

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

**Diferentes Escalas de Reprodução e
Movimentação em Modelos
Metapopulacionais**

por

Carina Loureiro Andrade

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

Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro da Silva
Orientador

Porto Alegre, abril de 2016.

CIP - CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO

Andrade, Carina Loureiro

Diferentes Escalas de Reprodução e Movimentação em Modelos Metapopulacionais / Carina Loureiro Andrade.— Porto Alegre: PPGMAp da UFRGS, 2016.

94 p.: il.

Tese (doutorado) —Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Porto Alegre, 2016.

Orientador: Silva, Jacques Aveline Loureiro da

Linha de Pesquisa: Sistemas Não Lineares e Aplicações

Palavras Chave: Ecologia Matemática, Modelos Metapopulacionais, Sistemas Discretos

Diferentes Escalas de Reprodução e Movimentação em Modelos Metapopulacionais

por

Carina Loureiro Andrade

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

Doutor em Matemática Aplicada

Linha de Pesquisa: Sistemas Não Lineares e Aplicações

Orientador: Prof. Dr. Jacques Aveline Loureiro da Silva

Banca examinadora:

Dr. Alexandre Tavares Baraviera
PPGMAT - UFRGS

Dr. José Afonso Barrionuevo
PPGMAp - UFRGS

Dr. Luiz Alberto Díaz Rodrigues
PPGMAT - UFSM

Dr. Vanderlei Manica
IMEF - FURG

Tese apresentada
08/04/2016.

Prof. Dr. Carlos Hoppen
Coordenador

Sumário

RESUMO	vi
ABSTRACT	vii
1 INTRODUÇÃO	1
2 MÚLTIPLAS ESCALAS DE TEMPO EM UM MODELO PRESA-PREDADOR	8
2.1 Formulação do modelo	8
2.1.1 Caso 1: Presa rápida - predador lento	12
2.1.2 Caso 2: Presa lenta - predador rápido	18
2.2 Modelos com estrutura espacial	25
2.2.1 Presa rápida - predador lento com estrutura espacial	28
2.2.2 Presa lenta - predador rápido com estrutura espacial	35
2.3 Conclusões	39
3 MÚLTIPLAS ESCALAS DE MOVIMENTAÇÃO	43
3.1 O modelo metapopulacional	44
3.1.1 Espécies com mesma escala de movimentação	47
3.1.2 Duas escalas distintas de movimentação	50

3.2	Múltiplas escalas de movimentação aplicadas a modelos específicos	51
3.2.1	Modelo presa-predador	52
3.2.2	Modelo LPA: larva-pupa-adulto	55
3.2.3	Metapopulação estruturada em classes etárias	59
3.2.3.1	Modelo linear	60
3.2.3.2	Modelo não linear	66
3.3	Conclusões	85
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	90

RESUMO

Abordamos dois problemas que têm em comum a presença de múltiplas escalas de tempo. No primeiro problema, a questão é a interação entre espécies com tempos de desenvolvimento diferentes. O modelo analisado é uma interação presa-predador com múltiplas escalas de tempo, no qual as espécies se reproduzem e migram com frequência diferente uma da outra. Observou-se que a presença de mais de uma escala de tempo altera as regiões de estabilidade dos pontos de equilíbrio de coexistência e as densidades das espécies. O segundo problema considera diferentes escalas entre a movimentação e a dinâmica vital da própria espécie. Investigamos como a presença de múltiplas escalas de movimentação afeta dinâmicas metapopulacionais. Obtemos alguns resultados analíticos e depois realizamos simulações numéricas com modelos ecológicos específicos. Constata-se que a consideração de múltiplas escalas de movimentação diminui a ocorrência de instabilidades causadas pela migração.

ABSTRACT

We approach two problems that have in common the presence of multiple time scales. In the first problem, the question is the interaction between species with different development times. The model proposed is a predator-prey interaction in which predator and prey have different time scales in their reproduction and dispersal processes. We observed that the presence of more than one time scale modifies stability regions of equilibrium points and species densities. In the second problem, we consider different scales between the movement and the vital dynamic of the same specie. We investigated how the presence of multiple movement scales affects metapopulation dynamics. We obtain analytical results and after we performed numerical simulations with specific ecological models. We argue that the consideration of multiple movement scales decreases the occurrence of instability caused by migration.

1 INTRODUÇÃO

Uma parte da teoria e aplicações em dinâmicas populacionais considera diferentes escalas de tempo. Isso pode se manifestar, por exemplo, através de diferentes escalas dos processos de crescimento e movimentação [4, 5, 35, 36], de interações entre espécies com dinâmica vitais em escalas distintas [10, 19, 22, 26], entre outras situações.

Em sistemas multi-espécies nem sempre a reprodução das espécies ocorre de maneira sincronizada. Pode ocorrer que uma das espécies se reproduza em intervalos de tempo diferentes daqueles da outra espécie. Na natureza encontramos muitos exemplos de interações nas quais uma espécie reproduz-se em intervalos de tempo menores do que a outra: podemos citar joaninhas e afídeos [19], doninhas e pequenos roedores [26], pássaros e insetos [10], controle da cochonilha vermelha (*Aonidiella auranti*) pelo parasitóide *Aphytis melinus* [22].

Em sistemas consumidor-recurso encontramos exemplos de dinâmicas populacionais com múltiplas escalas de tempo. Em muitos desses sistemas, o recurso cresce continuamente ou em intervalos relativamente curtos quando comparados aos eventos reprodutivos dos consumidores [26]. Pachepsky et al. propõem em [26] um modelo semi-discreto para uma classe de interações em que o consumidor é um reprodutor discreto e a reprodução da fonte pode ser considerada contínua. A modelagem é feita utilizando-se equações diferenciais e equações a diferenças para descrever, respectivamente, o crescimento da população de recursos e da população de consumidores. As equações diferenciais utilizadas para a descrição do crescimento de recursos dentro de uma geração dos consumidores podem ser resolvidas explicitamente e, assim, o modelo pode ser reescrito como um sistema com tempo discreto.

Kindlmann e Dixon, em [19], discutem dinâmicas presa-predador em que as espécies têm tempos de desenvolvimento distintos. Eles argumentam que o efeito da predação na densidade populacional de presas é inversamente relacionado ao tempo de desenvolvimento do predador. Em termos biológicos, essa teoria prediz que, dada uma espécie de presas e dois predadores diferindo apenas nos tempos de desenvolvimento, o predador com tempo de desenvolvimento mais longo terá menos efeito na abundância de presas. A eficiência de insetos predadores em controlar sua presa estaria correlacionada negativamente com o tempo geracional relativo ao de sua presa. Eles propõem descrever essa situação através de um modelo discreto em que as presas crescem de forma aleatória. A quantidade de ovos de predadores só é atualizada quando $t = D, 2D, 3D$, em que D representaria o tempo geracional do predador, enquanto o da presa é uma unidade de tempo. Em [20], Kindlmann et al. relatam testes realizados em campo que trazem resultados de acordo com a hipótese descrita acima. Duas espécies de coccinelids são testadas verificando sua eficiência no controle de afídeos e nenhuma destas se mostrou eficaz em reduzir o pico de suas presas.

Também em dinâmicas parasitóide-hospedeiro podemos encontrar exemplos de diferentes escalas de tempo no desenvolvimento das espécies. A cochonilha vermelha (*Aonidiella auranti*) é uma praga da cultura de cítricos que tornou-se resistente a uma grande variedade de pesticidas. Após várias tentativas de controle biológico, o parasitóide *Aphytis melinus* mostrou-se extremamente eficiente [22]. Murdoch, Briggs e Swarbrick [23] destacam que um dos mecanismos chave para esta eficiência é este parasitóide ter dinâmica vital mais rápida do que a da cochonilha.

Mudanças na densidade populacional devido à dispersão ocorrendo mais rapidamente do que devido a processos de crescimento são frequentemente observadas na natureza [36]. Shigesada descreve em [36] uma dinâmica em que os indivíduos têm dispersão rápida e crescimento lento. Um método de múltiplas escalas é

aplicado a sistemas de uma única espécie e de duas espécies competindo, obtendo-se aproximações para suas densidades.

Auger e Poggiale [4] estudam um sistema presa-predador com diferentes escalas de tempo em um ambiente heterogêneo. Uma escala de tempo rápida é associada aos processos migratórios e uma escala lenta aos processos de crescimento e interações entre espécies. É utilizada Teoria de Perturbações para agregar o sistema de equações diferenciais ordinárias que descreve a dinâmica das subpopulações dentro dos patches a um macro sistema de equações diferenciais que governa as populações totais. Em [35], Sánchez et al. propõem uma abordagem única para o tratamento de uma classe de modelos de dinâmicas populacionais espacialmente estruturadas cujos processos de evolução ocorrem em duas diferentes escalas de tempo: uma lenta para a demografia e uma rápida para as migrações. Auger et al., em [5], fazem um resgate de métodos de agregação espacial de variáveis para modelos com tempo contínuo considerando os dois casos: espaço discreto e espaço contínuo, supondo a migração rápida em relação às interações locais. Nos dois casos a agregação espacial permitiu a obtenção de uma equação diferencial ordinária governando a densidade populacional total a longo prazo.

Há ainda outras possibilidades de diferentes escalas de tempo em interações biológicas, por exemplo a evolução de uma espécie ocorrer de forma muito mais rápida do que as mudanças no tamanho da população. Cortez e Ellner, em [10], estudam um sistema presa-predador exibindo rápida evolução do predador ou da presa, destacando a necessidade de entendimento das mudanças hereditárias que ocorrem rápida o suficiente para afetar interações interespecíficas no interior de uma população. O objetivo do trabalho é compreender como a evolução afeta as propriedades qualitativas das dinâmicas ecológicas quando se considera interação entre processos ecológicos e evolucionário com escalas de tempo comparáveis. Eles abordam um caso tratável analiticamente em que a evolução de uma espécie ocorre muito mais rápida

do que as mudanças no tamanho da população. Essa separação de escalas de tempo é o oposto do que supõem-se na teoria tradicional mas não é biologicamente infundada. Isso pode ocorrer quando existe uma alta rotatividade de indivíduos em uma população e a taxa de nascimentos é quase igual a de mortes. Outra justificativa para a consideração do caso limite rápida evolução é que aumentar a velocidade de evolução muitas vezes preserva algumas das principais propriedades qualitativas das dinâmicas observadas em sistemas onde processos ecológicos e evolucionários têm taxas comparáveis. Assim, a abordagem de Cortez e Ellner complementa o ponto de vista tradicional, em que processos evolucionários são muito mais lentos que processos ecológicos, e juntos esses extremos podem ser usados para entender sistemas em que taxas ecológicas e evolucionárias são comparáveis. Evolução rápida em um sistema presa-predador pode permitir dinâmicas populacionais que não são possíveis em sistemas evolucionariamente fixos. De modo geral, as dinâmicas de interações populacionais interespecíficas e ecoevolucionárias não podem ser preditas pelo entendimento de cada componente (processos ecológicos e processos evolucionários) separadamente.

Os estudos de dinâmicas populacionais têm cada vez mais levado em conta a distribuição espacial das espécies. Vários estudos tratam de metapopulações, ou seja, populações acopladas via migração [13, 18]. Gonzalez et al [16] tratam a importância das dinâmicas populacionais e a conectividade de cenários para a persistência de populações. Muitos desses trabalhos estudam metapopulações constituídas por uma única espécie. Rohani et al. [30] afirmam que em um modelo metapopulacional com uma única espécie com dispersão independente da densidade, o equilíbrio global é estável se, e somente se, o equilíbrio no *patch* isolado é estável na dinâmica local. Já Ruxton [32] e Ruxton e Rohani [33] consideram diferentes processos de migração dependentes da densidade obtendo menores e maiores efeitos estabilizantes. Doebeli e Ruxton em [12] consideram, além da dependência da densidade, também heterogeneidade na qualidade do habitat local, observando que

padrões espaciais não podem ser extrapolados a partir de propriedades da população local isolada. Yakubu e Castillo-Chaves [40] tratam de um modelo metapopulacional com uma única espécie analisando diferentes dinâmicas locais, de modo que a dispersão dá origem inclusive a múltiplos atratores.

Temos também alguns trabalhos considerando dinâmicas com mais de uma espécie. Rohani e Ruxton [31] discutem sistemas com mais de uma espécie, parasitóide-hospedeiro, e chegam a resultados de que a extrema assimetria nas frações de dispersão entre as duas espécies pode desestabilizar o estado de equilíbrio metapopulacional. A presença de mecanismos regulatórios, sejam eles na forma de reprodução de hospedeiros dependentes da densidade ou a presença de refúgios para hospedeiros diminui a probabilidade de observação de dispersão induzir instabilidades. Comins e Hassell [9] analisam interações em sistemas com 3 espécies ampliando a discussão feita para sistemas parasitóide-hospedeiro, obtendo coexistência das três espécies mesmo quando a dinâmica local é instável. Abbott [1] destaca a importância de se entender como a dispersão influencia as dinâmicas de populações distribuídas espacialmente, destacando que o estudo dos impactos espaciais e temporais da dispersão juntos é vital para a conservação e manejo de muitas comunidades para as quais atividades humanas estão alterando as taxas de dispersão.

Neste trabalho, vamos, então, analisar dois problemas que tratam de questões de múltiplas escalas em dinâmicas populacionais considerando-se estrutura espacial. No primeiro, abordamos a interação entre espécies com diferentes escalas de reprodução. O segundo problema trata de uma metapopulação em que cada espécie tem processo de migração mais rápido do que o processo de crescimento.

No Capítulo 2 deste trabalho, tratamos do primeiro problema, propondo um modelo com crescimento da presa dependente da densidade, baseado em um modelo proposto por Neubert e Kot [25]. São considerados os dois casos: primeiramente a presa sendo a espécie rápida e depois os predadores. Considera-se

como geração padrão do sistema aquela em que ocorre a reprodução da espécie com dinâmica lenta e supomos gerações intermediárias nas quais ocorre a reprodução da espécie com dinâmica rápida.

Nos estudos realizados por Rodrigues, Mistro e Andrade [28] e Andrade [3], foi proposto um modelo presa-predador discreto com dinâmica vital da presa mais rápida que a do predador. Entre as conclusões obtidas, observou-se que a densidade de equilíbrio das presas diminuíam quanto maior era a diferença entre as escalas de reprodução das duas espécies, o que não está de acordo com as conclusões e testes em campo dos trabalhos de Kindlmann et al. [20]. Aqui neste trabalho, proporemos também um modelo presa-predador com tempo discreto mas em que a predação ocorre proporcionalmente a média das densidades de presas nas gerações intermediárias e não de acordo com o somatório destas densidades como é considerado em [28] e [3].

Estudamos também como a consideração da estrutura espacial afeta os modelos presa-predador com múltiplas escalas de tempo mencionados. Supomos que esta migração ocorre de forma coerente com a escala de reprodução. Em [3] é proposto um modelo presa-predador com estrutura espacial no qual dinâmica vital das presas é mais rápida que a dos predadores. Neste trabalho ambas as espécies migravam na escala da espécie rápida.

No Capítulo 3, abordamos o outro problema: consideramos diferentes escalas entre a movimentação e a dinâmica vital da própria espécie. Constantes \bar{N}_l são os parâmetros de múltiplas escalas de movimentação: a cada geração padrão supomos que a espécie l tem \bar{N}_l episódios de movimentação. Analisamos, então, como a consideração de diferentes escalas de movimentação afeta dinâmicas populacionais. Obtemos alguns resultados analíticos e depois realizamos simulações numéricas com modelos ecológicos específicos: um modelo presa-predador [25] e um modelo que considera três etapas de desenvolvimento de um besouro [11]. Em

especial, investigamos como a consideração de múltiplas escalas de movimentação modifica o comportamento de uma metapopulação em que temos uma única espécie com sobreposição de gerações estruturada em classes etárias [8].

2 MÚLTIPLAS ESCALAS DE TEMPO EM UM MODELO PRESA-PREDADOR

Neste capítulo, analisamos a presença de duas escalas distintas de tempo em um modelo metapopulacional do tipo presa-predador, discreto no tempo e no espaço. Na primeira seção, consideramos essas populações homogeneamente distribuídas e analisamos duas situações: presas com dinâmica vital mais rápida do que a dos predadores e predadores com dinâmica vital mais rápida que a de suas presas. Na segunda seção, analisamos uma metapopulação, ou seja, as duas espécies distribuem-se em sítios pelo processo de migração. Essa migração ocorre de forma coerente com a escala de reprodução: a espécie rápida reproduz-se e migra numa escala rápida enquanto a outra espécie reproduz-se e migra numa escala lenta.

2.1 Formulação do modelo

Nesta seção, analisamos os efeitos de diferentes escalas de tempo em uma dinâmica presa-predador discreta.

Partiremos de um sistema presa-predador com crescimento da presa dependente da densidade, adaptado de um modelo proposto por Neubert e Kot [25]:

$$\begin{cases} H_{t+1} = H_t \exp \left(r \left(1 - \frac{H_t}{k} \right) - aP_t \right), \\ P_{t+1} = \gamma P_t + bH_t P_t, \end{cases} \quad (2.1)$$

em que H_t e P_t representam, respectivamente, a densidade de presas e predadores na geração t .

A primeira equação descreve a evolução da densidade de presas. O parâmetro r é a taxa de crescimento intrínseco desta espécie. Na ausência de predadores, as presas crescem até atingirem a capacidade suporte k . O fator e^{-aP_t} está

relacionado com a diminuição da densidade de presas devido à predação, podendo o parâmetro a ser interpretado como a eficiência do predador em capturar presas.

A variação da densidade de predadores é modelada pela segunda equação em (2.1). O parâmetro γ é a fração de predadores que sobrevive a cada geração, assim, $0 < \gamma < 1$. O termo bH_tP_t descreve o crescimento dos predadores devido à predação, sendo b a taxa de eficiência de conversão de presas em novos predadores.

Considerando

$$h_t = \frac{H_t}{k}, \quad p_t = \frac{a}{r}P_t, \quad d = bk,$$

podemos reescrever (2.1) como

$$\begin{cases} h_{t+1} = h_t \exp(r(1 - h_t - p_t)), \\ p_{t+1} = \gamma p_t + dh_t p_t, \end{cases} \quad (2.2)$$

em que h_t e p_t são, respectivamente, as densidades adimensionais de presas e predadores na geração t e d é um parâmetro adimensional que relaciona a capacidade suporte das presas com a taxa de eficiência de conversão do predador.

A adimensionalização do sistema (2.1) proporcionou uma redução na quantidade de parâmetros. O sistema em sua forma adimensional (2.2) tem apenas três parâmetros positivos: d , r e γ , o que facilita sua análise.

