padrão de comportamento dos demais sítios. Neste, observa-se a população oscilando por um certo período de tempo, e em seguida, permanecendo abaixo do

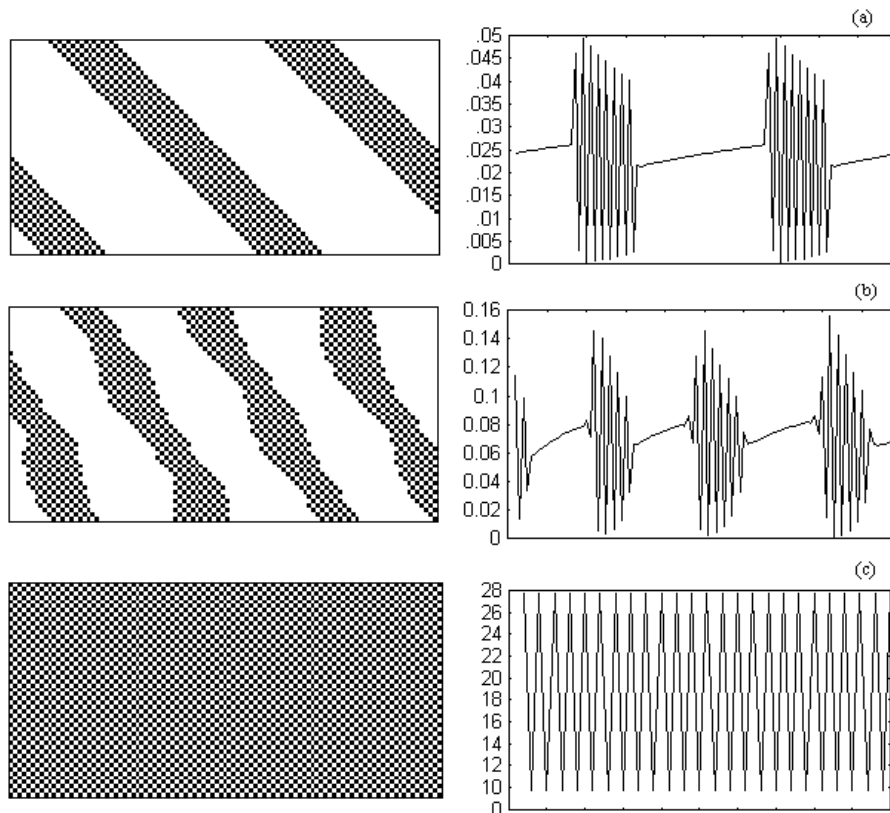


Figura 2.18: Gráficos espaço-tempo e sítio-tempo para uma população de 50 sítios e $N = 1$ com: (a) $\lambda = 1.03$ e função migratória dependente da densidade com $c = 10$ e $\bar{\mu} = 1$; (b) $\lambda = 1.09$ e função migratória dependente da densidade com $c = 10$ e $\bar{\mu} = 1$; (c) $\lambda = 20$ e função migratória dependente da densidade com $c = 60$ e $\bar{\mu} = 0.75$. O ponto de equilíbrio em (a) $x^* = 0.03$, (b) $x^* = 0.09$ e (c) $x^* = 19$. Em todas as simulações 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 50000 transientes.

ponto de equilíbrio. Padrões parecidos com a figura 2.18 (a) também foram encontrados para a função exponencial logística. A figura 2.18 (c) apresenta um padrão espacial totalmente xadrez. A série temporal (ver sítio-tempo) para este caso mostra o comportamento dos sítios alternando-se entre dois valores acima e abaixo do ponto de equilíbrio, o que caracteriza o padrão xadrez. Este padrão espacial também foi encontrado para o caso da função exponencial logística.

Quando aumentamos a taxa de crescimento intrínseca da população, obtemos um padrão espacial de período 2, nos outros casos quando a taxa de crescimento da população é baixa obtemos padrões periódicos, porém com períodos bem maiores que no caso anterior.

Padrões mais complexos, como os apresentados para a função exponencial logística na seção anterior, não foram encontrados para a função de Beverton-Holt em todas as simulações que realizamos.

Comparando os resultados obtidos para a função de Beverton-Holt com os obtidos para a função exponencial logística para $0 < r < 1$, foi possível perceber que o padrão de comportamento é bastante similar. Note que, em ambos os casos, a aproximação para o ponto de equilíbrio no modelo isolado acontece de forma monotônica.

2.4 Análise do Caso Bidimensional-Redes2D

Nesta seção analisaremos a dinâmica da metapopulação para o caso bidimensional.

Vários trabalhos apresentam estudos para o caso onde a vizinhança é dada por um domínio bidimensional. Entre eles, Hassell et al. [4], onde pode-se ver que a densidade populacional de hospedeiro-parasitóides pode exibir padrões complexos como ondas espirais, caos espacial e “crystal lattice” (padrão cristalino), dependendo dos parâmetros de migração dos hospedeiros e parasitóides. Ruxton [38]

observou que crescimentos na migração causam uma série de bifurcações podendo levar ao caos. Kaneko [22] encontrou alguns padrões espaciais como caos espaço temporal.

Enumeramos os n^2 sítios por um par de índices (i, j) , $i, j = 1, 2, \dots, n$, formando uma rede quadrada. Utilizamos a vizinhança de um dado sítio (k, l) como a vizinhança de Moore dada pelo conjunto (2.3) por

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

definida no início deste capítulo. O número de vizinhos de um certo sítio (k, l) é dado por $\#Viz(k, l) = 4N(N + 1)$, onde N é o raio da vizinhança. Assim, quando $N = 1$, os vizinhos do sítio (k, l) serão os oito sítios mais próximos como podemos observar na figura 2.1.

Supomos que os indivíduos (emigrantes) deixam um dado sítio com a mesma proporção para todos os vizinhos, ou seja, $c_{ij} = \frac{1}{4N(N+1)}$.

Assim, o sistema (2.8) toma a forma

$$x_{t+1}^{ij} = (1 - \mu(f(x_t^{ij})))f(x_t^{ij}) + \frac{1}{4N(N+1)} \sum_{(k,l) \in Viz(i,j)} \mu(f(x_t^{kl}))f(x_t^{kl}), \forall i, j = 1, 2, \dots, n, \quad (2.28)$$

onde μ é a função de migração dependente da densidade dada pela função de Hill (ver equação (2.18)), f é a função que incorpora os processos de reprodução e sobrevivência (dinâmica local) que consideraremos em dois casos: (i) função exponencial logística (2.22) e (ii) função de Beverton-Holt (2.25).

Utilizando as condições estabelecidas (ver seção 2.1 e [43]) para que a migração dependente da densidade desestabilize o sistema (2.8), realizamos várias simulações numéricas em busca de padrões causados pela migração dependente da densidade.

A condição inicial do sistema é escolhida aleatoriamente próxima ao ponto de equilíbrio do sistema, como para o caso das redes unidimensionais em forma de anéis cíclicos.

Os gráficos mapa instantâneo são organizados da seguinte forma: ao longo do eixo x temos i sítios com $i = 1, 2, \dots, n$, e ao longo do eixo y temos j sítios $j = 1, 2, \dots, n$, formando dessa forma uma rede quadrada. Para cada passo de tempo t fixo, a célula (i, j) será pintada de branco se $x_t^{ij} < x^*$ (densidade populacional no sítio (i, j) estiver abaixo do valor de equilíbrio) e será pintada de preto se $x_t^{ij} > x^*$ (densidade populacional acima do valor de equilíbrio). Isto é, em cada instante de tempo temos uma “fotografia” mostrando a configuração espacial da população.

2.4.1 Função Exponencial Logística

Para os resultados que seguem estamos utilizando a função exponencial logística dada pela equação (2.22) para descrever a dinâmica local do sistema. Observe a evolução do sistema na figura 2.19 até obtermos o padrão estrutura cristalina (ver figura 2.19 (c)) para uma população de uma única espécie discreta no tempo. Apresentamos o mapa instantâneo em 10, 20 e 10100 iterações. Através de várias simulações numéricas realizadas, foi possível perceber que a partir de 50 iterações o sistema permanece sempre na forma “crystal lattice” (estrutura cristalina) ver figura 2.19 (c). Este mesmo padrão de estruturas cristalinas foi encontrado por [4] e [14] para uma população de duas espécies interagindo (hospedeiro-parasitóide), com taxa de migração dos parasitóides totalmente diferente da taxa de migração dos hospedeiros.

Na figura 2.20 podemos observar a evolução do sistema em 3 passos de tempo distintos. O sistema evolui e, a partir de 200 iterações, permanece sempre na forma da figura 2.20 (c), que é uma estrutura quase cristalina. Este padrão espacial mantém-se nessa forma após a realização de 50000 iterações.

A figura 2.21 apresenta um padrão regular tanto para o mapa instantâneo (2.21 (a)) como para o espaço-tempo (2.21 (b)). Para o mapa instantâneo estamos realizando as simulações com 2500 sítios dispostos numa rede quadrada 50×50 . Para o caso espaço-tempo temos ao longo do eixo horizontal 100 passos de tempo plotados após o descarte de 10000 transientes, e ao longo do eixo ver-

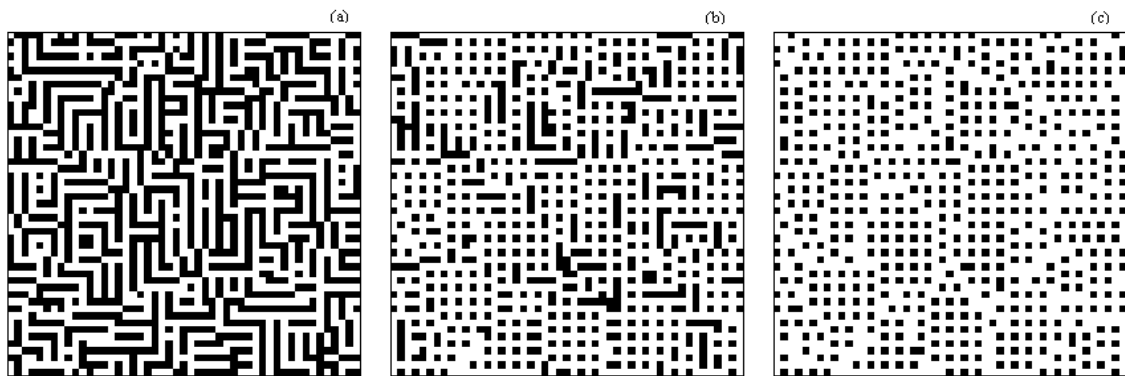


Figura 2.19: Evolução do mapa instantâneo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 com $N = 1$, $r = 1.055$ e função migratória dependente da densidade com $c = 100$ e $\bar{\mu} = 0.6$. Em (a) o mapa instantâneo corresponde ao passo de tempo 10, em (b) ao passo de tempo 20 e em (c) para o passo de tempo 10100.

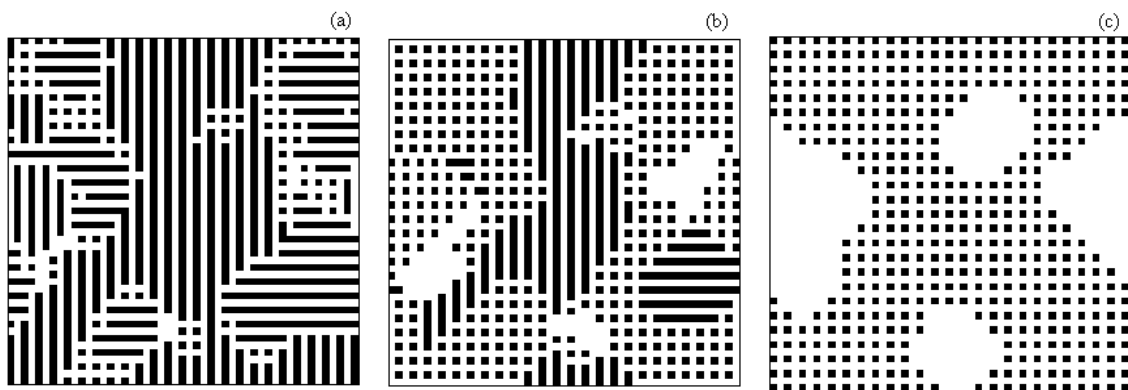


Figura 2.20: Evolução do mapa instantâneo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 com $N = 1$, $r = 0.5$, e função migratória dependente da densidade com $c = 75$ e $\bar{\mu} = 0.1$. Em (a) o mapa instantâneo corresponde ao passo de tempo 100, em (b) ao passo de tempo 125 e em (c) para o passo de tempo 10100.

tical temos os sítios envolvidos no sistema. Os 2500 sítios estão representados no eixo vertical na seguinte disposição: $(1, 1), (1, 2), \dots, (1, n), (2, 1), (2, 2), \dots, (2, n), \dots, (n, 1), (n, 2), \dots, (n, n)$. Analisamos o comportamento de cada um dos sítios que compõem a rede bidimensional, e percebemos que todos eles apresentam um comportamento periódico com a densidade populacional oscilando acima e abaixo do ponto de equilíbrio, gerando assim um padrão espacial xadrez (ver figura 2.21 (b)). Observe que a taxa de crescimento da população é baixa, e conforme o caso de redes unidimensionais em forma de anel, obtemos padrões espaciais da forma espaço-tempo com “xadrez”.

Na figura 2.22 (a) temos o mapa instantâneo disposto numa rede quadrada bidimensional 50×50 não apresentando regularidade. O caso espaço-tempo (ver figura 2.22 (b)) também não apresenta regularidade, entretanto apresenta um comportamento com listras, de acordo com o que encontramos para o caso de redes unidimensionais. Realizamos a análise de cada um dos sítios e percebemos que o comportamento para alguns sítios apresenta-se oscilando entre dois valores sempre acima ou sempre abaixo do equilíbrio para todo passo de tempo. E para outros sítios de acordo a evolução do tempo a densidade populacional tende a um valor constante que está acima ou abaixo do equilíbrio.

Note que para um valor de $\bar{\mu}$ maior (ver figura 2.22) obtemos um mapa instantâneo mais complexo que para o caso de um $\bar{\mu}$ menor (ver figura 2.21). Este mesmo fato ocorreu para o caso em que utilizamos redes unidimensionais em forma de anel.

Padrões espaciais (mapa instantâneo) mais complexos surgiram utilizando valores de $\bar{\mu}$ tendendo à fronteira $\bar{\mu} = 1$ como podemos observar nas figuras 2.23 e 2.24 (b). Estes padrões não apresentam regularidade como facilmente pode-se observar. Na figura 2.23 apresentamos o mapa instantâneo em dois passos de tempo distintos, após o descarte dos respectivos transientes. Comparando a figura 2.23 (a) com (b) é fácil ver que predomina a densidade populacional abaixo do ponto de equilíbrio para o caso 2.23 (b). No caso da figura 2.24 (b) observe que a configuração

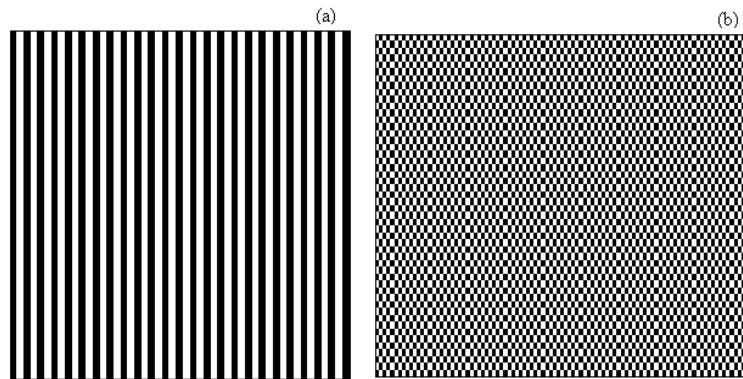


Figura 2.21: Gráfico mapa instantâneo e espaço-tempo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 com $N = 1$, $r = 0.1$ e função migratória dependente da densidade com $c = 60$ e $\bar{\mu} = 0.1$. Em (a) o mapa instantâneo na iteração 10000, e em (b) 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 10000 transientes.

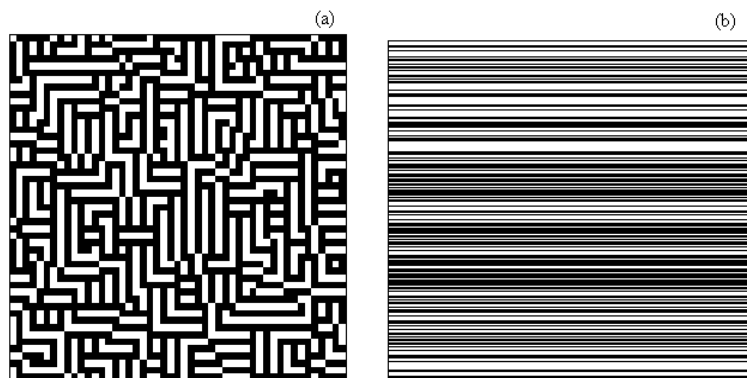


Figura 2.22: Gráfico mapa instantâneo e espaço-tempo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 com $N = 1$, $r = 1.95$ e função migratória dependente da densidade com $c = 15$ e $\bar{\mu} = 0.6$. Em (a) o mapa instantâneo na iteração 10000, e em (b) 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 10000 transientes.

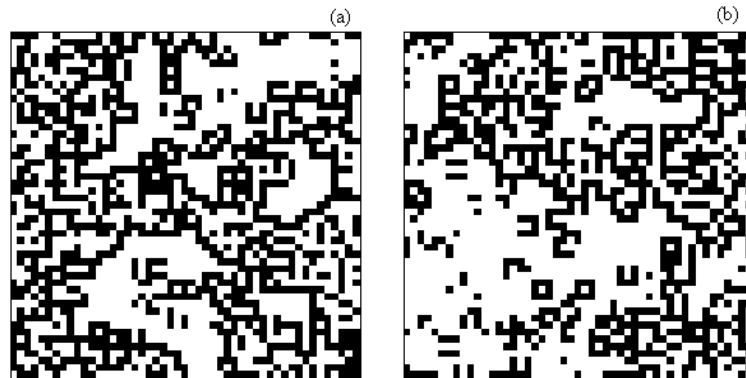


Figura 2.23: Gráfico mapa instantâneo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 com $N = 1$, $r = 1.05$ e função migratória dependente da densidade com $c = 2000$ e $\bar{\mu} = 0.95$ para dois passos de tempo distintos após descarte de transientes, em (a) passo de tempo 1100 e em (b) passo de tempo 10100.

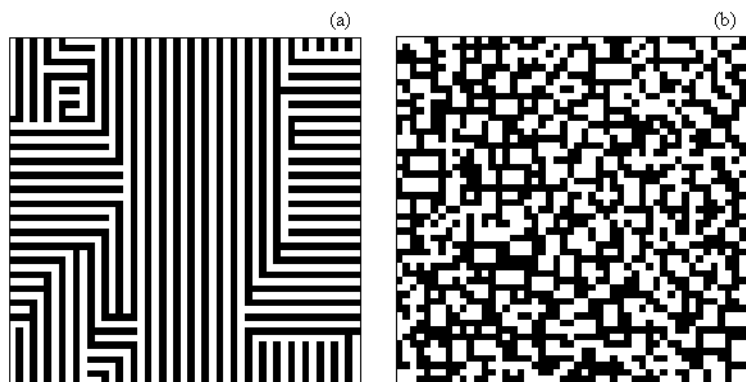


Figura 2.24: Gráfico mapa instantâneo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 em (a) com $N = 1$, $r = 1.055$ e função migratória dependente da densidade com $c = 100$ e $\bar{\mu} = 0.5$; (b) com $N = 1$, $r = 1.4$ e função migratória dependente da densidade com $c = 250$ e $\bar{\mu} = 0.8$.

da população é bastante irregular. Ao contrário do caso da figura 2.24 (a) que apresenta certa regularidade. Os padrões mais complexos foram obtidos quando uma quantidade maior de indivíduos estava interagindo no sistema (fração migratória máxima tendendo ao valor limite).

2.4.2 Função de Beverton-Holt

Para os resultados que apresentaremos nesta seção usamos a função que descreve comportamento de dinâmica local do sistema como a função de Beverton-Holt dada pela expressão (2.25).

Observe os mapas instantâneos dados pela figura 2.25 (a) e (b) após o descarte de 10000 transientes. O mapa instantâneo (a) apresenta padrão espacial totalmente regular enquanto o mapa instantâneo (b) apresenta-se totalmente irregular. Através de inúmeras simulações numéricas, observamos que todos os padrões da forma mapa instantâneo que encontramos são similares aos da figura 2.25 (a) ou (b).

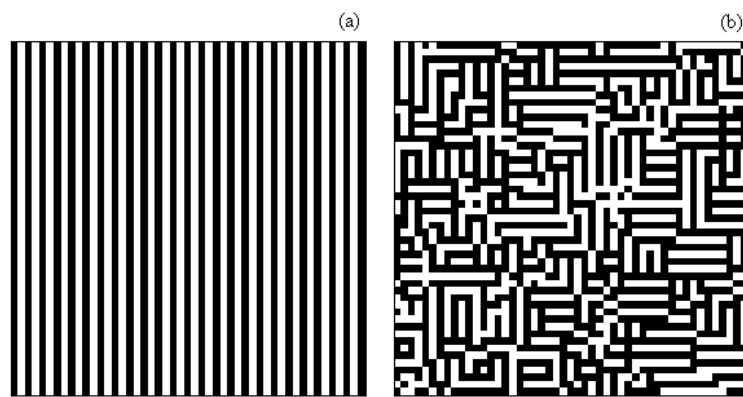


Figura 2.25: Gráfico mapa instantâneo para uma população disposta numa rede quadrada bidimensional 50×50 em (a) com $N = 1$, $\lambda = 1.95$ e função migratória dependente da densidade com $c = 15$ e $\bar{\mu} = 0.6$; (b) com $N = 1$, $\lambda = 1.09$ e função migratória dependente da densidade com $c = 300$ e $\bar{\mu} = 0.7$.

Comparando os resultados obtidos para a função de Beverton-Holt com os obtidos pela função exponencial logística para vizinhança de Moore é fácil perceber que a função exponencial logística apresenta uma quantidade maior de padrões espaciais do que a de Beverton-Holt. Isso é razoável, pois o comportamento do modelo isolado de Beverton-Holt é bem mais estável que o comportamento do modelo isolado da função exponencial logística.

2.5 Conclusões

Neste capítulo, analisamos a influência da migração dependente da densidade em uma metapopulação de uma única espécie, modelada como um sistema discreto no tempo e no espaço. Esta análise foi feita para um sistema de n sítios considerando possíveis configurações para a rede, como o caso dos anéis cíclicos para redes unidimensionais e o caso da vizinhança de Moore para redes bidimensionais.