Considerando $\mathbf{x}_t = (h_t, p_t)$, podemos ainda reescrever o sistema (2.2) como uma única equação vetorial

$$\mathbf{x}_{t+1} = \Phi(\mathbf{x}_t). \quad (2.3)$$

Resolvendo a equação $\mathbf{x} = \Phi(\mathbf{x})$ obtemos os pontos de equilíbrio do sistema (2.3):

$$\mathbf{x}_0 = (0, 0), \quad \mathbf{x}_1 = (1, 0) \quad \text{e} \quad \mathbf{x}^* = \left(\frac{1-\gamma}{d}, 1 - \frac{1-\gamma}{d} \right).$$

A solução trivial x_0 corresponde à extinção de ambas as espécies. No ponto x_1 temos extinção dos predadores e a densidade de presas corresponde à capacidade suporte do meio no modelo dimensional (2.1). A solução de equilíbrio x^* é a única com coexistência das espécies e é biologicamente viável quando $d > 1 - \gamma$.

Analisamos agora a estabilidade local destes pontos de equilíbrio. Para isso, calculamos a matriz jacobiana do sistema (2.3), $D\Phi(x)$, em cada um desses pontos e verificamos quando seus autovalores são em módulo menores do que um.

Obtemos que o ponto de equilíbrio x_0 é sempre instável para $r > 0$ e $\gamma > 0$; o ponto x_1 é estável se

$$d < 1 - \gamma \quad \text{e} \quad r < 2; \quad (2.4)$$

e as condições para que tenhamos a estabilidade local do ponto de equilíbrio x^* são:

$$1 - \gamma < d < 2 - \gamma \quad \text{e} \quad r < \frac{4d}{(3 - d - \gamma)(1 - \gamma)}. \quad (2.5)$$

De acordo com as condições (2.4) e (2.5), foram plotadas as regiões de estabilidade dos pontos de equilíbrio x_1 e x^* para $\gamma = 0,9$ (Figura 2.1). Foram construídas estas mesmas regiões para outros valores de γ e observou-se apenas que a diminuição do valor deste parâmetro faz com que a região de x^* se desloque para a direita e torne-se ligeiramente mais baixa.

Na fronteira I da Figura 2.1, dois pontos de equilíbrio, um estável e outro instável, trocam de estabilidade. Para $0 < r < 2$, quando d torna-se maior do que $1 - \gamma$, o ponto de coexistência x^* torna-se biologicamente viável e passa a ser estável, enquanto x_1 perde a estabilidade. Como o parâmetro d está relacionado com a taxa de crescimento da população de predadores, é coerente que para d suficientemente grande, a população de predadores possa crescer. Aumentando ainda mais o valor do parâmetro d , de forma a atravessar a fronteira III, temos uma bifurcação de Hopf (ver Figura 2.2(a)), em que o ponto de coexistência x^* perde a estabilidade e passamos a ter ciclos limites estáveis.

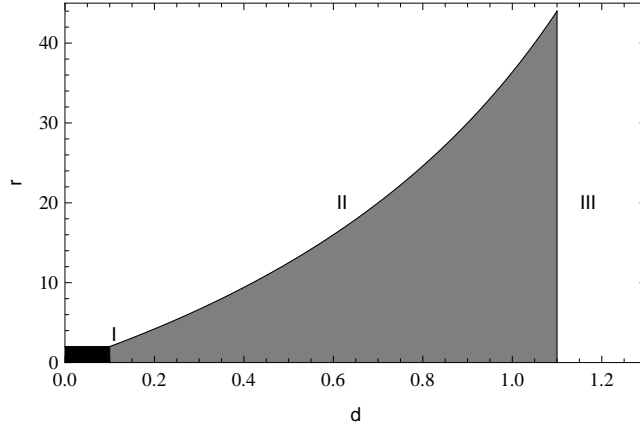


Figura 2.1: Região de estabilidade dos pontos de equilíbrio x_1 , em preto, e x^* , em cinza, para $\gamma = 0,9$.

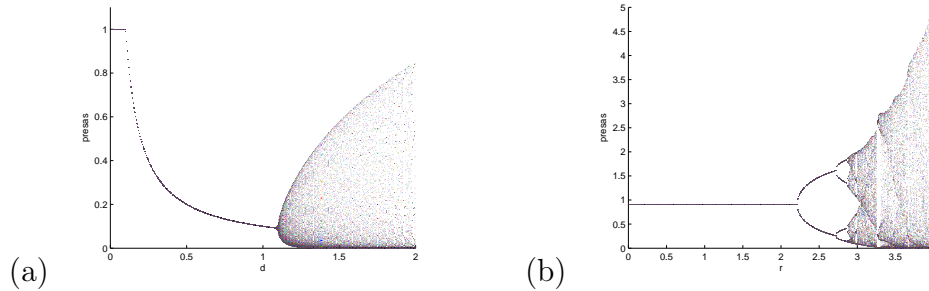


Figura 2.2: Diagramas de bifurcação para a população de presas: (a) em relação ao parâmetro d para $r = 1,8$ e $\gamma = 0,9$; (b) em relação ao parâmetro r para $d = 0,11$ e $\gamma = 0,9$.

No diagrama de bifurcação apresentado na Figura 2.2(b) observamos que, quando o valor de r é aumentado até que passe pela fronteira II, o ponto de equilíbrio de coexistência x^* perde a estabilidade para um ciclo de período 2. Para valores de r ainda maiores, ocorrem sucessivas bifurcações dando origem a ciclos de período 2^n , que são seguidos de comportamento caótico, o que foi confirmado através do cálculo dos expoentes de Lyapunov. Além da não periodicidade, outra característica de órbitas caóticas é a dependência “sensível” às condições iniciais (órbitas que começam próximas mas separam-se conforme t aumenta). Os expoentes

de Lyapunov [2] fornecem uma medida desta dependência. Se algum expoente de Lyapunov for positivo isso indica que a solução é caótica. Ao longo deste trabalho, quando fizermos referência a soluções caóticas, esta afirmação terá sido confirmada através do cálculo dos expoentes de Lyapunov.

Descrevemos até aqui o comportamento de um modelo presa-predador com uma única escala de tempo, ou seja, cada espécie tinha um único episódio de reprodução a cada geração. Passamos agora a considerar escalas de tempo diferentes para a reprodução das duas espécies. Introduzimos mais um parâmetro: N - inteiro e positivo. Analisamos duas situações:

Caso 1: a presa se reproduz N vezes no intervalo de tempo no qual o predador se reproduz uma vez (presa rápida - predador lento)

Caso 2: o predador se reproduz N vezes no intervalo de tempo no qual a presa se reproduz uma vez (predador rápido - presa lenta)

Consideramos como geração padrão do sistema aquela em que ocorre a reprodução da espécie lenta e supomos gerações intermediárias nas quais ocorre a reprodução da espécie rápida.

2.1.1 Caso 1: Presa rápida - predador lento

Neste caso, a geração padrão é aquela em que ocorre a reprodução do predador. A cada geração padrão, então, temos $N - 1$ gerações intermediárias, de forma que a espécie rápida, a presa, reproduza-se N vezes no intervalo de tempo que o predador se reproduz uma vez.

Assim, aqui no **caso 1**, temos a cada geração intermediária: diminuição das presas devido a predação; reprodução das presas; e diminuição da densidade de predadores por mortalidade natural. E a cada geração padrão temos todos os eventos

que ocorrem nas gerações intermediárias mais a reprodução dos predadores (proporcionalmente à quantidade média de presas predada por geração intermediária).

Dessa forma, sendo h_t e p_t , respectivamente, as densidades adimensionais de presas e predadores na geração t , as equações adimensionais que descrevem a dinâmica do **caso 1** são:

$$\begin{cases} h_{t+1} = f_h(F^{N-1}(h_t, p_t)), \\ p_{t+1} = \gamma^N p_t + d\gamma^{N-1} p_t \frac{1}{N} (h_t + f_h(h_t, p_t) + f_h(F(h_t, p_t)) + \dots \\ \quad + f_h(F^{N-2}(h_t, p_t))), \end{cases} \quad (2.6)$$

em que

$$\begin{aligned} F & : \mathbb{R}^2 \longrightarrow \mathbb{R}^2; \\ F(h, p) & = (f_h(h, p), f_p(h, p)) = (he^{r(1-h-p)}, \gamma p). \end{aligned}$$

A função F^{N-1} representa F composta $N - 1$ vezes. A função F descreve a dinâmica nas gerações intermediárias, em que os predadores não se reproduzem, apenas diminuem sua densidade devido a causas naturais. Observamos, na expressão para p_{t+1} presente em (2.6), a atualização da densidade de predadores com crescimento da população de predadores proporcionalmente à média das densidades de presas nas gerações intermediárias.

O sistema é definido para $N \geq 2$ inteiro. Quando $N = 1$, temos o modelo com uma única escala de tempo dado em (2.2), ou seja, o modelo em que as espécies se reproduzem nos mesmos intervalos de tempo.

Para simplificar a notação, consideramos $\mathbf{x}_t = (h_t, p_t)$ e, assim, podemos reescrever o sistema (2.6) como uma única equação vetorial

$$\mathbf{x}_{t+1} = \Phi_1(\mathbf{x}_t). \quad (2.7)$$

Analisamos primeiramente a estabilidade de pontos de equilíbrio de coexistência das espécies do modelo aqui tratado, ou seja, pontos $x = (h, p)$ tais que $x = \Phi_1(x)$, com $h \neq 0$ e $p \neq 0$. Para isso, calculamos a matriz jacobiana do sistema (2.7), $D\Phi_1(x)$, e verificamos quando seus autovalores são em módulo menores do que um.

Da mesma forma que para o modelo original, consideramos que a cada geração padrão sobrevivem 90% dos predadores, assim utilizamos aqui $\gamma = \sqrt[N]{0,9}$. Fixado o parâmetro γ , construímos as regiões de estabilidade de equilíbrios de coexistência em função dos outros dois parâmetros, r e d , para valores de N de 2 até 6. Essas regiões foram construídas plotando-se os pontos (d, r) para os quais ambos os autovalores da matriz $D\Phi_1(x)$ tinham valor absoluto menor do que um. Na Figura 2.3, podemos observar essas regiões para $N = 2, 4$ e 6. Em comparação com a região de estabilidade do modelo original (Figura 2.1), na seção anterior, podemos concluir que a consideração do predador com dinâmica vital mais lenta que a da presa aumentou a região de estabilidade de coexistência, tornando o modelo mais estável. Além disso, quanto maior a diferença entre as escalas de reprodução das espécies, ou seja, quanto maior o valor de N , mais estável ainda se torna o modelo.

A Figura 2.4 apresenta diagramas de bifurcações em relação aos diferentes parâmetros da dinâmica, ilustrando como as soluções de equilíbrio de coexistência perdem a estabilidade quando o parâmetro em questão sai das regiões dadas na Figura 2.3.

Na Figura 2.4(a) temos as densidades de presas em relação ao parâmetro d para um valor de r fixado ($r = 5$) e $N = 4$. Podemos observar que quando o equilíbrio de coexistência perde a estabilidade dá lugar a soluções quase periódicas. Para todos os valores de N considerados, o ponto de equilíbrio de coexistência, conforme d aumenta, passa por uma bifurcação, perdendo a estabilidade para soluções que convergem para um ciclo limite. A Figura 2.5(a) traz um plano de fase: densidade

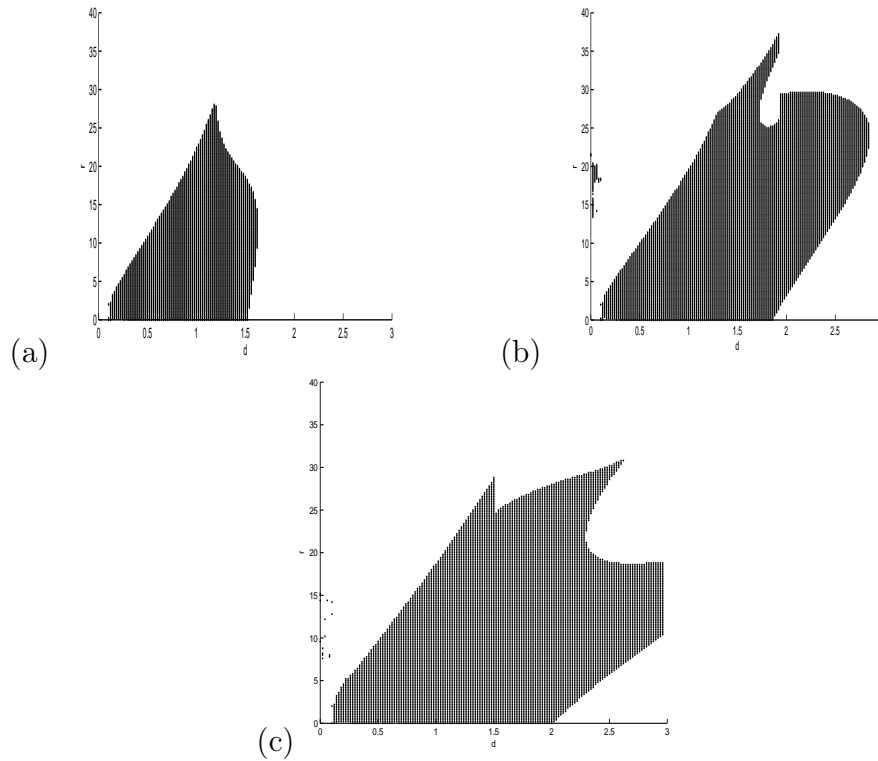


Figura 2.3: Regiões de estabilidade para o **caso 1** e $\gamma = \sqrt[N]{0,9}$ com (a) $N = 2$, (b) $N = 4$ e (c) $N = 6$.

de presas versus densidades de predadores, descartados os transientes, em que pode-se observar nitidamente esse ciclo limite. Na Figura 2.5(b) temos a densidade de predadores em função do tempo também descartados os transientes.

A Figura 2.6 apresenta um exemplo de soluções periódicas: um ciclo de período 2, em que as densidades, após transientes, alternam-se entre 2 valores \bar{x}_1 e \bar{x}_2 . São observados ciclos com períodos maiores e para outros valores de N . Esse ciclo de período 2 é consequência da bifurcação por que passa o ponto de equilíbrio de coexistência das espécies mostrada na Figura 2.4(b).

Finalmente, a Figura 2.7 apresenta um exemplo de solução caótica. Este tipo de solução pode ser observado para todos os valores de N principalmente para

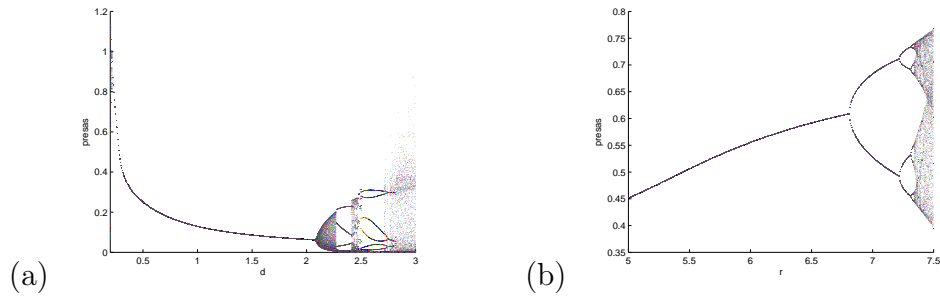


Figura 2.4: Diagramas de bifurcação para a população de presas **caso 1**: (a) em relação ao parâmetro d para $r = 5$, $\gamma = \sqrt[4]{0,9}$ e $N = 4$; (b) em relação ao parâmetro r para $d = 0,3$, $\gamma = \sqrt[4]{0,9}$ e $N = 2$.

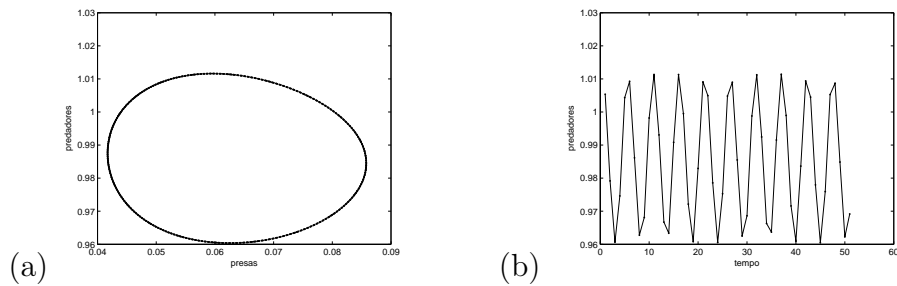


Figura 2.5: Gráficos do modelo **caso 1** com $N = 4$, $\gamma = \sqrt[4]{0,9}$, $r = 5$ e $d = 2,1$: (a) plano de fase; (b) densidade de predadores em função do tempo.

valores maiores do parâmetro r . Na Figura 2.7(a) podemos observar as densidades das duas espécies no plano de fase e em (b) densidades de presas em função do tempo.

Todos os tipos de soluções observados quando os parâmetros estão fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência das espécies já eram observados no modelo original, com uma única escala de tempo, mas são na maioria das vezes observados para valores distintos dos parâmetros. Ainda de forma semelhante ao que tínhamos no modelo original, a consideração da dinâmica vital da presa mais rápida do que a do predador mantém a extinção de predadores para valores pequenos

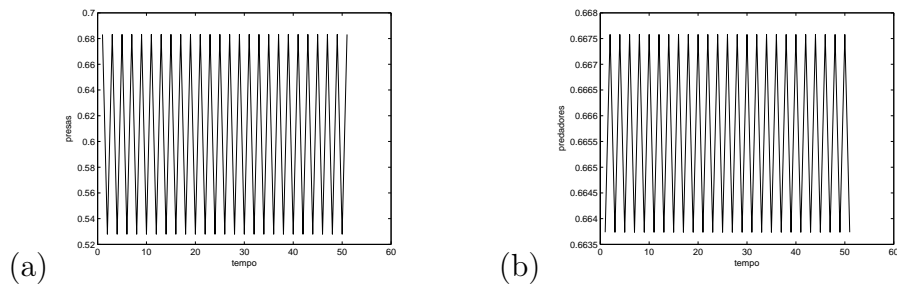


Figura 2.6: Gráficos do modelo **caso 1** com $N = 2$, $\gamma = \sqrt[3]{0,9}$, $r = 7$ e $d = 0,3$: (a) densidade de presas em função do tempo; (b) densidade de predadores em função do tempo.