Mostramos numericamente que sob certas condições estabelecidas em [43] o mecanismo de migração dependente da densidade gera instabilidade no sistema.

Nas simulações realizadas para as redes unidimensionais em forma de anel e para redes bidimensionais em forma de superfície toroidal encontramos padrões espaciais causados pela migração dependente da densidade. Para o caso unidimensional, com a dinâmica descrita pelo mapa exponencial logístico os padrões espaciais encontrados variam desde padrões periódicos a padrões totalmente irregulares. Alguns dos padrões que apresentamos aqui também foram encontrados por [21], [43]. Para o caso onde descrevemos a dinâmica local pelo mapa de Beverton-Holt, observamos, nas inúmeras simulações realizadas, somente padrões espaciais com regularidade.

Para o caso das redes bidimensionais em forma de superfície toroidal, utilizamos apenas a vizinhança de Moore com $N = 1$. Alguns padrões espaci-

ais para o caso onde a dinâmica local é descrita pelo mapa exponencial logístico são padrões da forma “crystal lattice” (padrão cristalino). Estes padrões também foram observados em [4] e [14] para uma população de duas espécies interagindo (hospedeiro-parasitóide), com taxa de migração dos parasitóides totalmente diferente da taxa de migração dos hospedeiros. Mostramos outros padrões para este caso que apresentam regularidade e sem a presença de regularidade. Quando a dinâmica local é descrita pela função de Beverton-Holt apresentamos alguns padrões parecidos com os já encontrados no caso exponencial logístico.

3 PADRÕES CAÓTICOS INDUZIDOS PELA MIGRAÇÃO DEPENDENTE DA DENSIDADE

Comportamentos complexos podem ser encontrados em modelos populacionais simples discretos no tempo não lineares (ver May ([27], [26]) e May e Oster [28]). Nas últimas décadas, muitos pesquisadores têm apresentado estudos sobre dinâmicas complexas. Podemos, por exemplo, ver em dinâmica de metapopulações com migração entre as subpopulações, Ruxton [38], Hassell et al. ([14], [4]).

No capítulo 2, seguindo as condições estabelecidas em Silva et al. [43], mostramos padrões espaciais causados pela migração dependente da densidade em um sistema para a configuração dos vizinhos na forma rede unidimensional em anel, e redes bidimensionais em forma de superfície toroidal. Neste capítulo, continuando a analisar o efeito da migração dependente da densidade, na região de instabilidade determinada em [43] e mostrada no capítulo anterior, mostraremos padrões caóticos induzidos pela migração dependente da densidade no sistema de n populações discretas de uma única espécie. Na seção 3.1 apresentamos a definição dos números de Lyapunov que determinam se o sistema apresenta padrões caóticos. Na seção 3.2 apresentamos padrões caóticos induzidos pela migração dependente da densidade para o mapa exponencial logístico com a vizinhança dada por redes unidimensionais em forma de anel. Mostramos numericamente que, a partir de um certo valor de $\bar{\mu}$, padrões espaciais caóticos aparecem com mais frequência. Calculamos numericamente o número de Lyapunov e obtemos resultados que confirmam os padrões espaciais caóticos obtidos.

3.1 Caos e Números de Lyapunov

Um padrão caótico é um padrão que continuamente apresenta comportamentos instáveis, não existindo possibilidade de ser caracterizado como um

comportamento fixo ou periódico. De acordo com [2], para dar sustentação a isto que acabamos de mencionar, utilizamos os números de Lyapunov ou os seus correspondentes expoentes de Lyapunov.

Define-se por número de Lyapunov a taxa média de divergência ou convergência por passo de tempo de pontos próximos ao longo da evolução de suas órbitas. O expoente de Lyapunov é o logaritmo natural do número de Lyapunov.

Os números de Lyapunov ou os expoentes de Lyapunov fornecem uma medida da dependência sensitiva às condições iniciais. Exemplos para sistemas dinâmicos que apresentam dependência sensitiva às condições iniciais podem ser encontrados em [2], [7], [24] e [30].

Segundo [2], [24] e [47], define-se como caótico o sistema que possuir um número de Lyapunov maior que um, ou o seu correspondente expoente de Lyapunov maior que zero.

Para um mapa em \mathbb{R} , o número de Lyapunov $L(x_1)$ de uma órbita $\{x_1, x_2, \dots\}$ é definido por

$$L(x_1) = \lim_{n \rightarrow \infty} (|f'(x_1)| \dots |f'(x_n)|)^{\frac{1}{n}} \quad (3.1)$$

se este limite existe, e f uma função suave definida em \mathbb{R} . O expoente de Lyapunov $h(x_1)$ é definido por

$$h(x_1) = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} (\ln |f'(x_1)| + \dots + \ln |f'(x_n)|) \quad (3.2)$$

se este limite existe. Observe que h existe $\Leftrightarrow L$ existe e $\ln L = h$.

Para um mapa em \mathbb{R}^n (caso abordado neste trabalho) o k -ésimo número de Lyapunov L é dado por (ver apêndice B)

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

se este limite existe. Aqui r_k^n é o comprimento do k -ésimo eixo ortogonal do elipsóide $J_n U$ para uma órbita de ponto inicial v_0 , para todo $k = 1, 2, \dots, n$, $J_n = Df^n(v_0)$

matriz jacobiana e U esfera unitária com centro em v_0 . Observamos que r_k^n mede a contração ou expansão de órbitas próximas de v_0 durante as primeiras n iterações do sistema. O expoente de Lyapunov de v_0 é $h_k = \ln L_k$.

Um estudo mais completo sobre números de Lyapunov e expoentes de Lyapunov para os mapas unidimensionais e multidimensionais podem ser encontrados em [2] e [9]. Aqui nos preocupamos apenas em apresentar as definições dos mesmos, e mostrar que quando obtivermos um número de Lyapunov maior que um ou um expoente de Lyapunov maior que zero o sistema apresenta padrões caóticos, dando maior sustentação aos nossos resultados.

3.2 Resultados Numéricos

Os resultados apresentados nesta seção foram realizados para o sistema (2.8) para os casos onde consideramos vizinhança unidimensional e vizinhança bidimensional de Moore.

Para o caso definido no capítulo 2 onde a vizinhança é da forma rede unidimensional dada por (2.2), o sistema (2.8) apresenta-se da forma (2.20). A função f usada nestes resultados é a função exponencial logística (2.22).

Através de simulações numéricas para os gráficos espaço-tempo e sítio-tempo mostramos numericamente que o sistema (2.8) apresenta uma incidência maior de caos para determinados valores de $\bar{\mu}$ (fração migratória máxima). Em todas as simulações realizadas observamos que o sistema começa a apresentar uma incidência maior de caos para valores de $\bar{\mu} > 0.3$, isto significa que o sistema (2.8) com redes-1D e f como sendo a função exponencial logística apresenta uma quantidade maior de padrões caóticos quando o parâmetro $\bar{\mu}$ está no intervalo $0.3 < \bar{\mu} \leq 1$. É razoável que isto aconteça, pois temos uma quantidade crescente de indivíduos interagindo.

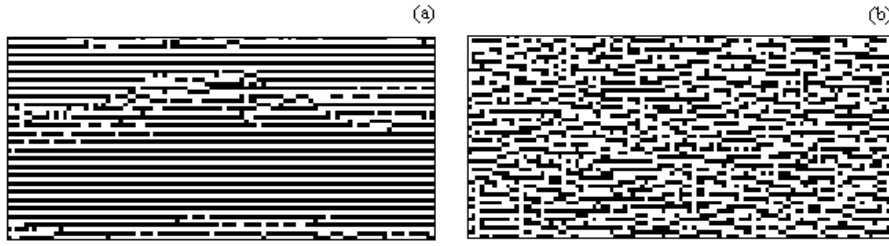


Figura 3.1: Gráfico espaço-tempo para o mapa exponencial logístico com uma população de 50 sítios, $N = 1$, $r = 1.2$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.9$ e em (a) $c = 65$, (b) $c = 110$. Em ambos os casos 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 50000 transientes.

No gráficos espaço-tempo na figura 3.1 (a) podemos observar que o padrão espacial começa a apresentar caos. Analisando os 50 sítios que compõem o sistema percebemos que alguns sítios apresentam oscilações sempre acima ou sempre abaixo do ponto de equilíbrio, e outros apresentam um comportamento totalmente irregular. Aumentamos o valor do parâmetro c (observe figura 3.1 (b)), ou seja, fazendo os cálculos para $\phi'(x^*)$ nos dois valores de c vemos que $\phi'(x^*)$ para $c = 65$ é menor que $\phi'(x^*)$ quando $c = 110$. Isso é facilmente observado na figura 2.2. Podemos perceber que o padrão espacial gerado por estes valores é mais irregular que o apresentado pelo parâmetro $c = 65$. Isso também foi observado para outros

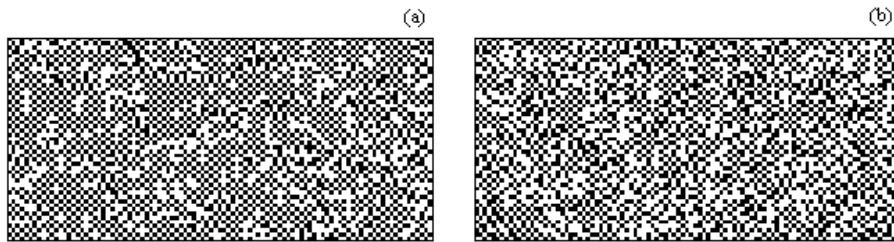


Figura 3.2: Gráfico espaço-tempo para o mapa exponencial logístico com uma população de 50 sítios, $N = 1$, $r = 0.95$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 1$ e em (a) $c = 80$, (b) $c = 150$. Em ambos os casos 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 50000 transientes.

locais da região de instabilidade causada pela migração. Observe figura 3.2 (a) e (b).

Padrões espaciais similares a estes apresentados aqui foram encontrados por [21] para um sistema discreto no tempo de i sítios com $i = 1, 2, \dots, n$, e f a função que descreve o comportamento do sistema como sendo a função logística $f(x) = 1 - ax^2$. O valor do parâmetro a (taxa de crescimento intrínseca da população) usado por ele, pertence à região onde o modelo isolado apresenta caoticidade.

De fato, isto também pode ser observado através do cálculo dos números de Lyapunov ou do seus correspondentes expoentes de Lyapunov. Como vimos na seção 3.1 se tivermos um número de Lyapunov maior que um, ou um expoente de Lyapunov maior que zero, o sistema é considerado caótico.

Existem várias maneiras de se fazer o cálculo numérico dos números de Lyapunov e expoentes de Lyapunov. Algumas destas maneiras podem ser encontradas em [2], [7], [9] e [47]. Para os resultados que apresentaremos a seguir utilizamos a forma apresentada em [2] (ver apêndice C).