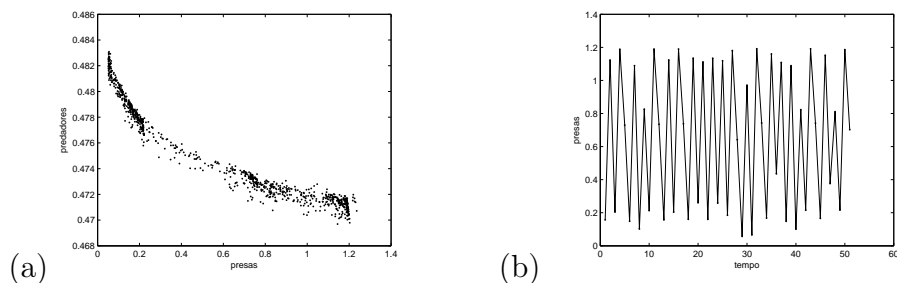


Figura 2.7: Gráficos do modelo **caso 1** com $N = 5$, $\gamma = \sqrt[3]{0,9}$, $r = 5$ e $d = 0,2$: (a) plano de fase; (b) densidade de presas em função do tempo.

do parâmetro d próximo à fronteira esquerda das regiões de estabilidade na Figura 2.3.

Passamos então a analisar as densidades de equilíbrio de presas e predadores, considerando valores dos parâmetros para os quais temos equilíbrio estável para todos os valores de N considerados. Na Figura 2.8 são plotados os valores das densidades de equilíbrio de presas e predadores em função de N , para $r = 1,8$ e $d = 0,11$. As densidades foram analisadas para vários outros valores para os parâmetros d e r ($r \leq 5$) tomados dentro da região de estabilidade de pontos de equilíbrio de coexistência e este comportamento foi semelhante: aumento da densidade de equilíbrio das presas conforme N aumenta. Isto estaria de acordo com

a hipótese de Kindlmann e Dixon [19] mencionada anteriormente: dada uma espécie de presas e dois predadores diferindo apenas nos tempos de desenvolvimento, o predador com tempo de desenvolvimento mais longo terá menos efeito na abundância de presas.

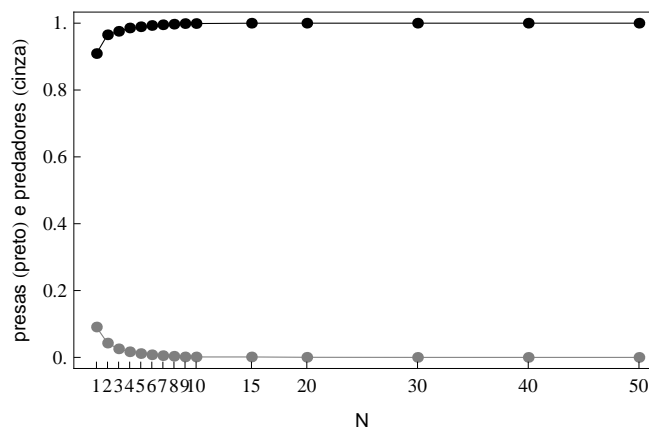


Figura 2.8: Densidades de presas (em preto) e predadores (em cinza) em função de N para o **caso 1** com $\gamma = \sqrt[3]{0,9}$, $r = 1, 8$ e $d = 0, 11$.

Essa tendência, aumento da densidade de presas conforme N aumenta, não é mais observada quando tomamos valores dos parâmetros fora das regiões de estabilidade. A Figura 2.9 (a) exemplifica isso: observamos diminuição da densidade média de presas conforme aumentamos o valor do parâmetro de múltiplas escalas, N . Já o gráfico 2.9 (b) traz a densidade média de predadores em função de N e observa-se aumento dessa densidade, também o oposto do que observávamos nas densidades de equilíbrio dos predadores (ver Figura 2.8). Cabe observar que os valores trazidos na Figura 2.9 são médias das densidades, pois as soluções são periódicas ou quase-periódicas.

2.1.2 Caso 2: Presa lenta - predador rápido

Passamos agora a considerar a presa como a espécie lenta e o predador como a espécie rápida (**caso 2**). Da mesma forma consideramos como geração

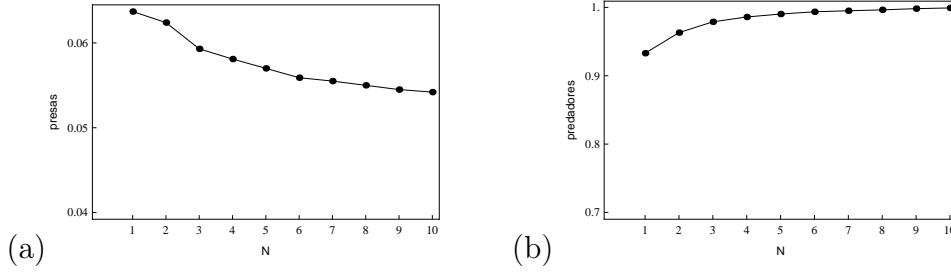


Figura 2.9: Densidade média de (a) presas e (b) predadores em função de N para o **caso 1** com valores dos parâmetros fora das regiões de estabilidade: $\gamma = \sqrt[N]{0,9}$, $r = 1$ e $d = 2, 5$.

padrão aquela em que ocorre a reprodução da espécie lenta, neste caso a presa. Então, a cada geração intermediária temos: diminuição das presas devido a predação; crescimento dos predadores segundo um fator dependente da densidade de presas; e diminuição da densidade de predadores por mortalidade natural. A cada geração padrão temos todos os eventos que ocorrem nas gerações intermediárias mais a reprodução das presas.

Assim, sendo h_t e p_t , respectivamente, as densidades adimensionais de presas e predadores na geração t , as equações adimensionais que descrevem a dinâmica do **caso 2** são:

$$\begin{cases} h_{t+1} = g_h(G^{N-1}(h_t, p_t)), \\ p_{t+1} = g_p(G^{N-1}(h_t, p_t)), \end{cases} \quad (2.8)$$

em que

$$\begin{aligned} G &: \mathbb{R}^2 \longrightarrow \mathbb{R}^2; \\ G(h, p) &= (he^{-rp}, \gamma p + dhp), \end{aligned}$$

e

$$\begin{aligned} g_h, g_p &: \mathbb{R}^2 \longrightarrow \mathbb{R}; \\ g_h(h, p) &= he^{r(1-h-p)}, \\ g_p(h, p) &= \gamma p + dhp, \end{aligned}$$

sendo G^{N-1} a função G composta $N - 1$ vezes. Quando $N = 1$, temos o modelo com uma única escala de tempo dado em (2.2).

A função G na equação (2.8) descreve o que ocorre em cada geração intermediária: não temos o fator de crescimento das presas $e^{r(1-h)}$ em G . As funções g_h e g_p descrevem o que ocorre em cada geração padrão.

Considerando $\mathbf{x}_t = (h_t, p_t)$, podemos reescrever o sistema (2.8) como uma única equação vetorial

$$\mathbf{x}_{t+1} = \Phi_2(\mathbf{x}_t). \quad (2.9)$$

Seguindo os mesmos passos da análise do **caso 1** na seção anterior, iniciamos o estudo do **caso 2** analisando a estabilidade de pontos de equilíbrio de coexistência $\mathbf{x} = (h, p)$ tais que $\mathbf{x} = \Phi_2(\mathbf{x})$, com $h \neq 0$ e $p \neq 0$. Calculamos a matriz jacobiana do sistema (2.9), $D\Phi_2(\mathbf{x})$, e construímos regiões de estabilidade para diversos valores do parâmetro de múltiplas escalas, N , em função dos parâmetros r e d . Na Figura 2.10 podemos observar essas regiões para $N = 2, 4$ e 6 , com $\gamma = \sqrt[3]{0,9}$. Fixamos γ desta forma para mantermos a sobrevivência de 90% dos predadores a cada geração padrão, assim como fizemos nas simulações com o modelo original e **caso 1** apresentadas anteriormente. Para fins de comparação foram plotadas essas regiões também para outros valores de γ , mas não foram percebidas mudanças significativas nos tamanhos das regiões. Comparando com a Figura 2.1, podemos observar que a consideração da dinâmica vital do predador mais rápida que a dinâmica da presa diminui a região de estabilidade de equilíbrio de coexistência das espécies.

Com o intuito de analisar o que ocorre com as densidades das espécies fora das regiões de estabilidade dadas na Figura 2.10, foram plotados diagramas de bifurcação para vários valores de r e d fixados para diferentes valores do parâmetro de múltiplas escalas de tempo N . A Figura 2.11 traz três desses diagramas.

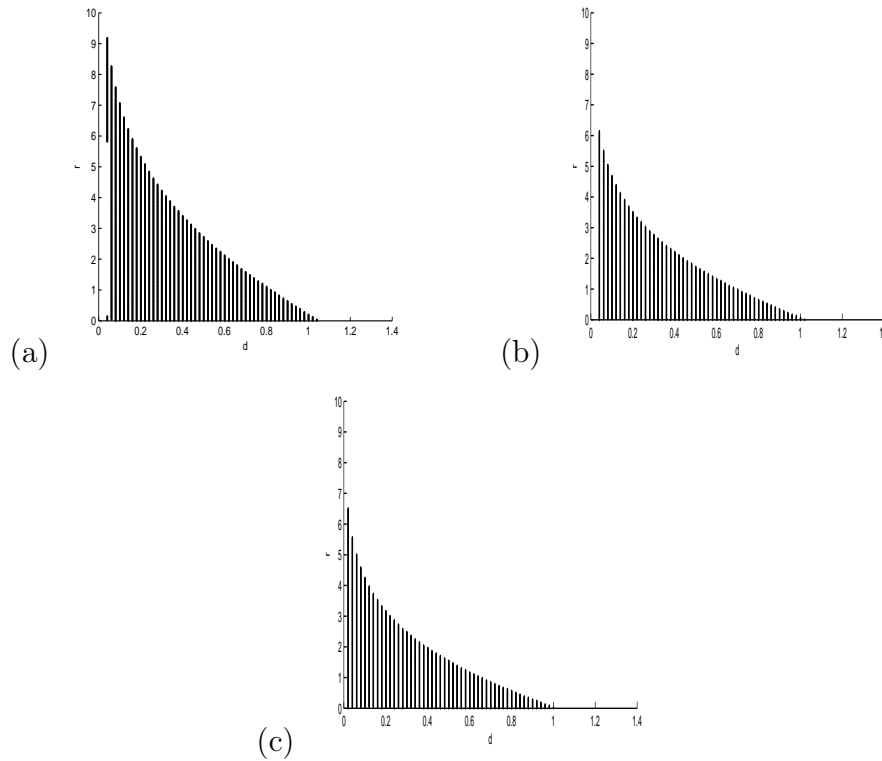


Figura 2.10: Região de estabilidade para o **caso 2** com (a) $N = 2$, (b) $N = 4$ e (c) $N = 6$, para $\gamma = \sqrt[N]{0,9}$.

Para todos os valores de N considerados, o ponto de equilíbrio de coexistência, conforme d aumenta, passa por uma bifurcação de Hopf, perdendo a estabilidade para um ciclo limite, isso pode ser observado nos diagramas (a) e (b) da Figura 2.11. A Figura 2.12 traz o plano de fase presas \times predadores (a) e densidades de predadores em função do tempo (b) para $N = 3$, ilustrando as soluções quase-periódicas mencionadas anteriormente.

A Figura 2.13 ilustra soluções com comportamento caótico para $N = 2$. É possível perceber nesta figura que a densidade de presas atinge valores bastante altos, apesar de em média ser praticamente igual a densidade de equilíbrio para esses valores dos parâmetros.

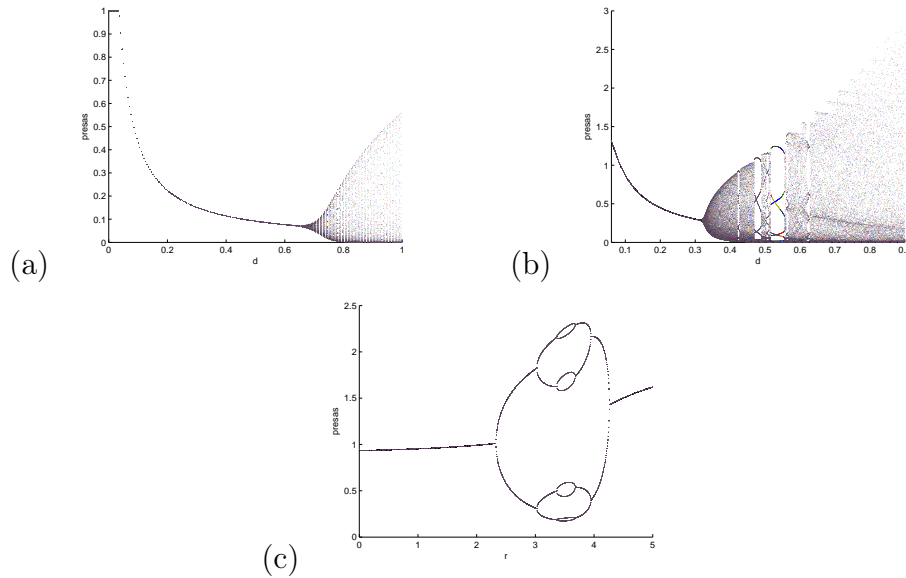


Figura 2.11: Diagramas de bifurcação para a população de presas **caso 2**: (a) em relação ao parâmetro d para $r = 1$, $\gamma = \sqrt[3]{0,9}$ e $N = 3$; (b) em relação ao parâmetro d para $r = 4$, $\gamma = \sqrt[3]{0,9}$ e $N = 2$; (c) em relação ao parâmetro r para $d = 0,055$, $\gamma = \sqrt[3]{0,9}$ e $N = 2$.

Além das soluções quase-periódicas e caóticas já mencionadas, também o modelo **caso 2** apresenta soluções periódicas. Na Figura 2.14 podemos observar um ciclo de período 4, em que as densidades se alternam entre 4 valores fixos. Soluções periódicas ocorrem para poucas combinações de parâmetros: quando d é extremamente pequeno ou em meio à regiões de quase periodicidade para valores grande de d (e r). O diagrama de bifurcação (c) na Figura 2.11 apresenta a primeira dessas situações.

Na Figura 2.11(b) podemos observar soluções periódicas em meio a soluções quase-periódicas. A Figura 2.15 apresenta um plano de fase e um gráfico densidade x tempo em que um ciclo de período 14 pode ser visto.

Conforme aumentamos N , menores se tornam os valores do parâmetro d para os quais temos extinção de predadores. Isso pode ser observado na Figura

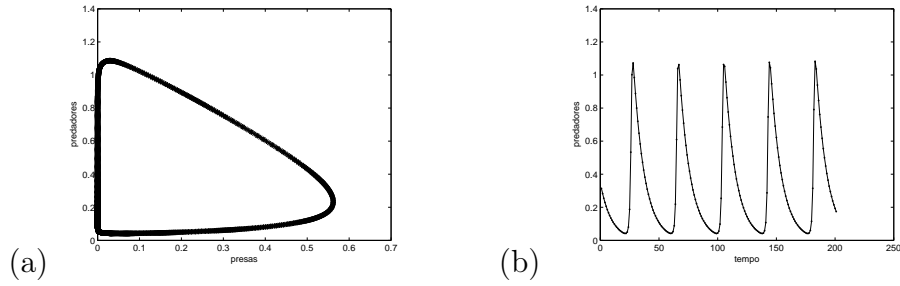


Figura 2.12: Gráficos do modelo **caso 2** com $N = 3$, $\gamma = \sqrt[3]{0,9}$, $r = 1$ e $d = 1$: (a) plano de fase; (b) densidade de predadores em função do tempo.

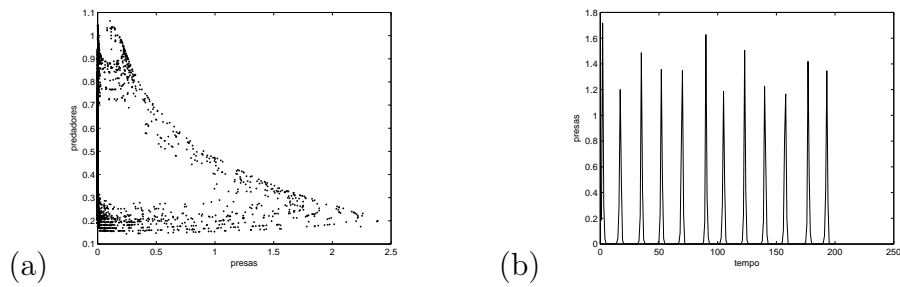


Figura 2.13: Gráficos do modelo **caso 2** com $N = 2$, $\gamma = \sqrt[2]{0,9}$, $r = 4$ e $d = 0,8$: (a) plano de fase; (b) densidade de presas em função do tempo.

2.10, na qual percebe-se que o aumento de N torna o equilíbrio de coexistência das espécies estável para valores de d cada vez menores. Ou seja, a consideração de um predador com dinâmica vital mais rápida que a de sua presa diminuiria a ocorrência de extinção deste predador, o que seria bastante interessante sob o ponto de vista do controle de pragas.

Passamos, então, a analisar as densidades de equilíbrio de presas e predadores, considerando valores dos parâmetros para os quais temos equilíbrio estável para todos os valores de N . Na Figura 2.16 são plotados os valores das densidades de equilíbrio de presas e predadores em função de N , para $\gamma = \sqrt[3]{0,9}$, $r = 1,8$ e $d = 0,11$. Observamos no modelo proposto que a consideração da reprodução do predador mais rápida que a da presa diminui a densidade de equilíbrio das presas.

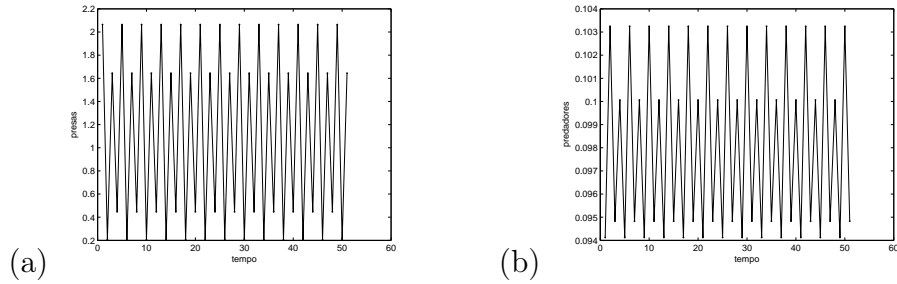


Figura 2.14: Gráficos do modelo **caso 2** com $N = 2$, $\gamma = \sqrt[3]{0,9}$, $r = 3,2$ e $d = 0,055$: (a) densidade de presas em função do tempo; (b) densidade de predadores em função do tempo.