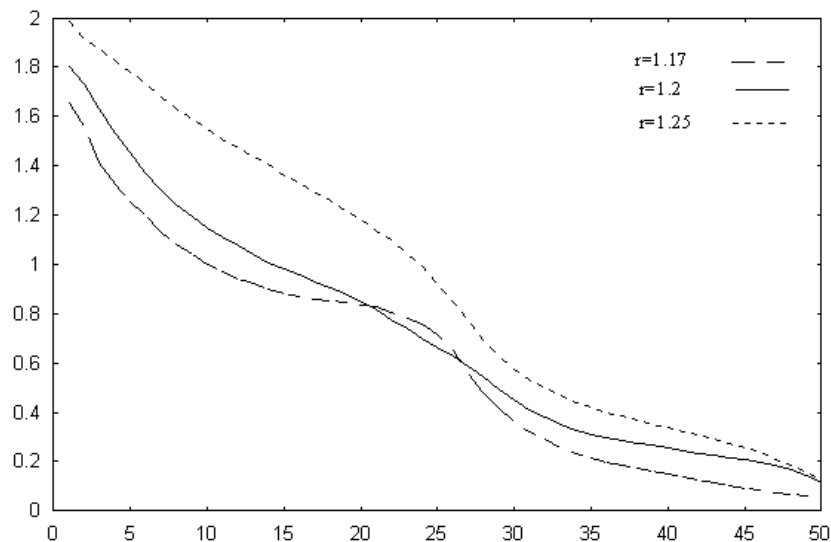


Figura 3.3: Espectro de Lyapunov para o mapa exponencial logístico com uma população de 50 sítios, $N = 1$, diferentes valores para o parâmetro r e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.9$ e $c = 65$. Os dados foram plotados após 5100 iterações.

A figura 3.3 refere-se aos números de Lyapunov do sistema para diferentes valores da taxa de crescimento da população r . Ao longo do eixo vertical

temos os números de Lyapunov, ordenados do maior para o menor e ao longo do eixo horizontal temos os 50 sítios que compõem o sistema. Gráficos desta natureza são conhecidos por espectro de Lyapunov. Os números de Lyapunov não estão associados a um sítio específico, eles estão relacionados com o sistema determinando a presença ou não da dependência sensitiva às condições iniciais. Portanto, dado um sistema de n sítios teremos n números de Lyapunov associados a ele.

O cálculo do número de Lyapunov foi feito para diferentes valores de r . Um dos valores da taxa de crescimento r escolhido é aquele cujos padrões espaciais obtidos apresentaram-se irregulares. Os outros valores são escolhidos próximos a este, inferior e superiormente a ele. Observe que obtemos números de Lyapunov maiores que 1 para os três valores do parâmetro r escolhido, que confirma o padrão caótico obtido na figura 3.1 (a). Isso também se verifica para o caso da figura 3.1 (b) (ver figura 3.4).

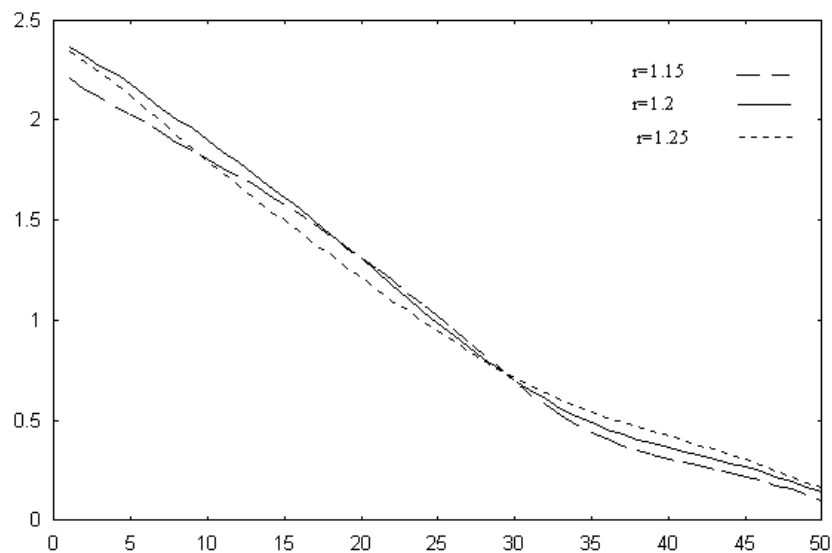


Figura 3.4: Espectro de Lyapunov para o mapa exponencial logístico com uma população de 50 sítios, $N = 1$, diferentes valores para o parâmetro r e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.9$ e $c = 110$. Os dados foram plotados após 5100 iterações.

Analisando as figuras 3.3 e 3.4 podemos perceber que o espectro apresenta-se de forma suave. Isso, segundo [23], é característico do caos espaço temporal

completamente desenvolvido (FDSTC-fully developed spatiotemporal chaos). Este mesmo comportamento, FDSTC, foi observado por Kaneko [23] para um sistema onde utilizou f , a função que descreve o comportamento local, dada pelo mapa logístico na região onde o mesmo é caótico.

Através do cálculo do número de Lyapunov foi possível constatar que, os padrões espaciais apresentados no capítulo anterior pela figura 2.13 (a) e (b), realmente possuem dependência sensitiva às condições iniciais.

Observamos também que aumentos na fração migratória máxima $\bar{\mu}$, isto é, uma quantidade crescente de indivíduos migrando no sistema, determinam uma região caótica mais significativa, como podemos observar nas figuras 3.5 e 3.6.

Estes gráficos foram gerados após inúmeras e exaustivas simulações numéricas para diferentes valores da taxa de crescimento r da população e do parâmetro c , responsável por regular a forma da função de migração $\mu(x)$. As simulações foram realizadas para valores de r entre 0 e 2 com passo 0.1, e valores do parâmetro c no intervalo $(1, 2000]$ com variações de 10 em 10 dependendo da situação. Este processo foi realizado para cada $\bar{\mu}$ compreendido no intervalo $(0, 1)$ com passo 0.1. A análise foi feita observando-se o padrão espacial (gráfico espaço-

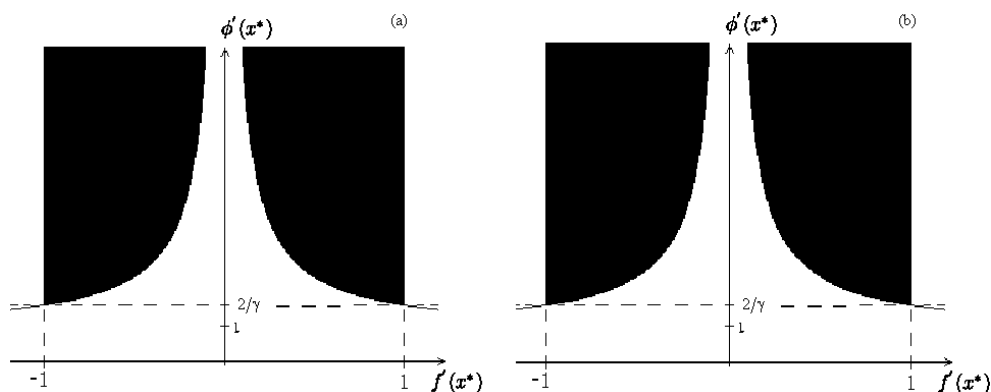


Figura 3.5: Gráfico da região de instabilidade causada pela migração dependente da densidade. A parte cinza escuro é a região onde encontramos padrões caóticos induzidos pela migração dependente da densidade, para o caso (a) $\bar{\mu} = 0.3$ e para o caso (b) $\bar{\mu} = 0.4$.

tempo), a série temporal (gráfico sítio-tempo) e principalmente, o valor do número de Lyapunov ou do seu correspondente expoente de Lyapunov em cada região.

As regiões apresentadas aqui, para os diferentes valores da fração migratória máxima, foram determinadas na região de instabilidade causada pela migração dependente da densidade, determinada em [43] e mostrada no capítulo 2 deste trabalho. As regiões cinza escuro que observamos nos gráficos 3.5 e 3.6, correspondem aos parâmetros para os quais a migração dependente da densidade induz padrões espaciais com dependência sensível às condições iniciais.

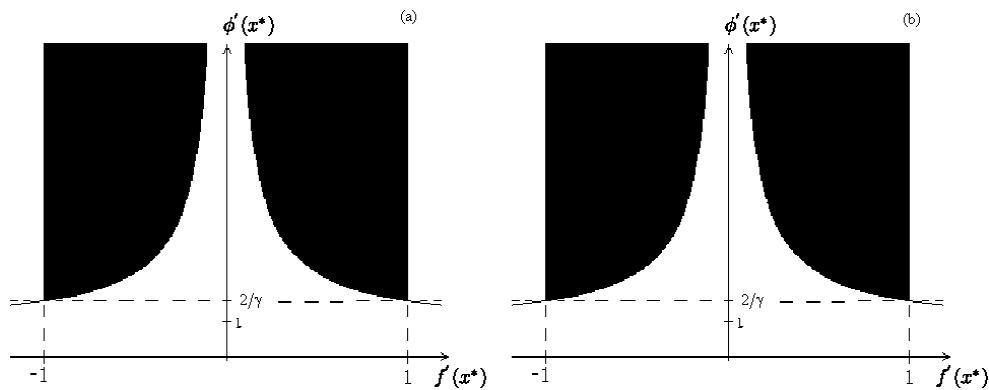


Figura 3.6: Gráfico da região de instabilidade causada pela migração dependente da densidade. A parte cinza escuro é a região onde encontramos padrões caóticos induzidos pela migração dependente da densidade, para o caso (a) $\bar{\mu} = 0.7$ e para o caso (b) $\bar{\mu} = 0.9$.

Quando $\bar{\mu} = 0.3$ observamos uma pequena região aperiódica (caótica). Aumentos no parâmetro $\bar{\mu}$, fazem com que a região caótica aumente de forma gradativa. Observe a evolução da região onde obtemos padrões caóticos nas figuras 3.5 e 3.6 e, note que, para $\bar{\mu} = 0.9$ obtemos uma região caótica bem mais relevante que para o caso $\bar{\mu} = 0.3$ como facilmente observamos nas figuras 3.5 e 3.6. Observe a figura 3.5 (a) e (b) e 3.6 (a) e (b) e note que a região caótica apresenta-se de forma crescente conforme ocorrem crescimentos no parâmetro $\bar{\mu}$. Para $\bar{\mu} = 0.1$ não foram encontrados padrões caóticos em todas as simulações realizadas. Para $\bar{\mu} = 0.2$ observamos que há ocorrência de padrões caóticos para uma região muito menor do que para o caso de $\bar{\mu} = 0.3$.

A figura 3.7 apresenta o maior número de Lyapunov para uma dada região de instabilidade da figura 2.2. Ao longo do eixo vertical temos o maior número de Lyapunov do sistema em relação à variação do parâmetro r que está ao longo do eixo horizontal. No eixo horizontal, a taxa de crescimento r , varia no intervalo $[0, 2]$, onde o mapa exponencial logístico tem um comportamento estável. Pode-se observar que para alguns valores de r , o maior número de Lyapunov apresenta um comportamento maior que 1, isto é, o sistema apresenta dependência sensível às condições iniciais para estes valores de c e $\bar{\mu}$.

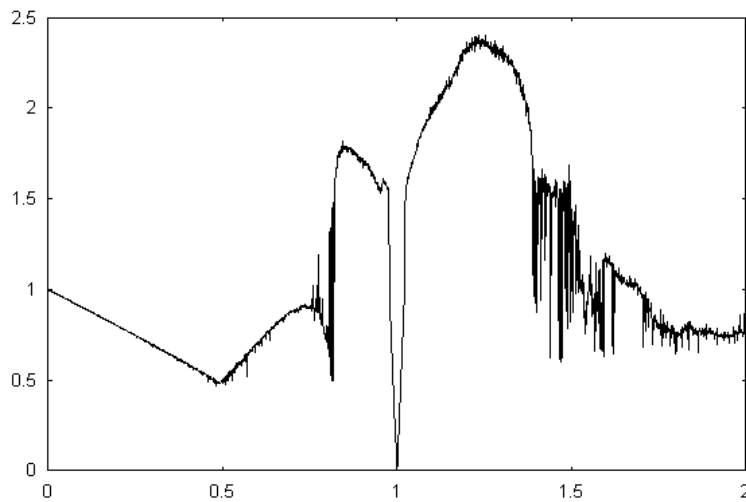


Figura 3.7: Gráfico do maior número de Lyapunov em função do parâmetro r para uma população com 50 sítios, $N = 1$, e função migratória dependente da densidade com $c = 100$ e $\bar{\mu} = 0.9$.

Para a figura 3.8 e 3.9 temos ao longo do eixo vertical os números de Lyapunov e ao longo do eixo horizontal os 50 sítios. Utilizamos para a figura 3.8 $r = 0.95$ e $c = 80$ e pode-se observar que para valores de $\bar{\mu} \geq 0.7$ obtemos números de Lyapunov maiores que um, para determinados sítios. O que está em perfeito acordo com os gráficos espaço-tempo e amplitude-espaço apresentados no início desta seção. Por motivo de visualização, os números de Lyapunov foram plotados em ordem decrescente, e conforme mencionamos anteriormente eles não estão relacionados a um sítio específico. Na figura 3.9 utilizamos os mesmos valores usados na figura 3.8, com o parâmetro $c = 150$ e observamos que padrões caóticos

aparecem nos sistema acoplado de 50 sítios para valores de $\bar{\mu} \geq 0.5$. Isso confirma às observações anteriores de que padrões caóticos aparecem com mais frequência para valores de $\bar{\mu}$ crescendo para o limite da fração migratória máxima $\bar{\mu} = 1$.

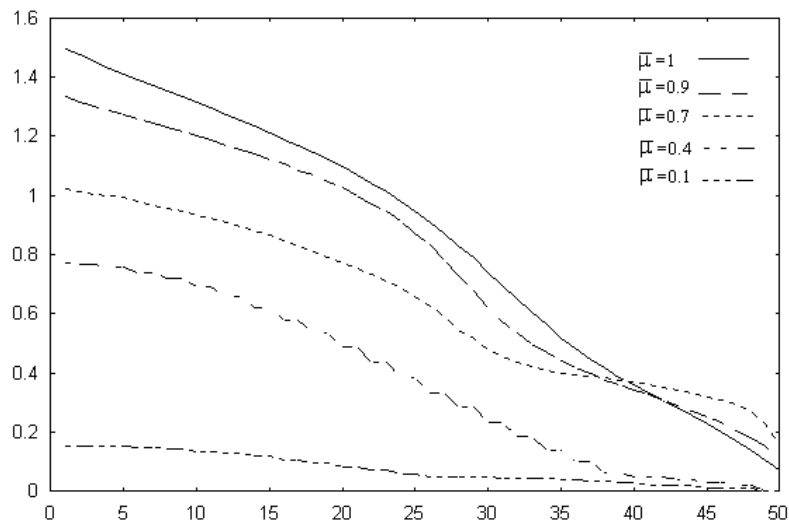


Figura 3.8: Gráfico dos números de Lyapunov para uma população de 50 sítios, $N = 1$, e função migratória dependente da densidade com $c = 80$ e diferentes valores do parâmetro $\bar{\mu}$.

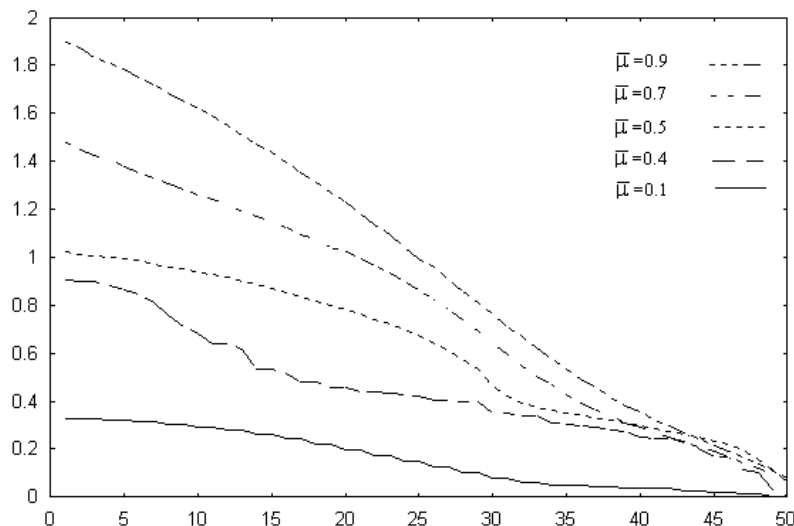


Figura 3.9: Gráfico dos números de Lyapunov para uma população de 50 sítios, $N = 1$, e função migratória dependente da densidade com $c = 150$ e diferentes valores do parâmetro $\bar{\mu}$.

Para o caso bidimensional onde utilizamos vizinhança de Moore dada por (2.3), realizamos simulações em busca de padrões caóticos induzidos pela migração dependente da densidade (note que alguns dos padrões apresentados aqui foram vistos no capítulo 2, entretanto os resultados apresentados aqui foram obtidos em uma rede de tamanho menor).

Observe a figura 3.10 onde temos o mapa instantâneo apresentando um comportamento totalmente irregular. Em ambos os casos, mapa instantâneo no início do processo iterativo e mapa instantâneo num instante de tempo bem posterior, temos padrões espaciais bem irregulares. A partir de um certo tempo obtemos sempre padrões da forma 3.10 (b) independentemente da quantidade de iterações que for atribuída ao sistema. De fato, observe o espectro de Lyapunov (ver figura 3.11) referente a este caso, para $r = 1.05$ obtemos mais de 33% dos números de Lyapunov do sistema maiores que 1.

Analisando o comportamento do espectro de Lyapunov é possível ver que as funções que representam os números de Lyapunov possuem um comportamento totalmente suave que corresponde, segundo [23], ao FDSTC, isto é, o sistema para este caso apresenta caos espaço temporal completamente desenvolvido. Por motivos de tempo computacional os espectros de Lyapunov são apresentados para uma rede bidimensional 20×20 que equivale a 400 sítios. Este cálculo levou aproximadamente 150 minutos. O caso com a rede bidimensional 50×50 necessitaria um tempo computacional de 72 horas dificultando o cálculo do espectro de Lyapunov, e portanto não foi realizado. Tomamos o cuidado de analisar o mapa instantâneo em uma rede quadrada de 20×20 sítios, e vimos que o seu comportamento é da forma da figura 2.23 porém em escala menor.

A figura 3.12 apresenta um comportamento bastante irregular. Nas iterações 1100 e 50100 o comportamento da população, apresentado espacialmente na forma mapa instantâneo, é completamente idêntico, isto significa que a população permanece na forma da figura 3.12 (a) ou (b), ao longo de todo o processo

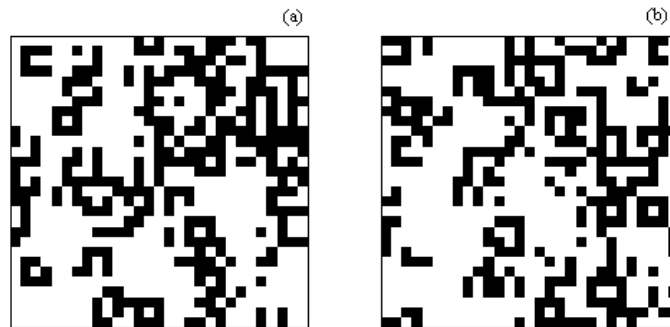


Figura 3.10: Mapa instantâneo para uma população disposta numa rede bidimensional 30×30 , $N = 1$, $r = 1.05$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.95$ e $c = 2000$. Em (a) na iteração 1100 e em (b) na iteração 50100.

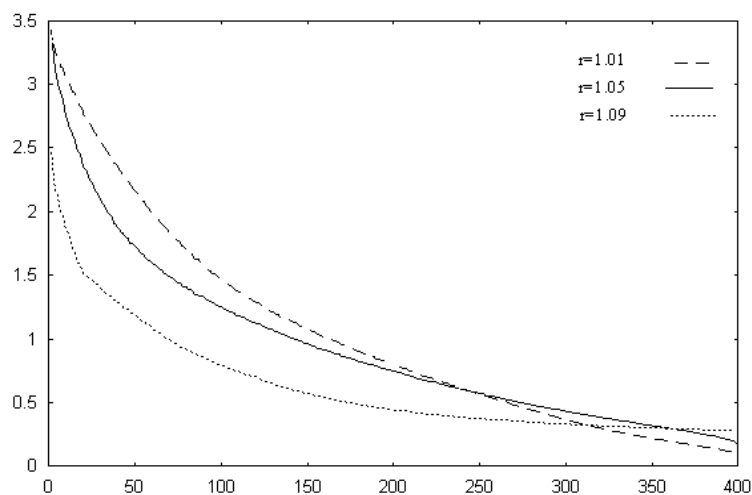


Figura 3.11: Espectro de Lyapunov para uma população disposta numa rede bidimensional 20×20 , $N = 1$, três valores distintos de r e função migratória dependente da densidade com $c = 2000$ após 1100 iterações.

iterativo calculado a partir da iteração 1100. O mapa instantâneo apresenta um comportamento diferente destes apresentados bem no início da evolução do sistema.

Uma análise mais rigorosa para este caso pode ser vista no espectro de Lyapunov (ver figura 3.13). Observe que para $r = 1.4$ (o valor da taxa de crescimento r da população utilizado para a figura 2.24 (b) no capítulo anterior e para a figura 3.12) temos a presença de números de Lyapunov maiores que 1, e portanto o padrão dado pela figura 3.12 é caótico. Aumentos no tamanho da rede quadrada levam a figura 3.12 para a configuração obtida na figura 2.24 (b). Note que o comportamento de ambas as figuras é idêntico, e portanto podemos afirmar que a figura 2.24 (b) também tem comportamento caótico. As funções que representam os números de Lyapunov dos referidos sítios não apresentam comportamento suave. Algumas das funções que representam os números de Lyapunov do espectro apresentam um decréscimo extremamente rápido de números maiores que 1 para valores do número de Lyapunov menores que 1. Menos de 10% dos números de Lyapunov do sistema apresentam valores maiores que 1, fenômeno descrito por [23] como supressão do caos. Maiores detalhes sobre supressão do caos pode ser encontrado em [23].

A figura 3.14 (a) e (b) apresenta um comportamento bem regular comparando com ambas as figuras anteriores. O mapa instantâneo inicialmente na forma 3.14 (a), e a partir de um dado tempo permanece na forma 3.14 (b).

Analisando o espectro de Lyapunov (figura 3.15) é possível ver que, para este caso, não ocorre caos. Quando $r = 1.055$ os números de Lyapunov estão suficientemente próximos do valor 1 caracterizando o sistema, para este caso, como não caótico. O mapa instantâneo da figura 3.14 tem comportamento similar ao comportamento da figura 2.24 dada no capítulo anterior. Em ambas as figuras os valores dos parâmetros utilizados são os mesmos, porém a quantidade de sítios envolvida aumenta, isto é, o tamanho da rede quadrada fica maior. Isso nos dá fortes evidências de que a figura 2.24 não possui comportamento caótico. O espectro de Lyapunov (ver figura 3.15) não apresenta comportamento suave, entretanto não se enquadra nos casos descritos em [23].