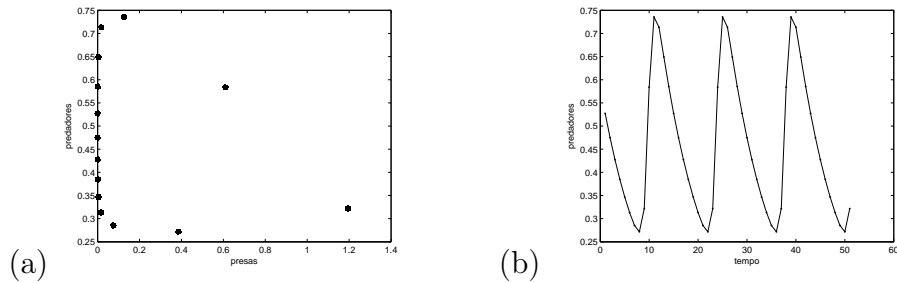


Figura 2.15: Gráficos do modelo **caso 2** com $N = 2$, $\gamma = \sqrt[3]{0,9}$, $r = 4$ e $d = 0,55$: (a) plano de fase; (b) densidade de predadores em função do tempo.

Para valores dos parâmetros fora da região de estabilidade do equilíbrio de coexistência verificamos o mesmo tipo de comportamento das densidades de presas, ou seja, as densidades médias de presas diminuem conforme N aumenta. A Figura 2.17(a) ilustra isso trazendo a densidade média de presas em função do parâmetro N . Na Figura 2.17(b) temos a densidade média de predadores em função de N e observamos que também a densidade média de predadores diminui conforme consideramos mais rápida a dinâmica vital do predador em relação à da presa. As dinâmicas observadas para estes valores dos parâmetros são soluções quase-periódicas e caóticas, exceto para $N = 1$, modelo com uma única escala de tempo, em que temos os equilíbrio de coexistência estável para estes valores dos parâmetros.

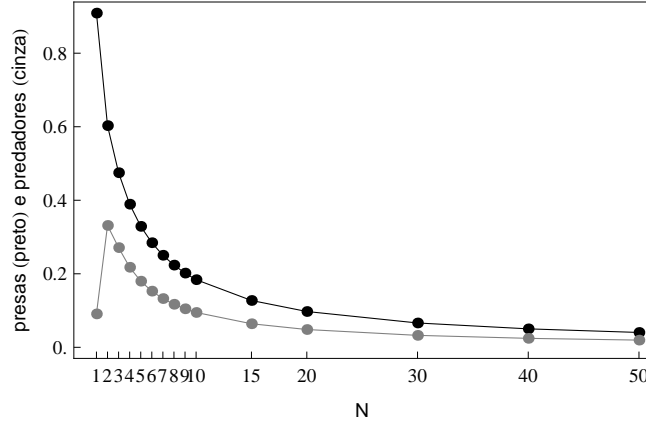


Figura 2.16: Densidades de presas (em preto) e predadores (em cinza) em função de N para o **caso 2** com $\gamma = \sqrt[3]{0,9}$, $r = 1,8$ e $d = 0,11$.

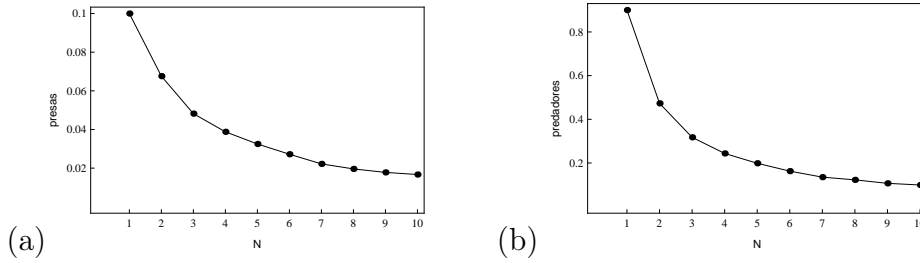


Figura 2.17: Densidade média de (a) presas e (b) predadores em função de N para o **caso 2** com valores dos parâmetros fora das regiões de estabilidade: $\gamma = \sqrt[3]{0,9}$, $r = 1$ e $d = 1$.

2.2 Modelos com estrutura espacial

Nesta seção, consideramos que as populações de presas e predadores estão espacialmente distribuídas em n sítios. Denotamos por h_t^j e p_t^j a densidade de presas e predadores, respectivamente, no sítio j , no tempo t .

A possibilidade dos indivíduos migrarem para outros sítios é descrita por uma matriz $C = [c_{ji}]_{n \times n}$, em que os elementos c_{ji} representam a proporção de indivíduos que migra do sítio i para o sítio j . Segue que $0 \leq c_{ji} \leq 1$ e $c_{ii} = 0$, para

todos $j, i = 1, 2, \dots, n$. Os parâmetros μ_h e μ_p representam a proporção de presas e predadores, respectivamente, que deixa cada sítio, logo $0 \leq \mu_h \leq 1$ e $0 \leq \mu_p \leq 1$.

Consideramos que a migração ocorre de forma coerente com a escala de reprodução, ou seja, a espécie que se reproduz nas gerações intermediárias, também migrará nessas gerações, enquanto a espécie lenta, que só se reproduz nas gerações padrões, apenas migrará nessas gerações. Assim, a cada intervalo de reprodução (e migração) da espécie lenta, a espécie rápida se reproduzirá e migrará N vezes.

Dentre outras análises, verificaremos a existência de instabilidade difusiva, também conhecida como instabilidade de Turing. Turing [37] sugeriu que, sob certas condições, produtos químicos podem reagir e difundir-se de modo a produzir estados de equilíbrio com padrões espaciais heterogêneos. A difusão é considerada um processo estabilizante, por isso a ideia de Turing foi considerada bastante inovadora. Um sistema reação-difusão exibe instabilidade causada pela migração se o estado de equilíbrio homogêneo é estável para pequenas perturbações na ausência de difusão mas instável para pequenas perturbações quando a difusão está presente [24]. Também chamado de bifurcação de Turing, este processo caracteriza-se pela desestabilização da distribuição homogênea das populações e a emergência de fenômenos de formação de padrões induzidos por difusão [6].

Baurmann et al em [6] discutem bifurcações de Turing em modelos presa-predador contínuos generalizados com interações espaciais sem especificação da resposta funcional. Eles mostram que alguns fatores colaboram para a ocorrência de instabilidades de Turing, entre eles a abundância de presas e movimento difusivo do predador mais rápido em relação ao da presa. Simulações revelam que uma grande variedade de dinâmicas espaciais podem ser encontradas.

Wang et al. [38] obtêm instabilidade difusiva em um sistema presa-predador com resposta funcional Michaelis-Menten, resposta que depende da razão

entre presas e predadores. O modelo estendido espacialmente não tem apenas padrões dinâmicos mais complexos no espaço, mas também caos e ondas espirais. Já em [39], Wang et al. analisam um modelo presa-predador com resposta funcional Ivlev, resposta dependente apenas da densidade de presas, e obtém instabilidades difusivas quando o predador se difunde mais rápido do que a sua presa.

Analisamos também como a consideração de estrutura espacial afeta a dinâmica instável localmente. Petrovskii e Malchow em [27] analisam um sistema presa-predador contínuo com crescimento logístico da presa e resposta funcional Holling tipo II, mostrando que quando a cinética local do sistema é oscilatória, para uma grande classe de condições iniciais a evolução do sistema conduz a formação de um padrão irregular não estacionário correspondente a caos espaço-temporal.

Rodrigues et al em [29] investigam bifurcações de Turing-Hopf em um sistema presa-predador discreto no tempo e no espaço, descrito por Redes de Mapas Acoplados. O principal objetivo é estudar formações de padrões para parâmetros do sistema na vizinhança de uma bifurcação de Turing-Hopf. Se o estado de equilíbrio torna-se instável devido a uma bifurcação de Hopf, então a cinética local torna-se oscilatória. O ponto no espaço de parâmetros onde o estado de equilíbrio perde a sua estabilidade para perturbações homogêneas e não-homogêneas é chamado bifurcação de Turing-Hopf. Eles obtêm que os padrões espaciais que surgem são principalmente estacionários mesmo quando a dinâmica local é oscilatória.

Para a realização de simulações, consideramos duas matrizes de configuração C . Na primeira delas, supomos um anel de n sítios simetricamente acoplados com os dois vizinhos mais próximos, ou seja, consideramos que uma fração igual de indivíduos migra do sítio j para os sítios $j - 1$ e $j + 1$. Nos referiremos a ela como

matriz de conexão com os vizinhos mais próximos, sendo dada por:

$$C = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{2} & 0 & \dots & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \dots & 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix}. \quad (2.10)$$

Na segunda matriz de configuração C utilizada nas simulações, a topologia da rede é um anel de n sítios simetricamente acoplados com todos os vizinhos. Nos referiremos a ela como *matriz de conexão com todos os vizinhos*, sendo dada por:

$$C = \begin{pmatrix} 0 & \frac{1}{n-1} & \frac{1}{n-1} & \dots & \frac{1}{n-1} & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & 0 & \frac{1}{n-1} & \frac{1}{n-1} & \dots & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & \dots & \frac{1}{n-1} & \frac{1}{n-1} & 0 & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & \frac{1}{n-1} & \dots & \frac{1}{n-1} & \frac{1}{n-1} & 0 \end{pmatrix}. \quad (2.11)$$

2.2.1 Presa rápida - predador lento com estrutura espacial

Consideramos aqui o modelo descrito na Seção 2.1.1, presa rápida - predador lento (**caso 1**), com estrutura espacial. Supomos, então, as presas se reproduzindo e migrando nas gerações intermediárias, enquanto os predadores só se reproduzem e migram nas gerações padrões. Assim, a dinâmica metapopulacional do **caso 1** será descrita pelos seguintes sistemas:

Nas gerações intermediárias, para $k = 0, 1, \dots, N - 2$, temos

$$\begin{aligned} h_{t,k+1}^j &= (1 - \mu_h) \left(h_{t,k}^j e^{r(1-h_{t,k}^j-p_{t,k}^j)} \right) + \sum_{i=1}^n c_{ji} \mu_h \left(h_{t,k}^i e^{r(1-h_{t,k}^i-p_{t,k}^i)} \right) \\ p_{t,k+1}^j &= \gamma p_{t,k}^j \end{aligned} \quad (2.12)$$

Na geração padrão, temos

$$\begin{aligned} h_{t+1}^j &= (1 - \mu_h) \left(h_{t,N-1}^j e^{r(1-h_{t,N-1}^j-p_{t,N-1}^j)} \right) \\ &\quad + \sum_{i=1}^n c_{ji} \mu_h \left(h_{t,N-1}^i e^{r(1-h_{t,N-1}^i-p_{t,N-1}^i)} \right) \\ p_{t+1}^j &= (1 - \mu_p) \left(\gamma p_{t,N-1}^j + dp_{t,N-1}^j \frac{1}{N} (h_t^j + h_{t,1}^j + h_{t,2}^j + \dots + h_{t,N-1}^j) \right) \\ &\quad + \sum_{i=1}^n c_{ji} \mu_p \left(\gamma p_{t,N-1}^i + dp_{t,N-1}^i \frac{1}{N} (h_t^i + h_{t,1}^i + h_{t,2}^i + \dots + h_{t,N-1}^i) \right) \end{aligned} \quad (2.13)$$

Considerando $X_t = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^n)$, onde $x_t^j = (h_t^j, p_t^j)$, podemos reescrever os sistemas (2.12) e (2.13) como

$$X_{t+1} = \Psi_1(X_t). \quad (2.14)$$

Supondo que $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$ para todo $j = 1, 2, \dots, n$, podemos mostrar que $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)$, em que x^* é o ponto de equilíbrio da dinâmica local (2.3), $x^* = \Phi_1(x^*)$, é um ponto de equilíbrio do sistema (2.14) acima.

Se supormos que não há perdas de indivíduos durante o processo de migração ($\sum_{j=1}^n c_{ji} = 1, \forall i = 1, 2, \dots, n$) e que a matriz C é simétrica (a probabilidade de um indivíduo migrar do sítio i para o sítio j é a mesma de j para i), isso implicará que $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1, \forall j = 1, 2, \dots, n$, mostrando que essa hipótese é biologicamente razoável.

Começamos a análise estudando qual a influência da consideração de estrutura espacial na dinâmica estável. Consideramos X^* estável para os sítios isolados e verificamos se esta estabilidade é alterada ao considerarmos migração entre os sítios, verificando se ocorre instabilidade de Turing. Calculamos os autovalores da matriz jacobiana do sistema (2.14), $D\Psi_1(X^*)$, no equilíbrio de coexistência da

dinâmica. Fixamos os valores dos parâmetros da dinâmica local (γ , r e d) e variamos os valores dos parâmetros da movimentação μ_h e μ_p . Os valores dos parâmetros da dinâmica local são tomados de tal forma que esta seja estável. Construímos, então, as regiões de instabilidade difusiva: plotamos os pontos (μ_h, μ_p) para os quais um dos autovalores da jacobiana $D\Psi_1(X^*)$ torna-se maior do que um em módulo, ou seja, quando a dinâmica torna-se instável.

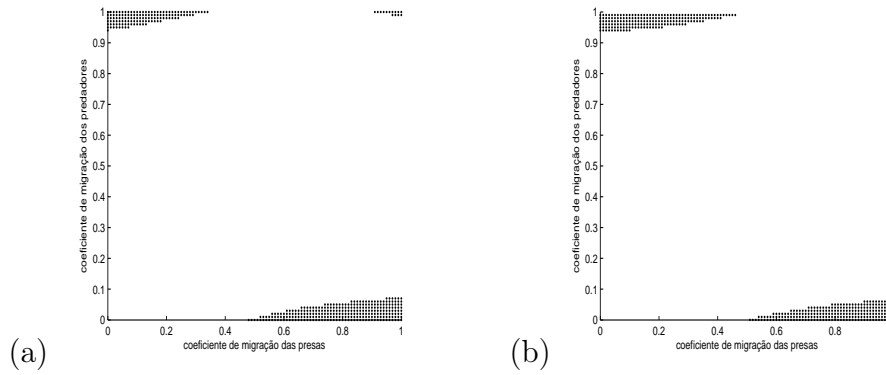


Figura 2.18: Regiões de instabilidade difusiva com C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) modelo com múltiplas escalas de tempo **caso 1** para $N = 2$, $r = 3$ e $d = 1, 5$; (b) modelo com uma única escala de tempo ($N = 1$) com $r = 3$ e $d = 1$.

Na Figura 2.18, temos as regiões de instabilidade difusiva para $N = 2$ (a) e $N = 1$ (b). Lembremos que o modelo metapopulacional para $N = 1$ é o modelo original (com uma única escala de tempo) considerada a estrutura espacial e apresenta instabilidade difusiva para valores assimétricos dos coeficientes de migração [31]. Simulações realizadas para $N = 3, 4, 5$ e 6 apontam que o comportamento para esses casos é bastante semelhante ao observado para $N = 2$.

Assim como as regiões de instabilidades geradas pela difusão para o modelo sem múltiplas escalas de tempo ($N = 1$), temos, para o **caso 1** aqui tratado, instabilidades causadas por coeficientes de migração bastante assimétricos. Mas, diferentemente do caso original, temos aqui também instabilidades causadas por

coeficientes de migração bastante grandes para ambas as espécies. As maiores regiões de instabilidade difusiva ocorrem para valores grandes de r .

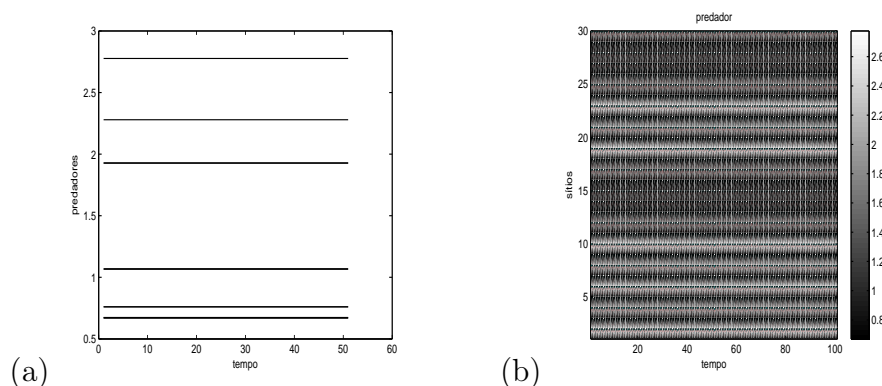


Figura 2.19: Gráficos do modelo **caso 1** com estrutura espacial para $N = 2$, $r = 3$, $d = 1, 5$, $\mu_h = 0,60$, $\mu_p = 0,01$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) densidades de predadores nos sítios 1 até 10; (b) gráfico espaço-tempo dos predadores.

Nestas regiões de instabilidade difusiva são observados diferentes comportamentos: equilíbrios estáveis diferentes entre os sítios, soluções periódicas, quase-periódicas e caóticas. Na Figura 2.19(a) podemos observar as densidades de equilíbrio de predadores em 10 sítios consecutivos, mostrando um padrão heterogêneo estável. Alguns valores de equilíbrio desses sítios se repetem, por isso não há 10 densidades constantes em 2.19(a). Já na Figura 2.19(b) temos um gráfico espaço-tempo dos predadores. A construção dos gráficos espaço-tempo é feita da seguinte forma: no eixo vertical temos a densidade de indivíduos de uma espécie em cada um dos n sítios e ao longo do eixo horizontal temos os passos de tempo plotados após o descarte de transientes. Os reticulados correspondentes a densidade de indivíduos no sítio j e tempo t são pintados em escala de cinza, sendo os tons mais escuros correspondentes às menores densidades e os tons mais claros correspondentes às densidades mais altas. Ao lado de cada gráfico há uma barra indicando a qual densidade corresponde cada tom utilizado. As faixas horizontais na Figura 2.19(b)

indicam que as densidades são constantes no tempo e bastante distintas de um sítio para o outro, o que caracteriza os equilíbrios estáveis diferentes entre os sítios.

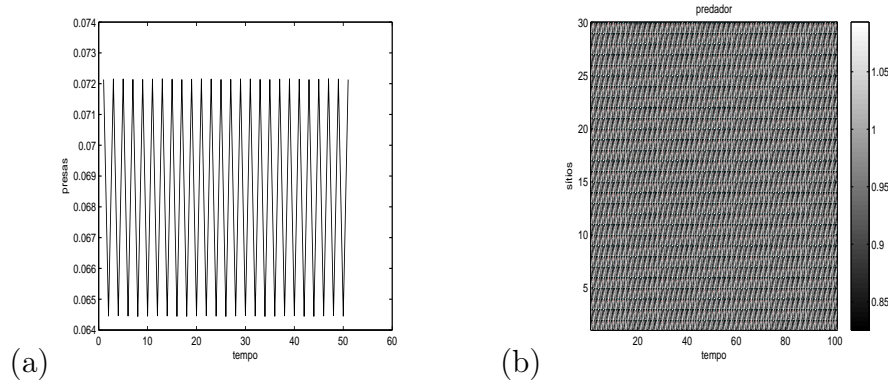


Figura 2.20: Gráficos do modelo **caso 1** com estrutura espacial para $N = 2$, $r = 3$, $d = 1, 5$, $\mu_h = 0,95$, $\mu_p = 0,95$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) densidade de presas em um sítio; (b) gráfico espaço-tempo dos predadores.

A Figura 2.20 ilustra um dos comportamentos que ocorrem na região de instabilidade da Figura 2.18(a) com os dois parâmetros de migração, μ_h e μ_p , altos. As soluções são periódicas com período 2, o que pode ser visto na Figura 2.20(a) e a Figura 2.20(b) mostra como essas soluções se comportam no espaço e no tempo.

Na Figura 2.21 observamos uma dinâmica que ocorre para valores do parâmetro de migração da presa baixo e do predador alto. O que observamos é o comportamento resultante da ocorrência de uma bifurcação de Hopf em um ciclo de período 2 que perde a estabilidade. Quando isso ocorre, cada um dos pontos de equilíbrio dá origem a uma curva fechada no plano de fase, o que pode ser bem observado na Figura 2.21(a).

Outros dois tipos de soluções que ainda podem ser observados nas regiões de instabilidade da Figura 2.18(a) são os ciclos limites (ver Figura 2.22) e as soluções caóticas (ver Figura 2.23).

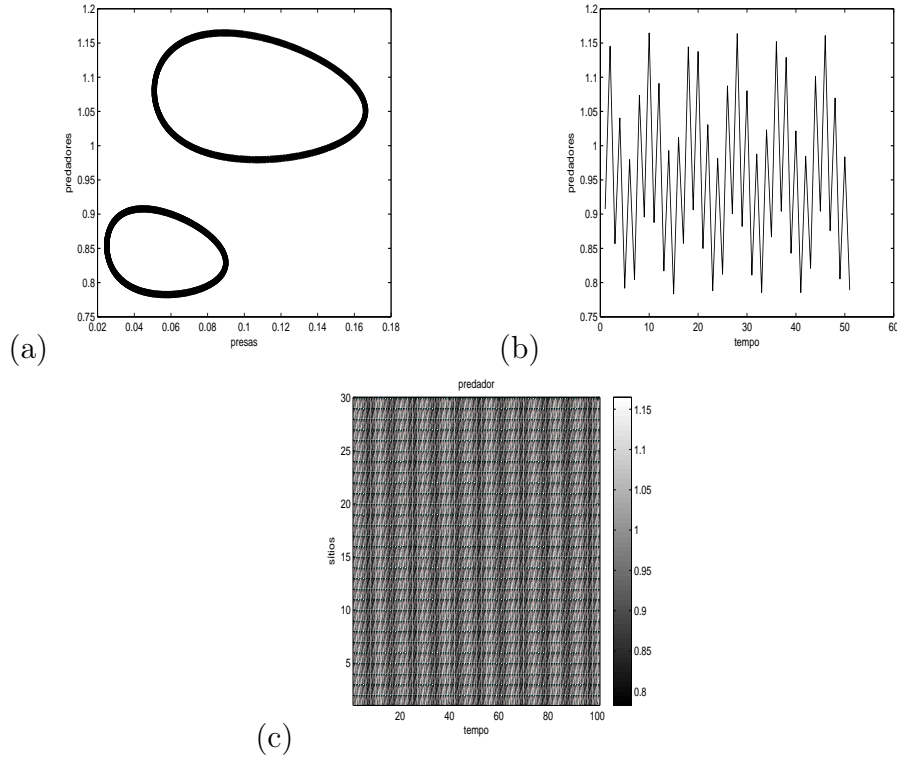


Figura 2.21: Gráficos do modelo **caso 1** com estrutura espacial para $N = 2$, $r = 3$, $d = 1,5$, $\mu_h = 0,05$, $\mu_p = 0,95$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) plano de fase de um sítio; (b) densidade de predadores em um sítio; (c) gráfico espaço-tempo dos predadores.

As regiões de instabilidade difusiva mostradas na Figura 2.18 foram construídas utilizando-se a matriz C de conexão com os vizinhos mais próximos. O mesmo para as Figuras 2.19, 2.20, 2.21, 2.22 e 2.23, que mostram o que ocorre nessas regiões. Isso porque as maiores regiões de instabilidade obtidas foram com essa matriz C de conexão com os vizinhos mais próximos, enquanto que a consideração da matriz de conexão com todos os vizinhos provocou pouquíssimas instabilidades.

Até aqui estivemos analisando as consequências da consideração de estrutura espacial na dinâmica local estável e observamos o surgimento de padrões de Turing para alguns valores dos parâmetros. Vamos a partir de agora analisar

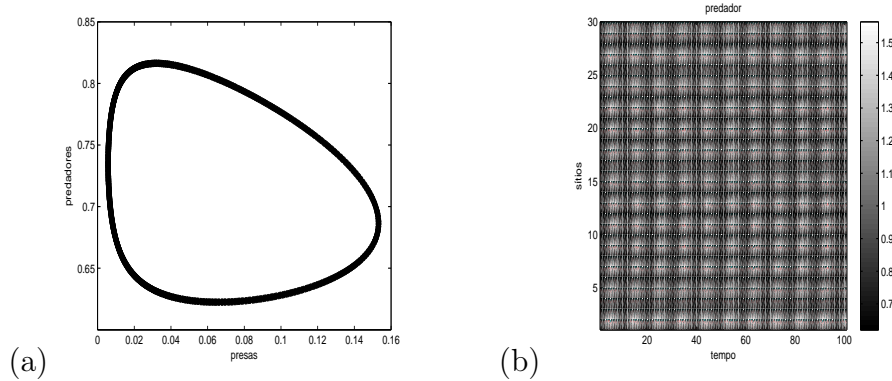


Figura 2.22: Gráficos do modelo **caso 1** com estrutura espacial para $N = 2$, $r = 3$, $d = 1, 5$, $\mu_h = 0,95$, $\mu_p = 0,05$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) plano de fase de um sítio; (b) gráfico espaço-tempo dos predadores.

quais as consequências da consideração da estrutura espacial quando o equilíbrio de coexistência não é estável na dinâmica local.

Observamos que em muitas situações a migração altera o comportamento das soluções. Na Figura 2.24 temos um exemplo dessa situação. Na dinâmica local temos ciclo de período 2 (Figura 2.24(a)) e para coeficiente de migração da presa grande e do predador pequeno temos equilíbrios estáveis diferentes entre os sítios (Figura 2.24(b)) e para coeficiente de migração ainda mais assimétricos temos comportamento caótico (Figura 2.24(c)).

Na Figura 2.25 temos outro exemplo de como a consideração de estrutura espacial pode afetar dinâmicas já instáveis isoladamente. Em 2.25(a) e (b) temos, respectivamente, o plano de fase e a densidade de presas em função do tempo para a dinâmica local, em que observa-se um ciclo limite. Considerada a estrutura espacial podemos ter comportamento caótico (Figura 2.25(c)-(d)) quando o coeficiente de migração das presas é grande e o de predadores é pequeno.

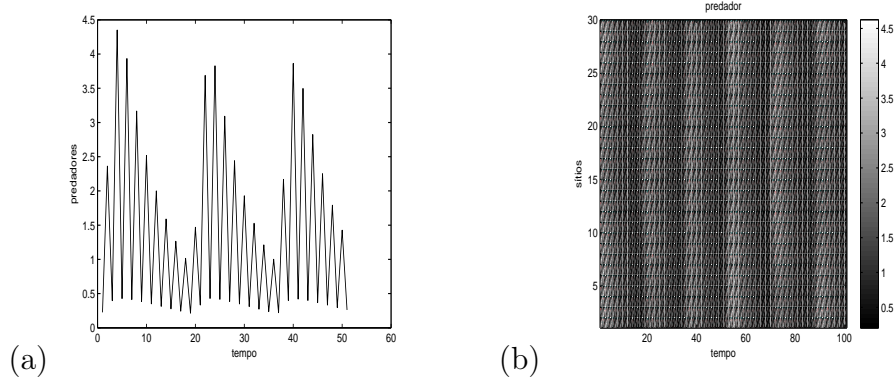


Figura 2.23: Gráficos do modelo **caso 1** com estrutura espacial para $N = 2$, $r = 3$, $d = 1, 5$, $\mu_h = 0,99$, $\mu_p = 0,99$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) densidade de predadores em um sítio; (b) gráfico espaço-tempo dos predadores.

Os gráficos das Figuras 2.24 e 2.25 foram construídos considerando-se a matriz de conexão com os vizinhos mais próximos, porque também quando a dinâmica local é instável é esta matriz C que provoca as maiores alterações de comportamento ao passarmos a considerar a estrutura espacial.

2.2.2 Presa lenta - predador rápido com estrutura espacial

Consideramos aqui o modelo descrito na seção 2.1.2, presa lenta - predador rápido (**caso 2**), com estrutura espacial. Supomos, então, predadores se reproduzindo e migrando nas gerações intermediárias e presas apenas nas gerações padrões. Essa dinâmica é descrita então pelos sistemas que seguem:

Nas gerações intermediárias, para $k = 0, 1, \dots, N - 2$, temos:

$$\begin{aligned}
 h_{t,k+1}^j &= h_{t,k}^j e^{-r p_{t,k}^j} \\
 p_{t,k+1}^j &= (1 - \mu_p) (\gamma p_{t,k}^j + d h_{t,k}^j p_{t,k}^j) + \sum_{i=1}^n c_{ji} \mu_p (\gamma p_{t,k}^i + d h_{t,k}^i p_{t,k}^i) .
 \end{aligned} \tag{2.15}$$

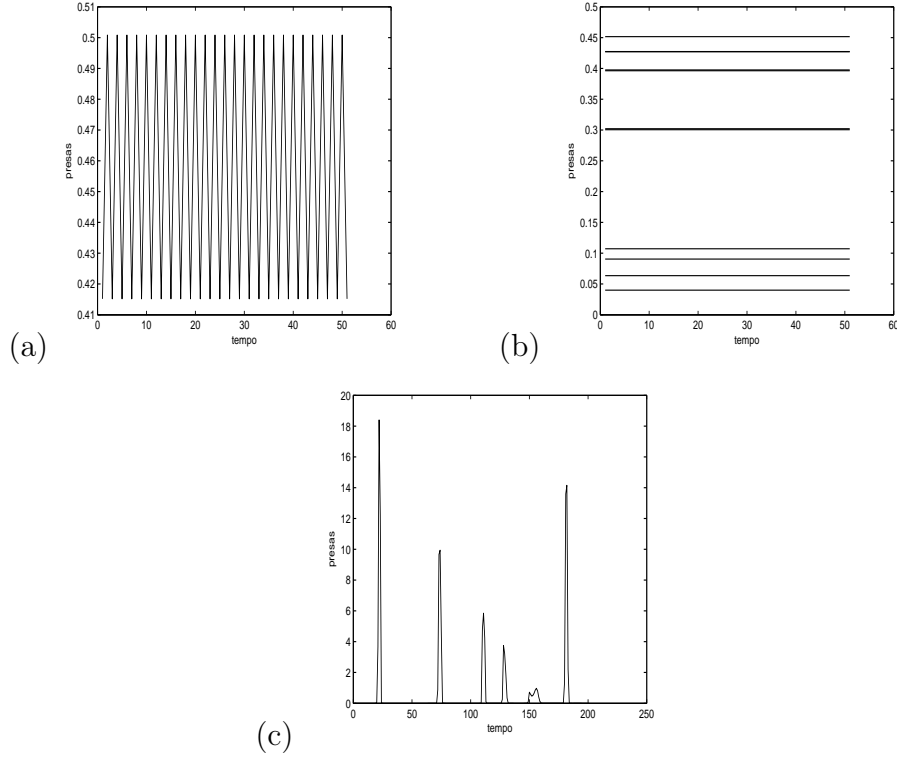


Figura 2.24: Densidades de indivíduos em relação ao tempo para o **caso 1** com $N = 2$, $r = 9$ e $d = 0, 4$: (a) densidade de presas no modelo desacoplado; (b) densidade de presas em 10 sítios consecutivos no modelo com estrutura espacial com $\mu_h = 0,90$, $\mu_p = 0,10$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos; (c) densidade de presas em um sítio no modelo com estrutura espacial com $\mu_h = 0,99$, $\mu_p = 0,01$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos.

Na geração padrão, temos

$$\begin{aligned}
 h_{t+1}^j &= (1 - \mu_h) \left(h_{t,N-1}^j e^{r(1-h_{t,N-1}^j-p_{t,N-1}^j)} \right) \\
 &\quad + \sum_{i=1}^n c_{ji} \mu_h \left(h_{t,N-1}^i e^{r(1-h_{t,N-1}^i-p_{t,N-1}^i)} \right) \\
 p_{t+1}^j &= (1 - \mu_p) \left(\gamma p_{t,N-1}^j + dh_{t,N-1}^j p_{t,N-1}^j \right) \\
 &\quad + \sum_{i=1}^n c_{ji} \mu_p \left(\gamma p_{t,N-1}^i + dh_{t,N-1}^i p_{t,N-1}^i \right)
 \end{aligned} \tag{2.16}$$

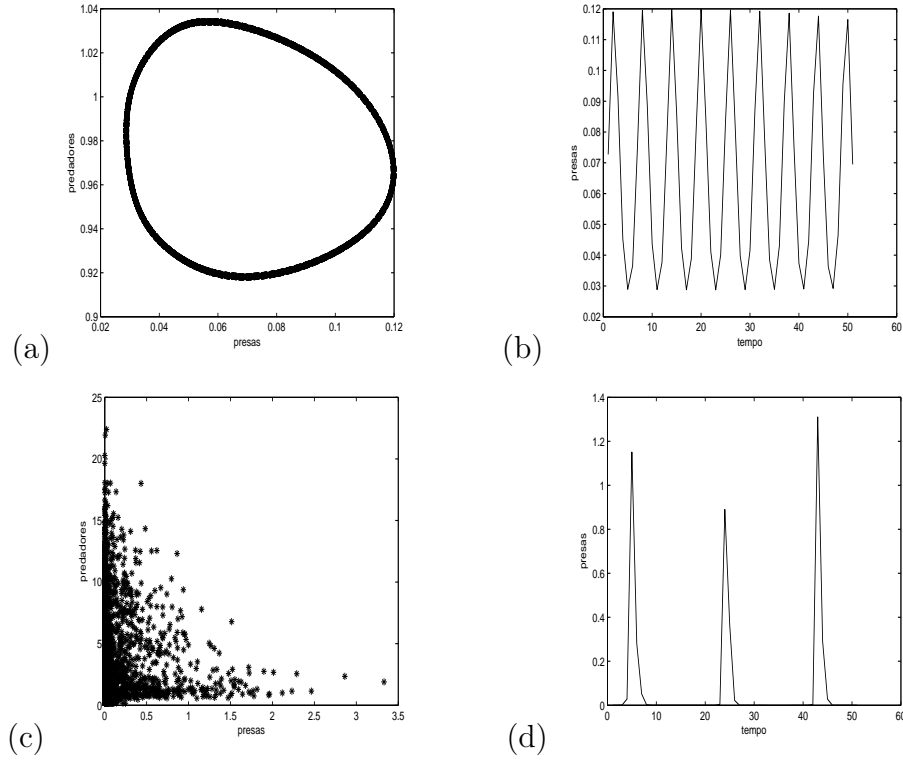


Figura 2.25: Gráficos **caso 1** com $N = 3$, $r = 5$ e $d = 1, 9$: (a) plano de fase e (b) densidade de presas em relação ao tempo no modelo isolado; (c) plano de fase e (d) densidade de presas em um sítio no modelo com estrutura espacial com $\mu_h = 0,99$, $\mu_p = 0,01$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos.

Considerando $X_t = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^n)$, onde $x_t^j = (h_t^j, p_t^j)$, podemos reescrever os sistemas (2.15) e (2.16) como

$$X_{t+1} = \Psi_2(X_t). \quad (2.17)$$

Supondo que $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$ para todo $j = 1, 2, \dots, n$, podemos mostrar que $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)$, em que $x^* = (h^*, p^*)$ é o ponto de equilíbrio da dinâmica local (2.9), é um ponto de equilíbrio dos sistemas (2.15) - (2.16).

Da mesma forma que na seção anterior, iniciamos a análise verificando se a consideração de estrutura espacial afetaria a estabilidade da dinâmica local.

Calculamos a matriz jacobiana do sistema (2.17), $D\Psi_2(X^*)$, no equilíbrio de coexistência da dinâmica, utilizando a Regra da Cadeia para composição de funções. A seguir foram construídas as regiões de instabilidade difusiva para $N = 2, 3, 4$ e 5 , em que são fixados os valores dos parâmetros da dinâmica local, de modo que ela seja estável, e plotam-se os pares (μ_h, μ_p) para os quais um dos autovalores da matriz $D\Psi_2(X^*)$ torna-se maior do que um em módulo. Percebeu-se que a instabilidade difusiva ocorre para pouquíssimos casos, bem menos do que no modelo original e naquele estudado na seção anterior (**caso 1**: presa rápida - predador lento). Nas situações em que é observada, a desestabilização ocorre para valores assimétricos dos coeficientes de migração de presas e predadores e apenas quando a matriz de configuração é a *matriz de conexão com os vizinhos mais próximos* (2.10).

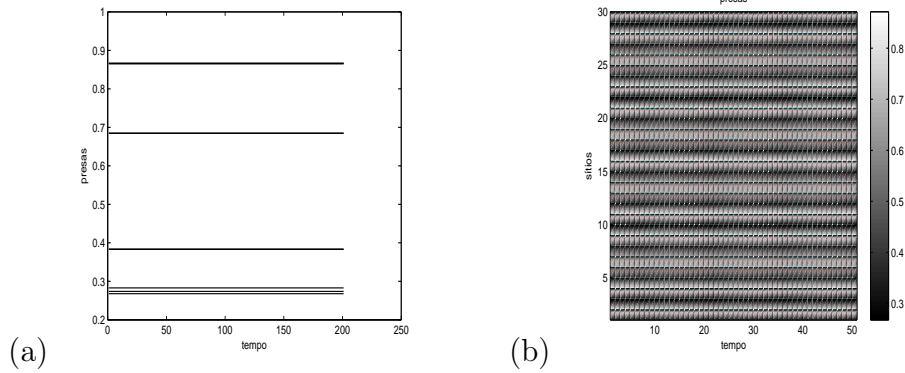


Figura 2.26: Modelo **caso 2** com estrutura espacial para $N = 4$, $r = 3, 5$, $d = 0, 1$, $\mu_h = 0,99$, $\mu_p = 0,01$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) densidades de presas, em relação ao tempo, em 10 sítios consecutivos; (b) gráfico espaço-tempo das presas.