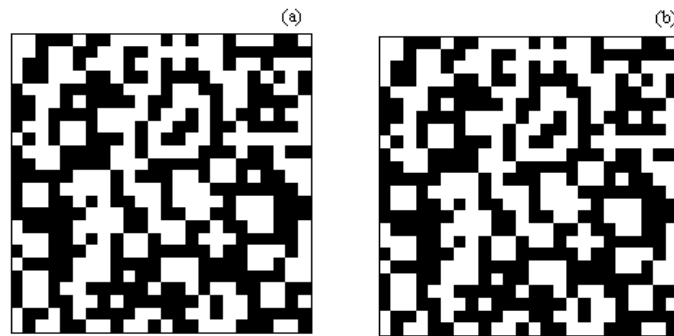


Figura 3.12: Mapa instantâneo para uma população disposta numa rede bidimensional 20×20 , $N = 1$, $r = 1.4$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.8$ e $c = 2000$ em (a) na iteração 1100 e em (b) na iteração 50100.

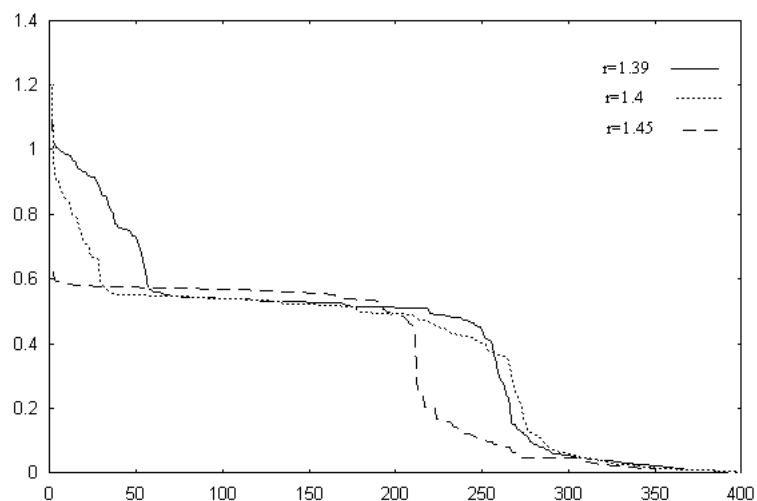


Figura 3.13: Espectro de Lyapunov para uma população disposta numa rede bidimensional 20×20 , $N = 1$, três valores distintos de r e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.8$ e $c = 2000$, após 1100 iterações.

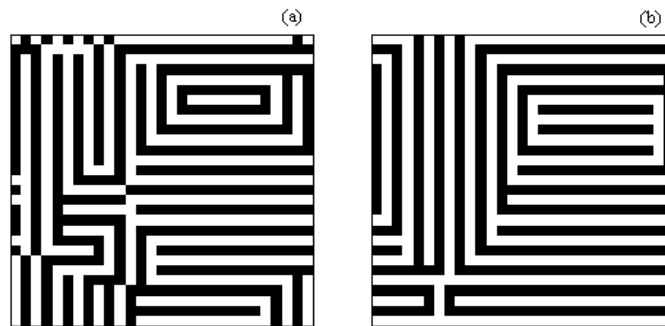


Figura 3.14: Mapa instantâneo para uma população disposta numa rede bidimensional 30×30 , $N = 1$, $r = 1.055$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.5$ e $c = 100$. Em (a) na iteração 100 e em (b) na iteração 50100.

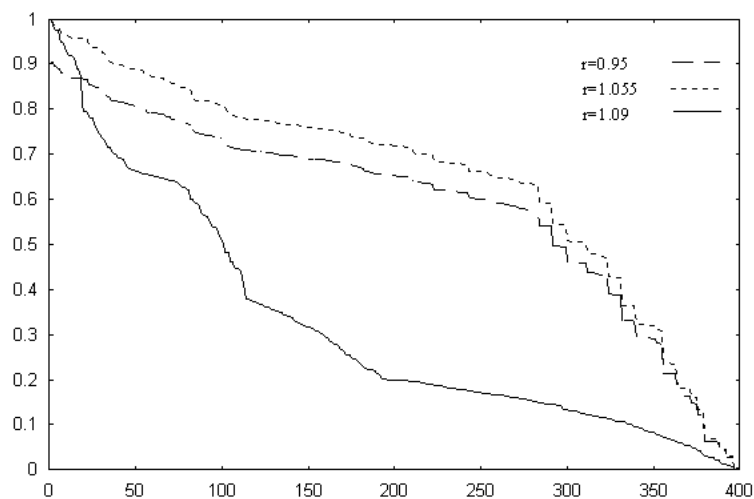


Figura 3.15: Espectro de Lyapunov para uma população disposta numa rede bidimensional 20×20 , $N = 1$, três valores distintos de r e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.5$ e $c = 100$, após 1100 iterações.

A figura 3.16 (a) e (b) apresenta um comportamento bastante irregular, visualmente caótico. Apresentamos os mapas instantâneos em uma iteração bem inicial da evolução do sistema (ver 3.16 (a)) e em uma iteração final, após ter percorrido um longo período de 50100 iterações. O comportamento do mapa instantâneo a partir de determinada iteração é sempre como o da figura 3.16 (b).

Analisamos o espectro de Lyapunov (figura 3.17). Quando a taxa de crescimento intrínseca r da população é igual ao valor utilizado para o mapa instantâneo 3.16 ($r = 1.2$) percebemos que alguns números de Lyapunov apresentam-se maiores que um, isto é, o padrão espacial, dado pela figura 3.16 tem comportamento caótico. Aproximadamente 37,5% dos números de Lyapunov do sistema apresentam valores maiores que um. O espectro de Lyapunov apresenta-se totalmente suave. As funções que representam os números de Lyapunov nos diferentes valores de r dados na legenda da figura apresentam vários números de Lyapunov maiores que um. Esse comportamento é característico de caos espaço temporal completamente desenvolvido (FDSTC), segundo as observações feitas por Kaneko [23].

A figura 3.18 (a) tem um comportamento bem regular conhecido na literatura como estrutura cristalina. Apresentamos a figura 3.18 (a) e (b) em diferentes valores da taxa de crescimento intrínseca r da população. O comportamento do mapa instantâneo quando $r = 1.1$ (caso da figura 3.18 (b)), possui mais irregularidades que no caso do mapa instantâneo na forma estrutura cristalina (ver figura 3.18 (a)).

Analisando o espectro de Lyapunov referente a este caso dado pela figura 3.19 pode-se perceber que a figura 3.18 (a) não possui comportamento caótico, pois não apresentou números de Lyapunov maiores que um quando a taxa de crescimento r da população é igual a 1.055, valor que gerou padrões da forma estrutura cristalina. Conforme aumentamos o valor do parâmetro r começamos a obter números de Lyapunov maiores que 1. E portanto, o comportamento do mapa instantâneo 3.18 (b) apresenta-se caótico.

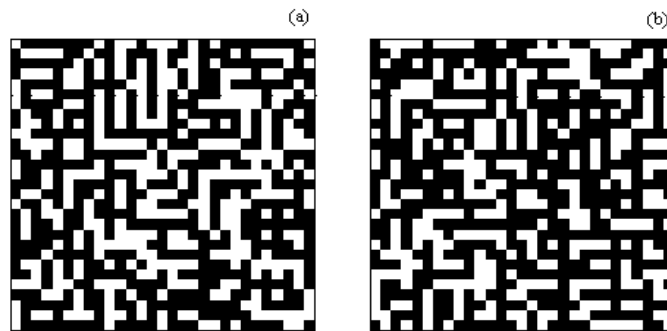


Figura 3.16: Mapa instantâneo para uma população disposta numa rede bidimensional 30×30 , $N = 1$, $r = 1.2$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.6$ e $c = 150$. Em (a) na iteração 100 e em (b) na iteração 50100.

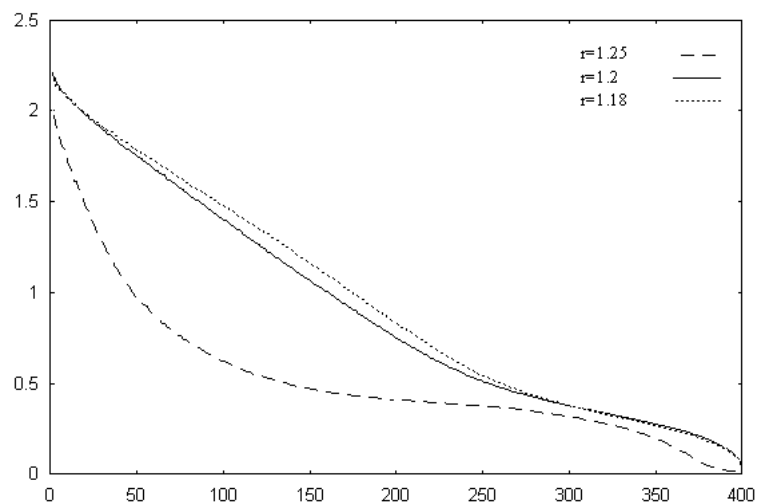


Figura 3.17: Espectro de Lyapunov para uma população disposta numa rede bidimensional 20×20 , $N = 1$, três valores distintos de r e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.6$ e $c = 150$, após 1100 iterações.

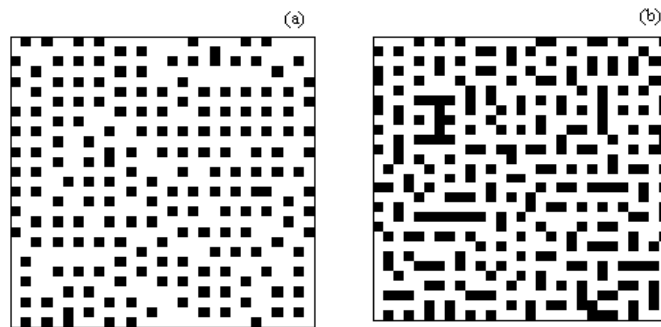


Figura 3.18: Mapa instantâneo para uma população disposta numa rede bidimensional 30×30 , $N = 1$ e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.6$ e $c = 100$. Em (a) $r = 1.055$ e em (b) $r = 1.1$. Em ambos os casos o mapa instantâneo foi plotado na iteração 50100.

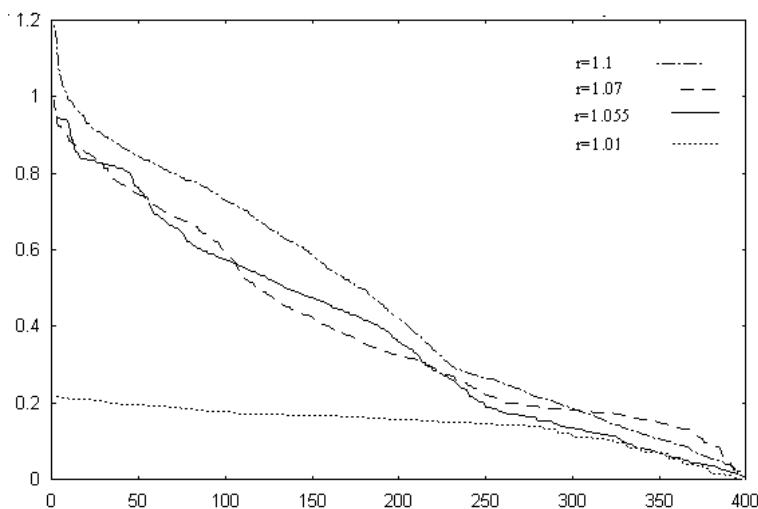


Figura 3.19: Espectro de Lyapunov para uma população disposta numa rede bidimensional 20×20 , $N = 1$, três valores distintos de r e função migratória dependente da densidade com $\bar{\mu} = 0.6$ e $c = 100$, após 1100 iterações.