Assim como no modelo original e no de múltiplas escalas **caso 1**, quando a difusão leva à instabilidade do equilíbrio de coexistência são observados diferentes equilíbrios entre os sítios (Figura 2.26), soluções periódicas (na Figura 2.27 temos ciclo de período 36), quase-periódicas (Figura 2.28) e caóticas (Figura 2.29).

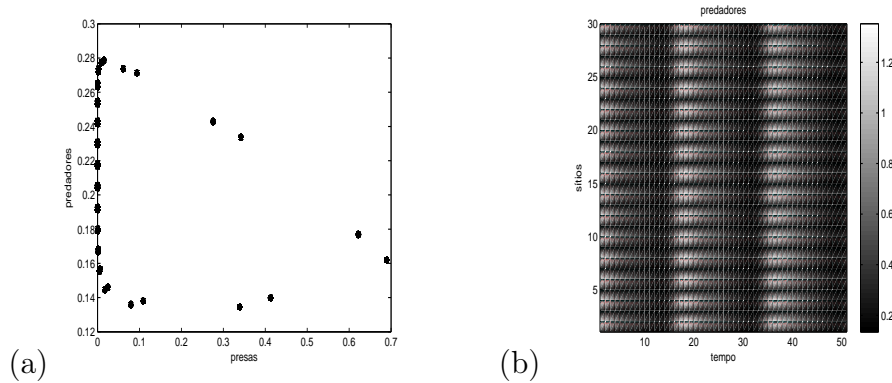


Figura 2.27: Modelo **caso 2** com estrutura espacial para $N = 2$, $r = 3$, $d = 0,4$, $\mu_h = 0,01$, $\mu_p = 0,99$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) plano de fase de um sítio; (b) gráfico espaço-tempo das presas.

Passamos agora a analisar o que ocorre com as dinâmicas locais instáveis quando passamos a considerar a migração.

Na Figura 2.30 podemos observar como a consideração de estrutura espacial pode modificar comportamentos das soluções já instáveis com os sítios isolados. Em (a), (b) e (c) temos o comportamento das soluções quando os sítios estão isolados (e observamos soluções quase-periódicas) e em (d), (e) e (f) quando consideramos migração de indivíduos entre os sítios (e as soluções tornam-se caóticas). A alteração observada na Figura 2.30 devido a migração entre os sítios ocorre para pouquíssimos valores dos parâmetros de migração. O **caso 2** é pouco sensível a consideração de estrutura espacial.

2.3 Conclusões

Neste capítulo, propomos e analisamos um modelo presa-predador com múltiplas escalas de tempo, no qual as espécies se reproduziam e migravam com frequência diferente uma da outra.

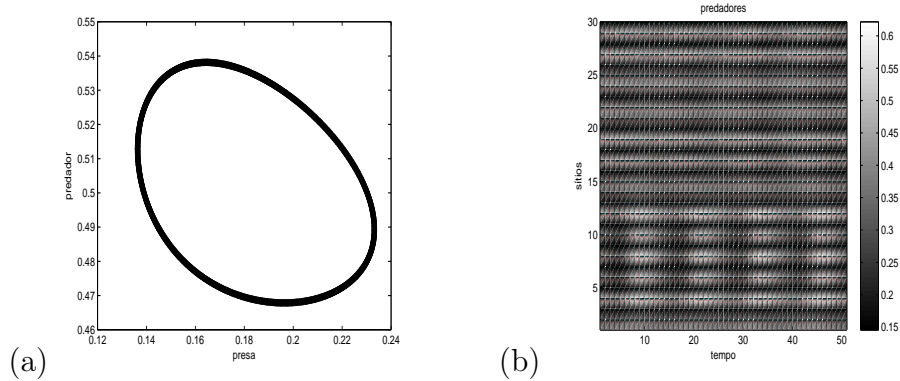


Figura 2.28: Modelo **caso 2** com estrutura espacial para $N = 3$, $r = 3, 5$, $d = 0, 15$, $\mu_h = 0,99$, $\mu_p = 0,01$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) plano de fase de um sítio; (b) gráfico espaço-tempo dos predadores.

Inicialmente, considerou-se um modelo discreto sem estrutura espacial. Verificou-se que a presença de mais de uma escala de tempo altera as regiões de estabilidade dos pontos de equilíbrio de coexistência das espécies. Tivemos um aumento na estabilidade do modelo em que a presa é a espécie mais rápida (**caso 1**) e diminuição no outro caso (**caso 2**).

Em relação a densidade de equilíbrio, observa-se aumento das presas quando estas possuem dinâmica mais rápida (**caso 1**) e diminuição quando possuem dinâmica mais lenta (**caso 2**). Assim, predadores com dinâmica vital lenta em relação a de sua presa seriam menos competentes em controlar esta praga, vindo ao encontro dos estudos de Kindlmann et al. [19, 20].

Finalmente, considerou-se estrutura espacial nos modelos estudados, com migração coerente com a escala de reprodução. O modelo presa rápida - predador lento (**caso 1**) mostrou-se mais suscetível a instabilidades causadas pela migração do que o modelo presa lenta - predador rápido (**caso 2**).

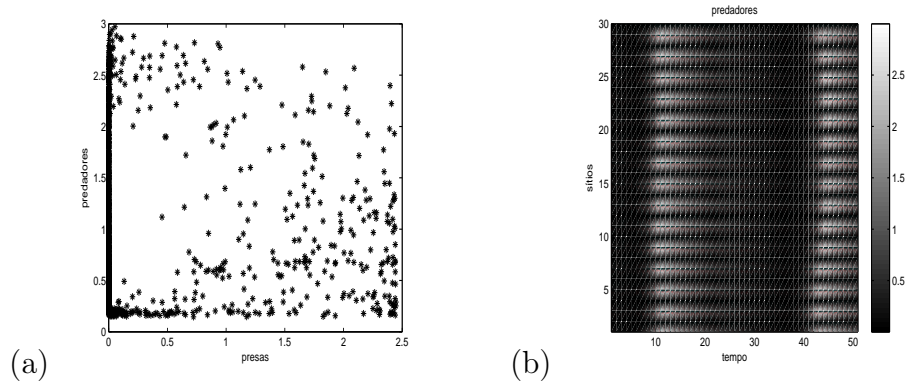


Figura 2.29: Modelo **caso 2** com estrutura espacial para $N = 2$, $r = 3$, $d = 0,4$, $\mu_h = 0,01$, $\mu_p = 1$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) plano de fase de um sítio; (d) gráfico espaço-tempo dos predadores.

Em relação a alterações nas densidades das espécies quando considerada a estrutura espacial, o modelo original exhibe mais alterações do que os modelos com múltiplas escalas de tempo. Dentre os modelos com múltiplas escalas de tempo, o modelo presa rápida - predador lento (**caso 1**) apresenta mais alterações nas densidades do que o modelo presa lenta - predador rápido (**caso 2**).

Outra conclusão relevante refere-se ao tipo de conexão entre os sítios. A *matriz de conexão com os vizinhos mais próximos* provoca mais alterações na dinâmica local do que aquela que determina que os indivíduos se movam igualmente para todos os sítios.

Os resultados apresentados aqui alertam para a importância da consideração de diferentes escalas de tempo na dinâmica vital e movimentação nos indivíduos, mostrando que isso altera a predição dos modelos que pressupõem a sincronia entre as dinâmicas vitais das espécies envolvidas.

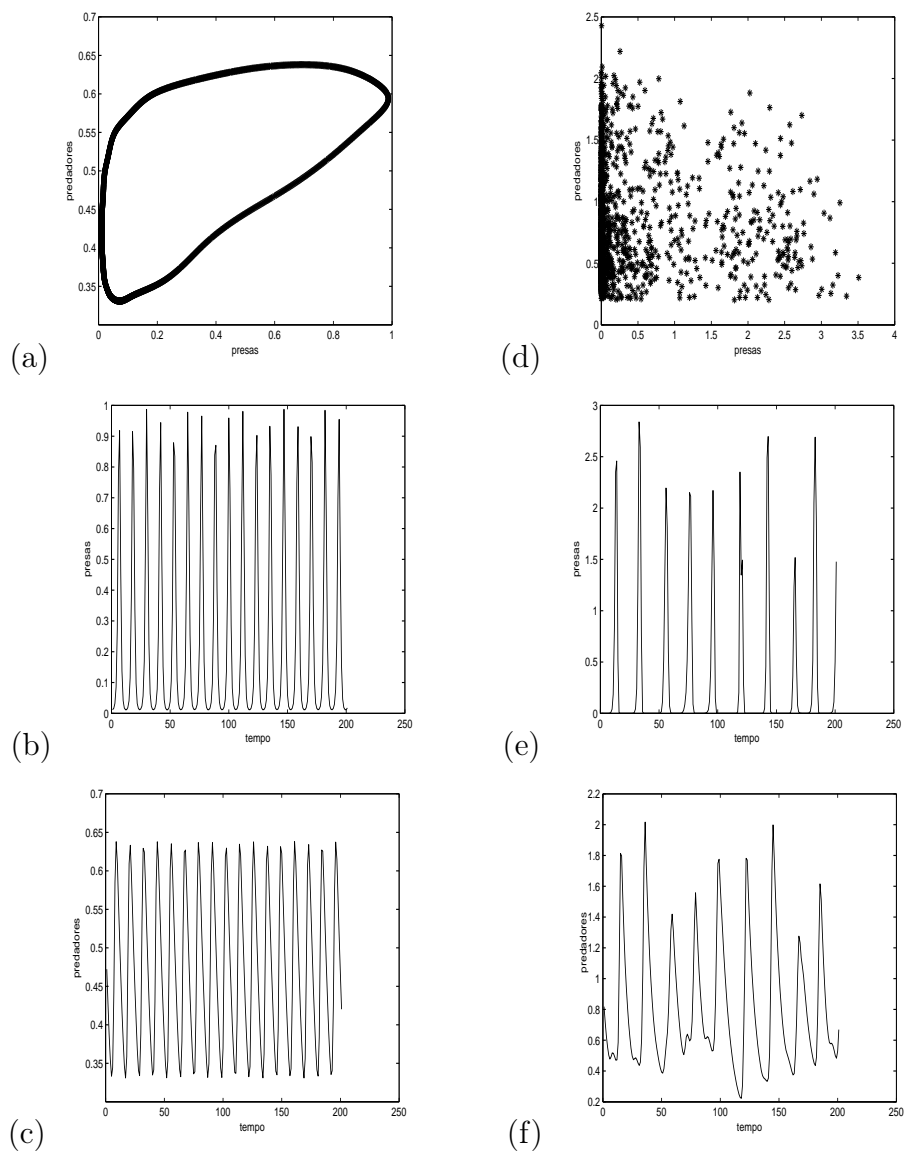


Figura 2.30: Gráficos **caso 2** com $N = 2$, $r = 3$, $d = 0, 4$: (a) plano de fase, (b) densidade de presas e (c) densidade de predadores no modelo desacoplado; (d) plano de fase, (e) densidade de presas e (f) densidade de predadores de um sítio no modelo com estrutura espacial para $\mu_h = 0,01$, $\mu_p = 0,99$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos.

3 MÚLTIPLAS ESCALAS DE MOVIMENTAÇÃO

No capítulo anterior tratamos de espécies que possuíam diferentes escalas de reprodução. Um parâmetro N correspondia a quantidade de vezes que a espécie rápida se reproduzia no intervalo de tempo em que a espécie mais lenta se reproduzia uma única vez. Propomos um modelo presa-predador em que a dinâmica vital das presas era mais rápida do que a do predador e depois um modelo em que predadores é que tinham a dinâmica mais rápida. Consideramos também estrutura espacial, em que a movimentação ocorria na mesma escala da dinâmica vital: a espécie rápida se reproduzia e migrava N vezes a cada geração padrão, enquanto a espécie lenta se reproduzia e migrava uma única vez. Assim, ao se abordar a questão da estrutura espacial no Capítulo 2 sempre foi suposto que episódios de reprodução e migração poderiam ser descritos ocorrendo uma quantidade igual de vezes em um determinado intervalo de tempo.

Neste capítulo, tratamos da situação em que migração e dinâmica vital ocorrem em escalas diferentes de tempo. Exemplos de modelos em que espécies possuem escala de dispersão diferente da escala de reprodução são abordados em [4], [5], [35] e [36], conforme já detalhado no Capítulo 1.

Propomos, então, um modelo metapopulacional de múltiplas espécies considerando-se diferentes escalas de movimentação. Supomos que a cada geração padrão cada espécie l migra \bar{N}_l vezes. Investigamos como a presença de múltiplas escalas de movimentação afeta dinâmicas metapopulacionais. Obtemos alguns resultados analíticos e realizamos simulações numéricas para alguns modelos específicos.

3.1 O modelo metapopulacional

Supomos uma coleção de n sítios e em cada um desses sítios existe uma população local composta por k espécies.

Denotamos por $x_{l,t}^j$ a densidade de indivíduos da espécie l no sítio j no tempo t . Seja $\mathbf{x}_t^j = (x_{1,t}^j, x_{2,t}^j, \dots, x_{k,t}^j) \in \mathbb{R}^k$ o vetor densidade populacional das k espécies no sítio j no tempo t . Supomos que a dinâmica local é da forma

$$\mathbf{x}_{t+1}^j = \mathbf{f}(\mathbf{x}_t^j), \quad \forall j = 1, 2, \dots, n, \quad t = 0, 1, 2, \dots, \quad (3.1)$$

com a função \mathbf{f} dada por

$$\begin{aligned} \mathbf{f} &: \mathbb{R}^k \longrightarrow \mathbb{R}^k, \\ \mathbf{x} &\longmapsto (f_1(\mathbf{x}), f_2(\mathbf{x}), \dots, f_k(\mathbf{x})), \end{aligned}$$

onde para cada $l = 1, 2, \dots, k$, $f_l : \mathbb{R}^k \longrightarrow \mathbb{R}$ incorpora os processos de reprodução e sobrevivência da espécie l .

Utilizaremos a mesma notação detalhada no Capítulo 2, em que a topologia da rede é descrita por uma matriz $C = [c_{ji}]_{n \times n}$, em que os elementos c_{ji} representam a proporção de indivíduos que migra do sítio i para o sítio j . Segue que $0 \leq c_{ji} \leq 1$ e $c_{ii} = 0$, $\forall j, i = 1, 2, \dots, n$. O parâmetro μ_l representa a proporção de indivíduos da espécie l que deixa cada sítio, logo $0 \leq \mu_l \leq 1$ para $l = 1, 2, \dots, k$. Observamos que $c_{ji}\mu_l x_{it}^j$ é a quantidade de indivíduos da espécie l que deixam o sítio i e movem-se para o sítio j no tempo t em uma etapa de movimentação.

Supomos que a cada geração os indivíduos passam por dois processos distintos: reprodução e sobrevivência (dinâmica local) e processo de migração. Consideramos a dinâmica local precedendo o processo de migração. A cada geração, após o processo de dinâmica local, uma fração μ_l de indivíduos da espécie l deixa um dado sítio e migra para outros. Esse processo em que uma fração μ_l de indivíduos da espécie l deixa um dado sítio e migra para outros se repete \bar{N}_l vezes a cada

geração. Neste capítulo, então, \bar{N}_l é o parâmetro que expressa as diferentes escalas de movimentação.

Assim, em modelos metapopulacionais tradicionais, temos a cada geração uma etapa de sobrevivência e reprodução (dinâmica local) e uma etapa de movimentação, na qual uma fração μ_l de indivíduos da espécie l deixa um dado sítio e migra para os sítios mais próximos. Podemos escrever o seguinte sistema de equações:

$$\mathbf{x}_{t+1}^j = f(\mathbf{x}_t^j) - Mf(\mathbf{x}_t^j) + \sum_{i=1}^n c_{ji}Mf(\mathbf{x}_t^i), \quad \forall j = 1, 2, \dots, n, \quad (3.2)$$

em que $M = \text{diag}(\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_{k-1}, \mu_k)$.

Sendo $X_t = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^n) \in \mathbb{R}^{kn}$ o vetor densidade populacional no tempo t e $B = I - C$ podemos reescrever a equação acima como uma única equação matricial dada por

$$X_{t+1} = [I_{kn} - B \otimes M] F(X_t), \quad (3.3)$$

em que F é uma função $F : \mathbb{R}^{kn} \rightarrow \mathbb{R}^{kn}$ e $F(x^1, x^2, \dots, x^n) = (f(x^1), f(x^2), \dots, f(x^n))$, I_{kn} é a matriz identidade de ordem $k.n$ e \otimes é um operador definido como

$$A \otimes B = [a_{ij}B]_{i,j=1}^n \in \mathbb{R}^{mn \times mn},$$

em que $A = [a_{ij}]_{i,j=1}^n \in \mathbb{R}^{n \times n}$ e $B = [b_{ij}]_{i,j=1}^m \in \mathbb{R}^{m \times m}$ (ver [21]).

Propomos, então, um modelo que considera que a cada geração a espécie l movimenta-se uma quantidade \bar{N}_l de vezes. Supomos, sem perda de generalidade, que $\bar{N}_1 \geq \bar{N}_2 \geq \dots \geq \bar{N}_k$. Assim, temos o modelo com múltiplas escalas de movimentação dado por

$$\begin{aligned} X_{t+1} = & [I_{kn} - B \otimes M_k]^{\bar{N}_k} [I_{kn} - B \otimes M_{k-1}]^{\bar{N}_{k-1} - \bar{N}_k} \dots \\ & \dots [I_{kn} - B \otimes M_2]^{\bar{N}_2 - \bar{N}_3} [I_{kn} - B \otimes M_1]^{\bar{N}_1 - \bar{N}_2} F(X_t), \end{aligned} \quad (3.4)$$

em que

$$\begin{aligned}
M_k &= \text{diag}(\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_{k-1}, \mu_k), \\
M_{k-1} &= \text{diag}(\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_{k-1}, 0), \\
&\vdots \\
M_2 &= \text{diag}(\mu_1, \mu_2, 0, \dots, 0), \\
M_1 &= \text{diag}(\mu_1, 0, \dots, 0).
\end{aligned}$$

Podemos observar que no caso particular em que $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = \dots = \bar{N}_k = 1$ temos o modelo metapopulacional tradicional descrito em (3.3).