3.3 Conclusões

Neste capítulo investigamos os padrões caóticos induzidos pela migração dependente da densidade em uma metapopulação de uma única espécie, modelada como um sistema discreto no tempo e no espaço. Esta investigação foi feita utilizando um sistema de n sítios considerando redes unidimensionais em forma de anel cíclicos e redes bidimensionais na forma de vizinhança de Moore.

Mostramos, para redes unidimensionais em forma de anéis cíclicos, utilizando a função que descreve a dinâmica local com sendo a função exponencial logística, que para valores da fração migratória máxima crescendo para o valor máximo um, obtemos regiões caóticas mais significativas. Estas regiões foram determinadas numericamente através da análise dos números de Lyapunov do sistema e dos gráficos espaço-tempo (padrão espacial) e sítio-tempo (série temporal).

Para o caso bidimensional onde utilizamos vizinhança de Moore, obtemos padrões caóticos induzidos pela migração dependente da densidade. Neste caso, utilizamos a função que descreve a dinâmica local do sistema como a função exponencial logística e obtemos alguns padrões caóticos da forma caos espaço temporal completamente desenvolvido (FDSTC-fully developed spatiotemporal chaos) e supressão de caos. Estes padrões foram observados também por [23].

Não foram realizadas simulações utilizando a função de Beverton-Holt como a função responsável pelo processo de reprodução e sobrevivência do sistema.

4 CONCLUSÕES E SUGESTÕES PARA TRABALHOS FUTUROS

Na literatura, a dispersão (migração) sempre teve papel importante, desde Turing [46] em 1952.

No contexto de metapopulações, vários pesquisadores já abordaram estudos sobre a migração em metapopulações, como por exemplo Rohani et al. [35], Ruxton [37], Rohani e Ruxton [36], Reeve [34], Hassell et al. ([13], [4], [14]), Hanski e Zhang [12], Jang e Mitra [19] e Silva et al. ([43], [42]), Doebeli [6], Hastings [18], Lloyd [25], Ruxton e Doebeli [40], Kaneko ([21], [22]) e Solé et al. [44]. Entretanto, na literatura pesquisada encontramos trabalhos envolvendo migração dependente da densidade somente em Ruxton [37], Jang e Mitra [19] e Silva et al. [43].

Conforme já mencionamos estamos dando continuidade aos estudos de [43]. No capítulo 2, mostramos sob certas condições estabelecidas em [43], que a migração dependente da densidade gera instabilidades no sistema. Através de evidências numéricas percebemos, para a função responsável pela dinâmica local do sistema com comportamento no modelo isolado periódico ou caótico, a existência de padrões espaciais mais diferenciados que para o caso da função que descreve a dinâmica local com comportamento bem regular. Estes padrões diferenciados variam desde padrões espaciais periódicos até padrões caóticos, enquanto que, no outro caso, obtemos somente padrões regulares da forma periódica.

No capítulo 3 mostramos, numericamente, através do cálculo do número de Lyapunov, da análise dos padrões espaciais (espaço-tempo) e da série temporal (sítio-tempo) que, conforme aumentamos o valor da fração migratória máxima, obtemos uma região caótica mais significativa. Esta região foi determinada para a função que descreve o processo de reprodução e sobrevivência dada pela função exponencial logística, para o caso onde utilizamos redes unidimensionais em forma de anéis cíclicos. Também mostramos, a existência para redes bidimensionais em forma de

superfície toroidal, de alguns padrões caóticos. Estes foram confirmados através do cálculo do número de Lyapunov. Realizamos o cálculo do espectro de Lyapunov e encontramos alguns padrões citados por Kaneko [23].

O modelo que utilizamos é relativamente simples, pois combina um mecanismo de reprodução e sobrevivência (dinâmica local) dado pela função f como sendo a função exponencial logística ou a função de Beverton-Holt, que são funções simples, com um mecanismo de migração dependente da densidade. A dinâmica da metapopulação é a composição destes dois processos distintos. Com isso obtemos padrões espaciais relativamente complexos.

Fatores como morte durante o processo migratório, estrutura etária, distância entre um sítio e outro, vizinhanças assimétricas não foram considerados e certamente devem ser incluídas em trabalhos futuros. Outro fator interessante para ser investigado seria qual a influência da ordem dos eventos no sistema. Aqui trabalhamos com a dinâmica local precedendo a migração, mas seria interessante também trabalharmos com o mecanismo de migração precedendo o processo de dinâmica local. Através do cálculo do número de Lyapunov, investigar se existe e qual é a região caótica gerada pela migração dependente da densidade determinada pela função de Beverton-Holt para o caso de redes unidimensionais em forma de anel cíclico. Uma análise similar a esta pode ser realizada para o caso de redes bidimensionais em forma de superfície toroidal.

REFERÊNCIAS

- [1] ALLEN, J., SCHAFFER, W. M., AND ROSKO, D. Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. *Nature* 364 (1993), 229–232.
- [2] ALLIGOOD, K., SAUER, T. D., AND YORKE, J. A. *Chaos An Introduction to Dynamical Systems*. Springer, 1996.
- [3] COMINS, H. N., AND HASSELL, M. P. Persistence of multispecies host-parasitoid interactions in spatially distributed models with local dispersal. *J. Theor. Biol.* 183 (1996), 19–28.
- [4] COMINS, H. N., HASSELL, M. P., AND MAY, R. M. The spatial dynamics of host-parasitoid systems. *J. Anim. Ecol.* 61 (1992), 735–748.
- [5] CONRAD, J. M. *Bioeconomics and the Management of Renewable resources*, vol. 17 of *Biomathematics*. Springer-Verlag, Berlin, 1986, pp. 381–403.
- [6] DOEBELI, M. Dispersal and dynamics. *Theor. Pop. Biology* 47 (1994), 82–106.
- [7] ECKMANN, J. P., AND RUELLE, D. Ergodic theory of chaos and strange attractors. *Am. Physical Society* 57 (1985), 617–656.
- [8] EDELSTEIN-KESHET, L. *Mathematical Models in Biology*. Random House. New York, 1987.
- [9] FERRARA, N. F., AND DO PRADO, C. P. C. *Caos: uma introdução*. Edgard Blucher, São Paulo, 1995.
- [10] GILPIN, M. E., AND HANSKI, I. *Metapopulation Dynamics: Empirical and theoretical Investigations*. Academic Press, London, 1991.

- [11] HANSKI, I., AND GILPIN, M. E. *Metapopulation Biology: Ecology Genetics and Evolution*. Academic Press, London, 1997.
- [12] HANSKI, I., AND ZHANG, D. Y. Migration, metapopulation dynamics and fugitive co-existence. *J. Theor. Biol.* 163 (1993), 491–504.
- [13] HASSELL, M. P. Density-dependence in single-species populations. *J. Anim. Ecology* 44 (1975), 283–295.
- [14] HASSELL, M. P., COMINS, H. N., AND MAY, R. M. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature, London* 353 (1991), 255–258.
- [15] HASSELL, M. P., COMMINS, H. N., AND MAY, R. M. Species coexistence and self-organizing spatial dynamics. *Nature* 370 (1994), 290–292.
- [16] HASSELL, M. P., LAWTON, J. H., AND MAY, R. M. Patterns of dynamical behavior in single species populations. *J. Anim. Ecol.* 45 (1976), 735–748.
- [17] HASSELL, M. P., MIRAMONTES, O., ROHANI, P., AND MAY, R. M. Appropriate formulations for dispersal in spatially structured models: comments on bascompté e solé. *J. Anim. Ecology* 64 (1995), 662–664.
- [18] HASTINGS, A. Complex interactions between dispersal and dynamics: lessons from coupled logistic equations. *Ecology* 74 (1993), 1362–1372.
- [19] JANG, S. R. J., AND MITRA, A. K. Equilibrium stability of single-species metapopulations. *Bull. Math. Biol.* 62 (2000), 155–161.
- [20] JOHST, K., BRANDL, R., AND EBER, S. Metapopulation persistence in dynamics landscapes: the role of dispersal distance. *Oikos* 98 (2002), 263–270.
- [21] KANEKO, K. Pattern dynamics in spatiotemporal chaos. *Physica D* 34 (1989), 1–41.

- [22] KANEKO, K. Spatiotemporal chaos in one- and two-dimensional coupled map lattices. *Physica D* 37 (1989), 83–90.
- [23] KANEKO, K. *Theory and applications of coupled map lattices*. John Wiley Sons, Inglaterra, 1993, pp. 1–49.
- [24] KAPITANIAK, T. *Chaos in systems with noise*. World Scientific, Singapura, 1990.
- [25] LLOYD, A. L. The coupled logistic map: a simple model for the effects of spatial heterogeneity on population dynamics. *Theor. Pop. Biol.* 173 (1995), 217–230.
- [26] MAY, R. M. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos. *Science* 86 (1974), 645–647.
- [27] MAY, R. M. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261 (1976), 459–467.
- [28] MAY, R. M., AND OSTER, G. F. Bifurcations and dynamics complexity in simple ecological models. *Am. Nat.* 110 (1976), 573–599.
- [29] MCCALLUM, H. I. Effects of immigration on chaotic population dynamics. *J. theor. Biol.* 154 (1992), 277–284.
- [30] MCCAULEY, J. L. *Chaos, Dynamics and Fractals: an algorithmic approach to deterministic chaos*. Cambridge University Press, New York, 1994.
- [31] MURRAY, J. D. *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, Berlin, 1989.
- [32] OKUBO, A. *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models*. Springer-Verlag, Berlin, 1980.
- [33] PASCUAL, M. Diffusion-induced chaos in a spatial predator-prey system. *Proc. Royal Soc. London* 251 (1993), 1–7.

- [34] REEVE, J. D. Environmental, variability, migration, and persistence in host-parasitoid systems. *Am. Nat.* 132 (1988), 810–836.
- [35] ROHANI, P., MAY, R. M., AND HASSELL, M. P. Metapopulation and equilibrium stability: the effects of spatial structure. *J. Theor. Biol.* 181 (1996), 97–109.
- [36] ROHANI, P., AND RUXTON, G. D. Dispersal-induced instabilities in host-parasitoid metapopulations. *Theor. Pop. Biol.* 55 (1999), 23–36.
- [37] RUXTON, G. D. Density-dependent migration and stability in a system of linked populations. *Bull. Math. Biol.* 58 (1996), 643–660.
- [38] RUXTON, G. D. Dispersal and chaos in spatially structured models: an individual-level approach. *J. Animal Ecology* 65 (1996), 161–169.
- [39] RUXTON, G. D. Synchronisation between individuals and the dynamics of linked populations. *J. theor. Biol.* 183 (1996), 47–54.
- [40] RUXTON, G. D., AND DOEBELI, M. Spatial self-organization and persistence of transients in a metapopulation model. *Proc. Royal Soc. London* 263 (1996), 1153–1158.
- [41] SILVA, J. A. L., CASTRO, M. L., AND JUSTO, D. A. R. Estabilidade do estado homogêneo em redes de populações acopladas. *Tema 1* (2000b), 475–484.
- [42] SILVA, J. A. L., CASTRO, M. L. D., AND JUSTO, D. A. R. Synchronism in a metapopulation model. *Bull. Math. Biol.* 62 (2000), 337–349.
- [43] SILVA, J. A. L., CASTRO, M. L. D., AND JUSTO, D. A. R. Stability in a metapopulation model with density-dependent dispersal. *Bull. Math. Biol.* 63 (2001), 485–506.
- [44] SOLÉ, R. V., VALLS, J., AND BASCOMPTE, J. Spiral waves, chaos and multiple attractors in lattice models of interacting populations. *Physics Letters A* 166 (1992), 123–128.