Passamos agora a analisar o modelo (3.4). Supondo que $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$ para todo $j = 1, 2, \dots, n$, podemos mostrar que $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)$, em que $x^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_k^*)$ é um ponto de equilíbrio da dinâmica local

$$x^* = f(x^*), \quad (3.5)$$

é um ponto de equilíbrio do sistema acima com múltiplas escalas de migração (3.4).

Para a análise da estabilidade do ponto de equilíbrio $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)$ do sistema (3.4), supomos uma pequena perturbação do equilíbrio $X_t = X^* + \Delta_t$, $\Delta_t \in \mathbb{R}^{kn}$, e estudamos o comportamento assintótico do sistema linearizado

$$\Delta_{t+1} = J(X^*)\Delta_t, \quad (3.6)$$

onde $J(X^*)$ é a matriz jacobiana do sistema acima calculada no ponto de equilíbrio, a qual é dada por:

$$\begin{aligned}
J(X^*) &= [I_{kn} - B \otimes M_k]^{\bar{N}_k} [I_{kn} - B \otimes M_{k-1}]^{\bar{N}_{k-1} - \bar{N}_k} \dots \\
&\dots [I_{kn} - B \otimes M_2]^{\bar{N}_2 - \bar{N}_3} [I_{kn} - B \otimes M_1]^{\bar{N}_1 - \bar{N}_2} (I_n \otimes Df(x^*)),
\end{aligned}$$

em que $Df(x^*)$ é a matriz jacobiana do sistema que define a dinâmica local (3.1) calculada no ponto de equilíbrio deste sistema.

A seguir, analisamos alguns casos particulares para os quais conseguimos obter alguns resultados analíticos. Na sequência são considerados alguns modelos específicos para os quais são realizadas simulações e obtidos alguns resultados numéricos.

3.1.1 Espécies com mesma escala de movimentação

No caso particular em que todas as espécies têm a mesma escala de movimentação, ou seja, $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = \dots = \bar{N}_k = \bar{N}$, temos a seguinte equação vetorial descrevendo a dinâmica:

$$X_{t+1} = [I_{kn} - B \otimes M_k]^{\bar{N}} F(X_t). \quad (3.7)$$

Para a análise de estabilidade do ponto de equilíbrio $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)$ do sistema (3.7) estudamos o comportamento assintótico do sistema linearizado

$$\Delta_{t+1} = J(X^*)\Delta_t, \quad (3.8)$$

onde $J(X^*)$ é a matriz jacobiana do sistema (3.7) calculada no ponto de equilíbrio, a qual é dada por:

$$J(X^*) = [I_{kn} - B \otimes M_k]^{\bar{N}} (I_n \otimes Df(x^*)). \quad (3.9)$$

Supondo B diagonalizável, existe uma matriz inversível P tal que $B = P\Lambda P^{-1}$, em que Λ é uma matriz cujos elementos da diagonal são os autovalores de B e os elementos fora dela são nulos.

Então podemos reescrever $J(X^*)$ como

$$J(X^*) = [I_{kn} - P\Lambda P^{-1} \otimes M_k]^{\bar{N}} (I_n \otimes Df(x^*))$$

e utilizando as propriedades do operador \otimes (ver [21]) obtemos

$$J(X^*) = (P \otimes I_k)^{\bar{N}} [I_{kn} - \Lambda \otimes M_k]^{\bar{N}} (I_n \otimes Df(x^*)) \left((P^{-1})^{\bar{N}} \otimes I_k \right).$$

Considerando a seguinte mudança de variáveis

$$\Delta_t = (P \otimes I_k)^{\overline{N}} Y_t$$

no sistema linearizado (3.8), temos

$$Y_{t+1} = [I_{kn} - \Lambda \otimes M_k]^{\overline{N}} (I_n \otimes Df(x^*)) Y_t. \quad (3.10)$$

Assim, é fácil mostrar que os autovalores da matriz jacobiana (3.9) são os mesmos autovalores das matrizes

$$(I_k - \theta_i M_k)^{\overline{N}} Df(x^*)$$

em que θ_i , com $i = 1, 2, \dots, n$, são os autovalores de B .

Como $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$ e $B = I - C$, então $\sum_{i=1}^n b_{ji} = 0$. Sendo o vetor $v = (1, 1, \dots, 1, 1)$ com n coordenadas, temos

$$Bv = 0$$

e $\theta = 0$ é um autovalor de B . Podemos concluir por (3.10) que $Df(x^*)$ será um dos blocos da matriz Jacobiana $J(X^*)$. Consequentemente, se x^* for um ponto de equilíbrio instável do sistema (3.1) (dinâmica local instável), então X^* também será instável (metapopulação instável). Portanto, a movimentação rápida em relação à dinâmica vital não estabilizará uma dinâmica localmente instável, assim como ocorre com o modelo metapopulacional tradicional (dado pela equação 3.3).

No caso particular em que todas as espécies têm mesmo coeficiente de migração ($\mu_1 = \mu_2 = \dots = \mu_k = \mu$), além de mesma escala de movimentação ($\overline{N}_1 = \overline{N}_2 = \dots = \overline{N}_k = \overline{N}$), os autovalores da matriz jacobiana (3.9) são os mesmos autovalores das matrizes

$$[(1 - \mu\theta_i) I_k]^{\overline{N}} Df(x^*) = (1 - \mu\theta_i)^{\overline{N}} Df(x^*)$$

com $i = 1, 2, \dots, n$. Assim, a condição de estabilidade do equilíbrio de coexistência X^* é

$$|(1 - \mu\theta_i)^{\overline{N}} \lambda_l| < 1,$$

com λ_l , $l = 1, 2, \dots, k$, autovalores de $Df(x^*)$.

Como $\sum_{i=1}^n b_{ji} = 0$ e $b_{jj} = 1$ para todo $j = 1, 2, \dots, n$, pelo teorema de Gershgorin [21] os autovalores θ_i de B satisfazem

$$\theta_i \in \{z \in \mathbb{C} / |z - 1| \leq 1\}$$

para $i = 1, 2, \dots, n$. Como $0 \leq \mu \leq 1$, temos $|1 - \mu\theta_i| \leq 1$ e, conseqüentemente,

$$|1 - \mu\theta_i|^{\overline{N}} |\lambda_l| \leq |\lambda_l|, \text{ para } l = 1, 2, \dots, k.$$

Acrescido ao fato de que os autovalores de $Df(x^*)$ fazem parte do conjunto de autovalores da matriz jacobiana $J(X^*)$ (3.9), a condição de estabilidade para o equilíbrio X^* do sistema (3.7) reduz-se a

$$|\lambda_l| < 1$$

para $l = 1, 2, \dots, k$. Ou seja, a dinâmica local é que determina a estabilidade do sistema quando temos k espécies com escalas e parâmetros de movimentação iguais.

Como uma consequência deste resultado temos a condição de estabilidade para um modelo metapopulacional com uma única espécie dado por

$$|f'(x^*)| < 1,$$

em que $f : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ é a função que descreve a dinâmica em um sítio isolado. Ou seja, a estabilidade da metapopulação com múltiplas escalas de migração é determinada pela estabilidade da dinâmica local, assim como nos modelos metapopulacionais de uma espécie clássicos [13, 30, 31]. Rohani et al. [30] afirmam que em um modelo metapopulacional com uma única espécie com dispersão independente da densidade, o equilíbrio global é estável se, e somente se, o equilíbrio em um sítio isolado é estável na dinâmica local.

3.1.2 Duas escalas distintas de movimentação

Consideramos agora que as k espécies dividem-se em dois grupos, G_1 e G_2 . As espécies do grupo G_1 migram com escala de movimentação \overline{N}_{G_1} e as espécies do grupo G_2 migram com escala de movimentação \overline{N}_{G_2} . Supomos, sem perda de generalidade, que as espécies $1, 2, \dots, l^*$ pertencem ao grupo G_1 , que as espécies $l^* + 1, \dots, k$ pertencem ao grupo G_2 e que $\overline{N}_{G_1} \geq \overline{N}_{G_2}$. Assim, a equação vetorial que descreve a dinâmica é

$$X_{t+1} = [I_{kn} - B \otimes M_{G_2}]^{\overline{N}_{G_2}} [I_{kn} - B \otimes M_{G_1}]^{\overline{N}_{G_1} - \overline{N}_{G_2}} F(X_t), \quad (3.11)$$

em que

$$\begin{aligned} M_{G_2} &= \text{diag}(\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_{l^*}, \dots, \mu_{k-1}, \mu_k), \\ M_{G_1} &= \text{diag}(\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_{l^*}, 0, \dots, 0). \end{aligned}$$

Para a análise de estabilidade do ponto de equilíbrio $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)$ deste sistema estudamos o comportamento assintótico do sistema linearizado

$$\Delta_{t+1} = J(X^*)\Delta_t, \quad (3.12)$$

onde $J(X^*)$ é a matriz jacobiana do sistema (3.11) calculada no ponto de equilíbrio, a qual é dada por:

$$J(X^*) = [I_{kn} - B \otimes M_{G_2}]^{\overline{N}_{G_2}} [I_{kn} - B \otimes M_{G_1}]^{\overline{N}_{G_1} - \overline{N}_{G_2}} (I_n \otimes Df(x^*)). \quad (3.13)$$

Analisamos o caso particular em que $\overline{N}_{G_1} = 2\overline{N}_{G_2}$. Com a hipótese de que B seja uma matriz diagonalizável, P seja uma matriz inversível tal que $B = P\Lambda P^{-1}$, com Λ matriz diagonal de autovalores de B , a matriz jacobiana (3.13) pode ser reescrita como

$$\begin{aligned} J(X^*) &= [I_{kn} - (P\Lambda P^{-1}) \otimes M_{G_2}]^{\overline{N}_{G_2}} [I_{kn} - (P\Lambda P^{-1}) \otimes M_{G_1}]^{\overline{N}_{G_2}} (I_n \otimes Df(x^*)) \\ &= (P \otimes I_k)^{\overline{N}_{G_2}} [I_{kn} - \Lambda \otimes (M_{G_1} + M_{G_2}) + \Lambda^2 \otimes (M_{G_2}M_{G_1})]^{\overline{N}_{G_2}} \\ &\quad (P^{-1} \otimes I_k)^{\overline{N}_{G_2}} (I_n \otimes Df(x^*)). \end{aligned}$$

Supondo, então, $\Delta_t = (P \otimes I_k)^{\overline{N}_{G2}} Y_t$, o sistema linearizado (3.12) pode ser reescrito como

$$Y_{t+1} = [I_{kn} - \Lambda \otimes (M_{G1} + M_{G2}) + \Lambda^2 \otimes (M_{G2}M_{G1})]^{\overline{N}_{G2}} (I_n \otimes Df(x^*)) Y_t.$$

Os autovalores da matriz jacobiana $J(X^*)$ são os mesmos autovalores das matrizes $k \times k$ abaixo:

$$[I_k - \theta_i (M_{G1} + M_{G2}) + \theta_i^2 M_{G2}M_{G1}]^{\overline{N}_{G2}} Df(x^*)$$

em que θ_i , $i = 1, 2, \dots, n$, são os autovalores da matriz B .

Da mesma forma que na seção anterior, o fato de $\theta = 0$ ser um autovalor da matriz B implicará que os autovalores da matriz jacobiana da dinâmica local $Df(x^*)$ estejam no conjunto de autovalores da matriz $J(X^*)$. Assim, a difusão não poderá estabilizar uma dinâmica localmente instável.

O foco principal de nossa análise a partir de agora é a ocorrência de instabilidade difusiva, ou instabilidade de Turing [6, 15, 24, 37, 38, 39], fenômeno já abordado no Capítulo 2, e como esta é alterada pelas diferentes escalas de movimentação. Fazemos isso na seção a seguir a partir de modelos ecológicos específicos que vão permitir a realização de simulações numéricas e/ou obtenção de mais resultados analíticos.

3.2 Múltiplas escalas de movimentação aplicadas a modelos específicos

Nesta seção, são especificados modelos ecológicos para descrever a dinâmica de populações em um sítio e analisado o modelo metapopulacional com múltiplas escalas de movimentação associado. Inicialmente investigamos o efeito das múltiplas escalas em um modelo presa-predador. A seguir, é considerado um

sistema com três variáveis de estado que correspondem a três etapas de desenvolvimento de um besouro. E, finalmente, analisa-se os efeitos das múltiplas escalas em uma metapopulação estruturada em classes etárias descrita por um modelo linear e depois por um modelo não linear.

3.2.1 Modelo presa-predador

Partimos do mesmo modelo presa-predador apresentado e analisado no início da Seção 2.1, Capítulo 2. Consideramos que a interação entre as espécies em um sítio isolado é dada por

$$\begin{cases} h_{t+1} = h_t \exp(r(1 - h_t - p_t)), \\ p_{t+1} = \gamma p_t + dh_t p_t. \end{cases} \quad (3.14)$$

Supomos então que presas e predadores migram, respectivamente, \bar{N}_h e \bar{N}_p vezes em um intervalo de reprodução (uma geração).

No modelo metapopulacional padrão de um sistema presa-predador ($\bar{N}_h = \bar{N}_p = 1$) ocorrem instabilidades difusivas para valores assimétricos dos parâmetros de migração. Analisamos como a presença de múltiplas escalas de movimentação afeta esse surgimento de instabilidades difusivas.

Inicialmente analisamos o caso em que ambas as espécies possuem mesma escala de movimentação, ou seja, $\bar{N}_h = \bar{N}_p$. Quando considerada *C matriz de conexão com todos os vizinhos* (2.11) não foi observada a ocorrência de instabilidades difusivas com a presença de múltiplas escalas de movimentação. Os resultados descritos a seguir foram obtidos com simulações que consideravam *C a matriz de conexão com os vizinhos mais próximos* (2.10).

Para escalas de movimentação pares $\bar{N}_h = \bar{N}_p = 2, 4$ e 6 não ocorrem instabilidades difusivas. Para os valores ímpares $\bar{N}_h = \bar{N}_p = 1, 3$ e 5 as instabili-

dades diminuem conforme os parâmetros de múltiplas escalas aumentam. A Figura 3.1 ilustra isso.

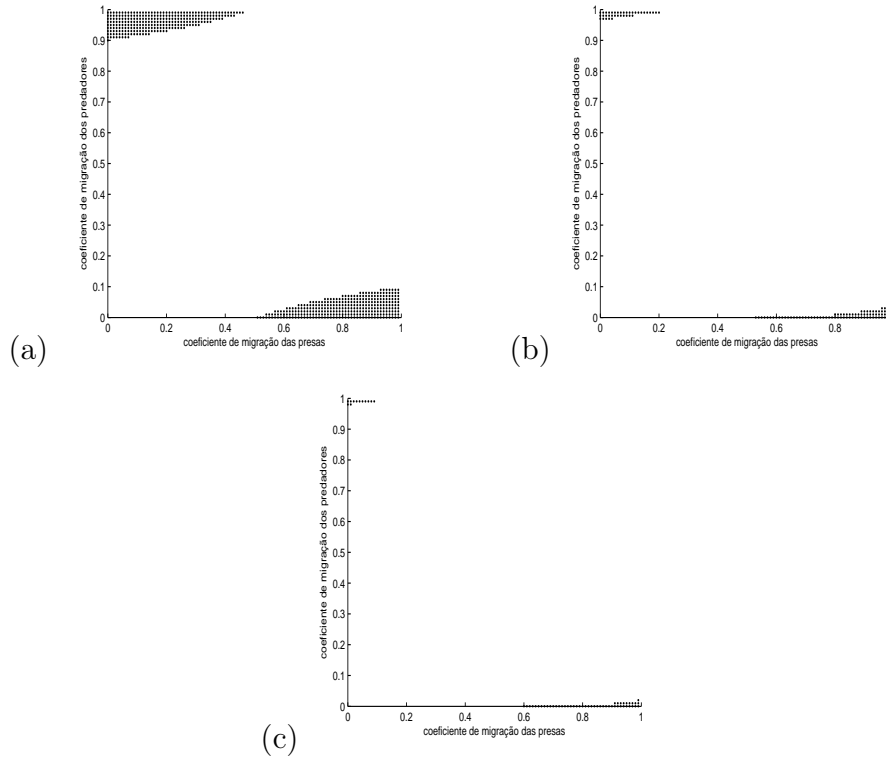


Figura 3.1: Regiões de instabilidade difusiva para sistema presa-predador com $r = 4$, $d = 0, 6$, $\gamma = 0, 9$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) $\overline{N}_h = \overline{N}_p = 1$; (b) $\overline{N}_h = \overline{N}_p = 3$; (c) $\overline{N}_h = \overline{N}_p = 5$.

Conforme podemos ver ainda na Figura 3.1 as instabilidades ocorrem para valores assimétricos dos coeficientes de migração de presas e predadores. Foram realizadas simulações para vários outros conjuntos de parâmetros da dinâmica local e o que pode observar-se é que as maiores regiões de instabilidade difusiva ocorrem para valores grandes do parâmetro r , taxa de crescimento intrínseca da população de presas.

Consideramos agora dois casos em que presas e predadores possuem escalas distintas de movimentação. Primeiramente, supomos que as presas migram

o dobro de vezes que os predadores em uma geração padrão, ou seja, $\bar{N}_h = 2\bar{N}_p$. A seguir, consideramos a situação oposta: $\bar{N}_p = 2\bar{N}_h$. Assim como no caso em que ambas as espécies migram com a mesma escala de movimentação, as simulações com a *matriz de conexão com todos os vizinhos* (2.11) não apresentaram instabilidades difusivas. Os resultados a seguir foram obtidos considerando-se C a *matriz de conexão com os vizinhos mais próximos* (2.10).

Na Figura 3.2, então, apresentamos as regiões de instabilidade difusiva para $\bar{N}_h = 2\bar{N}_p$. Para $\bar{N}_p = 2, 4$ e 6 não foram observadas instabilidades. Conforme podemos observar na Figura 3.2 as instabilidades diminuem conforme \bar{N}_p ímpar aumenta. Instabilidades ocorrem para coeficientes de migração dos predadores bastante grandes.