- [45] TILMAN, D., AND KAREIVA, P. *Spatial Ecology: the role of space in population dynamics and interpecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, 1997.
- [46] TURING, A. M. The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. Royal Soc. London B237* (1952), 37–72.
- [47] WOLF, A., SWIFT, J. B., SWINNEY, H. L., AND VASTANO, J. A. Determining lyapunov expoents from a time series. *Physica D 16* (1985), 285–317.

APÊNDICE A MATRIZ JACOBIANA DO SISTEMA

Considere o sistema (2.8) dado por $G(X_t) = M \circ F(X_t)$, onde $X_t = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^n)$ é o vetor populacional.

A matriz Jacobiana associada a este sistema, para o caso onde utilizamos redes unidimensionais em forma de anéis cíclicos, no vetor populacional X_t , é uma matriz $n \times n$ circulante da forma

$$DG(X_t) = \begin{bmatrix} a & b & \cdots & b & & & b & \cdots & b \\ b & a & b & & \ddots & & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & & & b \\ b & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & & \\ & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & \\ & & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & b \\ b & & & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & & & \ddots & & \ddots & \ddots & b \\ b & \cdots & b & & & b & \cdots & b & a \end{bmatrix}, \quad (\text{A.1})$$

onde

$$a = f'(x^j)(1 - \phi'(x^j)), \quad \forall j = 1, 2, \dots, n$$

$$b = \frac{f'(x^j)\phi'(x^j)}{2N}, \quad \forall j = 1, 2, \dots, n.$$

Note que, em cada linha, temos $2N$ elementos iguais a b . Os espaços em branco devem ser interpretados como zeros.

A matriz jacobiana associada ao sistema (2.8), para o caso de redes-2D, com a vizinhança dada pela vizinhança de Moore, no vetor populacional X_t possui estrutura de uma matriz circulante por blocos $n^2 \times n^2$ da forma

$$DG(x_t) = \begin{bmatrix} A & B_N & \cdots & B_N & B_N & & B_N & B_N & \cdots & B_N \\ B_N & A & B_N & \cdots & B_N & B_N & & B_N & \cdots & B_N \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & & \ddots & \vdots \\ B_N & & B_N & A & B_N & & B_N & B_N & & B_N \\ B_N & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & \\ & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & B_N \\ B_N & & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & B_N \\ \vdots & \ddots & & \ddots & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ B_N & \cdots & B_N & & B_N & B_N & \cdots & B_N & A & B_N \\ B_N & \cdots & B_N & B_N & & B_N & B_N & \cdots & B_N & A \end{bmatrix} \quad (\text{A.2})$$

onde A é uma matriz $n \times n$ circulante da forma de (A.1) com

$$a = f'(x^{ij})(1 - \phi'(x^{ij})), \quad \forall i, j = 1, 2, \dots, n$$

$$b = \frac{f'(x^{ij})\phi'(x^{ij})}{4N(N+1)}, \quad \forall i, j = 1, 2, \dots, n.$$

Os blocos B_N são matrizes $n \times n$ circulantes da forma

$$B_k = \begin{bmatrix} b & b & \cdots & b & & & b & \cdots & b \\ b & b & b & & \ddots & & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & & & b \\ b & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & & \\ & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & \\ & & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & b \\ b & & & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & & & \ddots & & \ddots & \ddots & b \\ b & \cdots & b & & & b & \cdots & b & b \end{bmatrix} \quad (\text{A.3})$$

onde b 's são da forma citada anteriormente. Em cada linha há $2k - 1$ entradas iguais a b . Os espaços em branco são considerados zero.

APÊNDICE B NÚMEROS DE LYAPUNOV EM \mathbb{R}^N

Considere o mapa contínuo dado por

$$x_{n+1} = f(x_n), \tag{B.1}$$

onde $f : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ de classe C^1 .

A órbita de um ponto inicial x_0 é dada por $\{x_0, x_1, x_2, \dots\}$ onde $x_n = f^n(x_0)$.

Similarmente tomemos uma órbita próxima de x_0 , com o ponto inicial dado por $x_0 + \delta$. Seja y_n o mapa que descreve esta órbita com ponto inicial $x_0 + \delta$.

Seja δ_n a distância entre as órbitas de x_0 e $x_0 + \delta$ na n -ésima etapa. Logo, $y_n - x_n = \delta_n \Rightarrow y_{n+1} = \delta_{n+1} + x_{n+1} \Rightarrow y_{n+1} = f(x_n) + \delta_{n+1}$. Por outro lado $y_{n+1} = f(y_n) = f(x_n + \delta_n)$.

Portanto, aplicando o processo de linearização em torno de x_0 , segue que $\delta_{n+1} \approx Df(x_n)\delta_n$. Logo

$$\begin{aligned} \delta_1 &\approx Df(x_0)\delta_0 \\ \delta_2 &\approx Df(x_1)\delta_1 = Df(x_1)Df(x_0)\delta_0 \\ &\vdots \\ \delta_n &\approx Df(x_{n-1})\delta_{n-1} = Df(x_{n-1})Df(x_{n-2})\dots Df(x_0)\delta_0 \end{aligned}$$

Usando a regra da cadeia $\delta_n = Df^n(x_0)\delta_0$. Após n iterações $\frac{|\delta_n|}{|\delta_0|}$ é igual ao fator de expansão ou contração da perturbação na direção $\frac{\delta_0}{|\delta_0|}$. Seja $u_0 = \frac{\delta_0}{|\delta_0|}$ e defina $L(x_0, u_0) = \lim_{n \rightarrow \infty} \left(\frac{|\delta_n|}{|\delta_0|} \right)^{\frac{1}{n}}$.

Portanto, em média, a distância entre as órbitas de x_0 e y_0 cresce (ou decresce) em progressão geométrica de razão $L(x_0, u_0)$.

Quando n é grande, $|\delta_n| = L^n(x_0, u_0) |\delta_0|$. Note que

$$\begin{aligned} L(x_0, u_0) &= \lim_{n \rightarrow \infty} \left(\frac{|\delta_n|}{|\delta_0|} \right)^{\frac{1}{n}} \\ &= \lim_{n \rightarrow \infty} \left(\frac{|Df^n(x_0)\delta_0|}{|\delta_0|} \right)^{\frac{1}{n}} \end{aligned}$$

Portanto, $L(x_0, u_0) = \lim_{n \rightarrow \infty} (|Df^n(x_0)u_0|)^{\frac{1}{n}}$.

Assim, quando n é grande

$$L(x_0, u_0) \approx L_n(x_0, u_0) = |Df^n(x_0)u_0|^{\frac{1}{n}}.$$

Como

$$|Df^n(x_0)u_0| = [u_0^T (Df^n(x_0))^T Df^n(x_0) u_0]^{\frac{1}{2}}.$$

Seja $J_n = Df^n(x_0)$, logo

$$L_n(x_0, u_0) = [u_0^T J_n^T J_n u_0]^{\frac{1}{2n}}.$$

Dessa forma, $L_n(x_0, u_0) = [u_0^T H_n u_0]^{\frac{1}{2n}}$, onde $H_n = J_n^T J_n$ é uma matriz simétrica e real e possui base ortonormal de autovetores. Suponha que u_0 é autovetor de H_n , isto é, $H_n u_0 = \lambda u_0$ e $|u_0| = 1$ então segue-se que

$$L_n(x_0, u_0) = \lambda^{\frac{1}{2n}}.$$

Mas H_n tem k autovalores (reais e positivos). Portanto, podemos definir os números de Lyapunov como

$$L_i(x_0) = \lim_{n \rightarrow \infty} (\lambda_n(i))^{\frac{1}{2n}}, \quad i = 1, 2, \dots, k,$$

se estes limites existirem. O Teorema Ergótico Multiplicativo (ver [7]) garante a existência de quase todos estes limites.

Os expoentes de Lyapunov são o logaritmo natural dos números de Lyapunov.

APÊNDICE C CÁLCULO NUMÉRICO DOS EXPOENTES DE LYAPUNOV

Considere uma esfera U de raio pequeno centrada em v_0 (primeiro conjunto de pontos da órbita), f uma função suave em \mathbb{R}^n associada ao sistema e $Df(v_0)$ a matriz jacobiano em v_0 .

Seja $J_n = Df^n(v_0)$ a matriz jacobiana da n -ésima iterada da f .

Portanto, $J_n U$ é um elipsóide com m eixos ortogonais. Quando os eixos possuem comprimento maior que um há uma expansão na direção de $f^n(v_0)$, e quando o comprimento é menor do que um ocorre uma contração. A taxa de expansão média multiplicativa dos m eixos ortogonais são os números de Lyapunov.

O cálculo de $J_n U$ usualmente é evitado, pois obtemos números muito grandes e muito pequenos que geram problemas no cálculo computacional e também pela dificuldade de encontrarmos $Df^n(v_0)$ exatamente por n ser um número grande. Assim aproximamos $J_n U = Df(v_{n-1}) \dots Df(v_0) U$ por algoritmos computacionais, utilizando o processo de ortogonalização de Gram-Schmidt.

Iniciamos com uma base ortonormal de \mathbb{R}^n , $\{w_1^0, \dots, w_n^0\} \in \mathbb{R}^n$. A base que estamos utilizando aqui é a base canônica para simplificar cálculos iniciais. Calculamos os vetores z_1, z_2, \dots, z_m da seguinte maneira:

$$z_1 = Df(v_0)w_1^0, \quad z_2 = Df(v_0)w_2^0, \quad \dots, \quad z_m = Df(v_0)w_m^0.$$

Observe que os vetores da nova elipse $Df(v_0)U$ não são necessariamente ortogonais, então usando o processo de ortogonalização de Gram-Schmidt contornamos este problema.

Seja

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

onde \cdot denota produto escalar e $\|\cdot\|$ norma euclidiana usual.

Assim: $w_1^1 = y_1$, $w_2^1 = y_2$, \dots , $w_m^1 = y_m$. Para eliminar problemas de números extremamente grandes ou extremamente pequenos nós normalizamos os w_i^k . Logo:

$$w_1^1 = \frac{y_1}{\|y_1\|}, w_2^1 = \frac{y_2}{\|y_2\|}, \dots, w_m^1 = \frac{y_m}{\|y_m\|}$$

formam a nova base ortonormal $(w_1^1, w_2^1, \dots, w_m^1)$. Aplicamos a matriz jacobiana $Df(v_1)$ no próximo ponto da órbita (v_1) e após o processo de ortogonalização temos

$$z_1 = Df(v_1)w_1^1, z_2 = Df(v_1)w_2^1, \dots, z_m = Df(v_1)w_m^1,$$

e normalizando obtemos a nova base : $\{w_1^n, w_2^n, \dots, w_m^n\}$. Este conjunto de vetores é uma aproximação para o semi-eixo maior do elipsóide $J_n U$.

Logo, $r_i^n \approx \|y_i^n\| \|y_i^{n-1}\| \dots \|y_i^1\|$ denota a expansão total na i -ésima direção após n iterações.

Portanto, o i -ésimo número de Lyapunov é dado por:

$$L_i = \lim_{n \rightarrow \infty} (r_i^n)^{\frac{1}{n}}$$

se este limite existe. E

$$\frac{\ln \|y_i^n\| + \dots + \ln \|y_i^1\|}{n}$$

é a estimativa conveniente para o i -ésimo expoente de Lyapunov depois de n passos de tempo.