A Figura 3.3 apresenta resultados para o caso $\bar{N}_p = 2\bar{N}_h$, em que o predador é a espécie que migra o dobro de vezes a cada geração padrão. Assim como nos casos anteriores analisados, o parâmetro de movimentação menor par não apresenta instabilidades difusivas, $\bar{N}_h = 2, 4$ e 6 , neste caso. As instabilidades diminuem conforme \bar{N}_h ímpar aumenta, o que pode ser observado na Figura 3.3. As instabilidades ocorrem para valores altos do coeficiente de migração das presas. Ou seja, assim como no caso anterior, as instabilidades só ocorrem quando o coeficiente de migração da espécie lenta é alto.

Quando considerados parâmetros de migração distintos, valores maiores do parâmetro r apresentam maiores regiões de instabilidade, da mesma forma que $\bar{N}_h = \bar{N}_p$.

Nos casos analisados até aqui, percebeu-se que a presença de múltiplas escalas de movimentação tornaram o modelo presa-predador mais estável.

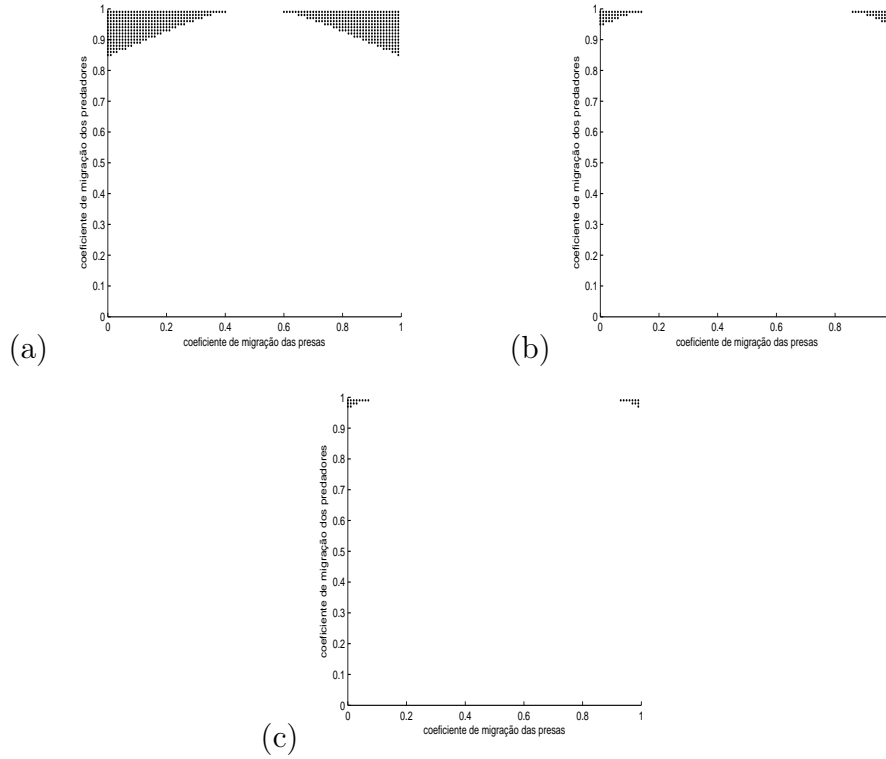


Figura 3.2: Regiões de instabilidade difusiva para sistema presa-predador com $r = 6$, $d = 0, 7$, $\gamma = 0, 9$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) $\bar{N}_h = 2$ e $\bar{N}_p = 1$; (b) $\bar{N}_h = 6$ e $\bar{N}_p = 3$; (c) $\bar{N}_h = 10$ e $\bar{N}_p = 5$.

3.2.2 Modelo LPA: larva-pupa-adulto

Analisamos aqui como a consideração de múltiplas escalas de movimentação afeta a interação entre indivíduos em três etapas distintas de desenvolvimento: larvas, pupas e adultos. O modelo em questão, proposto por Dennis et al. [11], descreve as dinâmicas da cultura do besouro *Tribolium*. É observada em algumas espécies do *Tribolium* a ocorrência de canibalismo entre indivíduos que estão em diferentes estágios de vida. É proposto um modelo com três variáveis de estado correspondendo a três etapas de desenvolvimento.

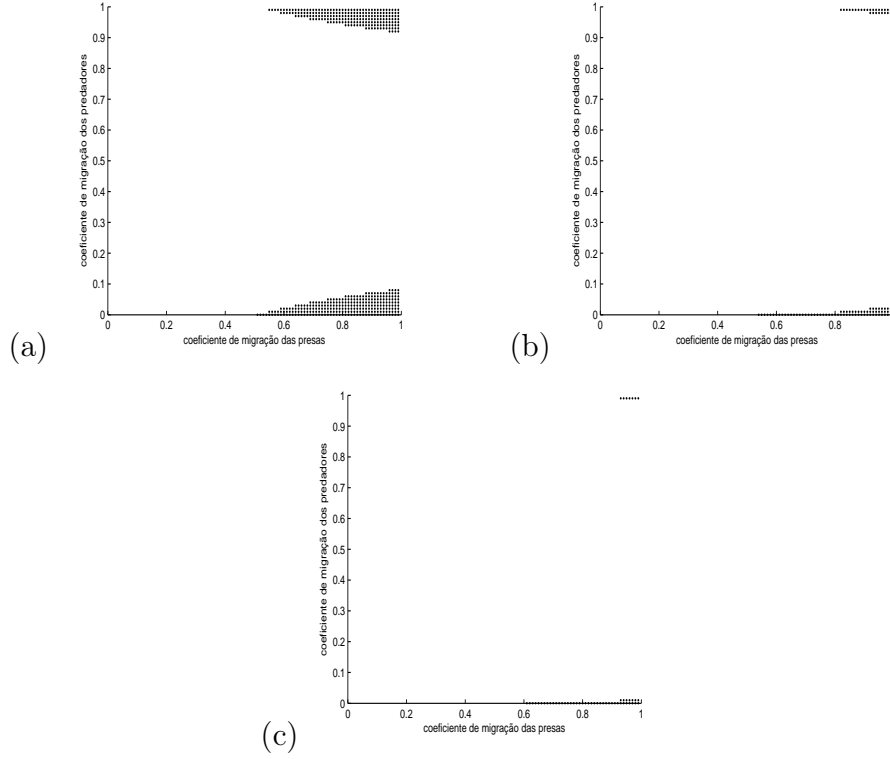


Figura 3.3: Regiões de instabilidade difusiva para sistema presa-predador com $r = 6$, $d = 0, 7$, $\gamma = 0, 9$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) $\bar{N}_h = 1$ e $\bar{N}_p = 2$; (b) $\bar{N}_h = 3$ e $\bar{N}_p = 6$; (c) $\bar{N}_h = 5$ e $\bar{N}_p = 10$.

Considerando que L_t , P_t e A_t são, respectivamente, a quantidade de larvas, pupas e adultos na geração t , a dinâmica da espécie em um sítio isolado é descrita por

$$\begin{cases} L_{t+1} = bA_t \exp(-c_{ea}A_t), \\ P_{t+1} = L_t(1 - \eta_L), \\ A_{t+1} = P_t \exp(-c_{pa}A_t) + A_t(1 - \eta_A), \end{cases} \quad (3.15)$$

em que $b > 0$ é o número médio de larvas recrutadas por adulto por unidade de tempo na ausência de canibalismo; η_L e η_A são, respectivamente, as probabilidades de larvas e adultos morrerem de causas que não o canibalismo.

O fator $e^{-c_{ea}A_t}$ é a probabilidade de um ovo deixado entre os tempos t e $t + 1$ não ser comido na presença de A_t adultos. Analogamente, $e^{-c_{pa}A_t}$ é a probabilidade de sobrevivência de uma pupa na presença de A_t adultos. Assim, os coeficientes $c_{ea} \geq 0$ e $c_{pa} \geq 0$ determinam a intensidade do canibalismo. É suposto que a única causa de mortalidade das pupas é o canibalismo.

É fácil verificar que $(L, P, A) = (0, 0, 0)$ é um ponto de equilíbrio do sistema (3.15). O único outro ponto de equilíbrio não negativo é $(L, P, A) = (L^*, P^*, A^*)$ [11], em que

$$\begin{aligned} A^* &= (c_{ea} + c_{pa})^{-1} \ln \left(\frac{b(1 - \eta_L)}{\eta_A} \right) \\ L^* &= bA^* \exp(-c_{ea}A^*) \\ P^* &= L^*(1 - \eta_L) \end{aligned}$$

onde $b > \frac{\eta_A}{1 - \eta_L}$.

As condições de estabilidade para o equilíbrio positivo são dadas em [11].

Analizamos a partir de agora como a presença de múltiplas escalas de movimentação afeta a dinâmica. Consideramos que no estágio pupa não haja movimentação dos indivíduos, então mantemos nulo o coeficiente de migração das pupas: $\mu_P = 0$. A cada geração, supomos que as larvas migram \bar{N}_L vezes e os adultos \bar{N}_A . Trabalhamos com duas situações: mesma escala de movimentação para larvas e adultos ($\bar{N}_L = \bar{N}_A$) e adultos se movendo mais rápido do que larvas na proporção $\bar{N}_A = 2\bar{N}_L$.

A Figura 3.4 apresenta as regiões de instabilidade para mesma escala de movimentação de larvas e adultos para diferentes valores de $\bar{N}_L = \bar{N}_A$. Nestas regiões são plotados os valores dos coeficientes de migração das larvas e dos adultos para os quais a dinâmica perdeu a estabilidade. Pode-se observar que a consideração de múltiplas escalas de movimentação com $\bar{N}_L = \bar{N}_A$ diminui as regiões de instabi-

lidade difusiva. Essas regiões foram construídas também para outros conjuntos de parâmetros da dinâmica local para os quais o equilíbrio $(L, P, A) = (L^*, P^*, A^*)$ é estável em um sítio isolado e observou-se a mesma diminuição na ocorrência das instabilidades difusivas quando as múltiplas escalas são consideradas ($\bar{N}_L = \bar{N}_A > 1$).

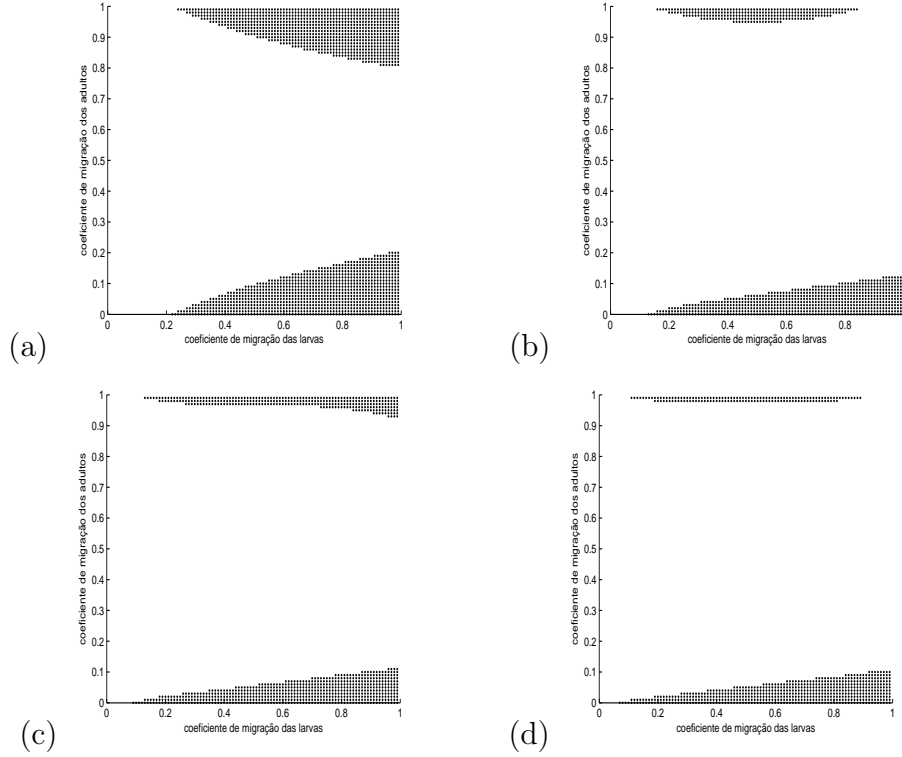


Figura 3.4: Regiões de instabilidade difusiva para sistema larva-pupa-adulto com $c_{ea} = 0, 1$, $c_{pa} = 0, 9$, $\eta_L = 0, 6$, $\eta_A = 0, 61$, $b = 30$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) $\bar{N}_L = \bar{N}_A = 1$; (b) $\bar{N}_L = \bar{N}_A = 2$; (c) $\bar{N}_L = \bar{N}_A = 3$; (d) $\bar{N}_L = \bar{N}_A = 4$.

A Figura 3.5 traz as regiões de instabilidade quando $\bar{N}_A = 2\bar{N}_L$, ou seja, quando os adultos migram o dobro de vezes do que as larvas a cada geração padrão. Essas regiões foram plotadas para diferentes valores dos parâmetros de movimentação e conjuntos de parâmetros da dinâmica local. Nesse caso, também percebe-se que a consideração das diferentes escalas de movimentação diminui a ocorrência

de instabilidade em comparação ao modelo metapopulacional que considera apenas uma etapa de movimentação a cada geração ($\bar{N}_L = \bar{N}_A = 1$).

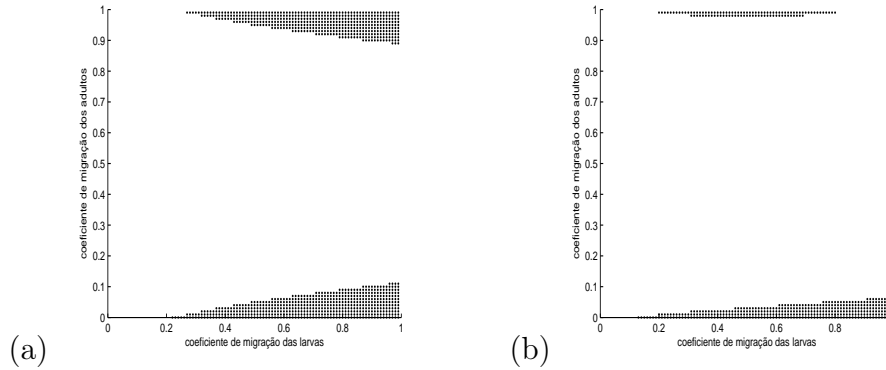


Figura 3.5: Regiões de instabilidade difusiva para sistema larva-pupa-adulto com $c_{ea} = 0,1$, $c_{pa} = 0,9$, $\eta_L = 0,6$, $\eta_A = 0,61$, $b = 30$ e C matriz de conexão com os vizinhos mais próximos: (a) $\bar{N}_L = 1$ e $\bar{N}_A = 2$; (b) $\bar{N}_L = 2$ e $\bar{N}_A = 4$.

Nas duas situações analisadas, $\bar{N}_A = \bar{N}_L$ e $\bar{N}_A = 2\bar{N}_L$, as maiores regiões de instabilidade difusiva ocorrem para valores grandes do parâmetro b , que é o número médio de larvas recrutado por adultos por unidade de tempo na ausência de canibalismo. Outra semelhança entre os dois casos analisados é que instabilidades ocorrem principalmente quando o coeficiente de migração das larvas é grande.

3.2.3 Metapopulação estruturada em classes etárias

Castro et al. em [8] apresentam um modelo discreto para uma metapopulação de uma única espécie, com sobreposição de gerações, organizado em diferentes classes etárias. São considerados intervalos etários de tempos iguais, sendo $l = 1, 2, \dots, k$ as classes etárias. Seja $f : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k$ uma função descrevendo a dinâmica populacional

$$\mathbf{x}_{t+1} = f(\mathbf{x}_t),$$

em que $x_t = (x_{1,t}, x_{2,t}, \dots, x_{k,t})$, com $x_{l,t}$ representando a população na classe etária l no tempo t .

Consideramos dois modelos, um linear e um não linear, e analisamos como a consideração de múltiplas escalas de movimentação afeta estas dinâmicas.

3.2.3.1 Modelo linear

Este modelo considera dois processos básicos:

- sobrevivência: passagem de um indivíduo para a próxima classe etária, caracterizada pela probabilidade de sobrevivência p_l , $0 < p_l \leq 1$, $l = 1, 2, \dots, k$.

Assim,

$$x_{l+1,t+1} = p_l x_{l,t}.$$

- reprodução: representamos por g_l a taxa de fertilidade na classe etária l , ou seja, o número de filhas geradas por cada fêmea na classe etária l . Segue que a densidade na primeira classe etária é dada por

$$x_{1,t+1} = \sum_{l=1}^k g_l x_{l,t}.$$

As equações anteriores podem ser escritas na forma matricial

$$x_{t+1} = f(x_t) = Lx_t, \quad (3.16)$$

em que L é a matriz de Leslie $k \times k$ da forma

$$L = \begin{pmatrix} g_1 & g_2 & \dots & g_{k-1} & g_k \\ p_1 & & & & \\ & p_2 & & & \\ & & \ddots & & \\ & & & p_{k-1} & \end{pmatrix}.$$

A variável δ_l denota a probabilidade de um indivíduo recém nascido atingir a classe etária l , sendo dado por

$$\delta_1 = 1 \quad e \quad \delta_l = \prod_{j=1}^{l-1} p_j, \quad l = 2, 3, \dots, k.$$

É possível mostrar que o sistema (3.16) possui apenas o equilíbrio trivial $x^* = (0, 0, \dots, 0)$, o qual é assintoticamente estável se e somente se $R_0 < 1$ (ver [8]), onde R_0 é um parâmetro dado por

$$R_0 = \sum_{l=1}^k g_l \delta_l,$$

o qual representa a contribuição futura de um recém nascido para a persistência da espécie, ou seja, trata-se de uma estimativa do número de indivíduos que um recém nascido irá gerar durante sua vida inteira.

Analisamos a partir de agora como a presença de múltiplas escalas de movimentação afeta esta dinâmica estruturada em classes etárias descrita por um modelo linear. Consideramos inicialmente o caso em que $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = \dots = \bar{N}_k = \bar{N}$, ou seja, todas as classes etárias possuem mesma escala de movimentação.

Temos, nesse caso, a dinâmica metapopulacional de múltiplas escalas de movimentação descrita por

$$X_{t+1} = [I_{kn} - B \otimes M_k]^{\bar{N}} (I_n \otimes L) X_t \quad (3.17)$$

onde $X_t = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^n)$ e x_t^j é o vetor densidade populacional no sítio j no tempo t e

$$M_k = \text{diag}(\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_{k-1}, \mu_k).$$

No modelo com estrutura espacial sem múltiplas escalas de movimentação ($\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = \dots = \bar{N}_k = 1$), o modelo metapopulacional é estável se, e somente

se, a dinâmica local é estável [8], ou seja, $R_0 < 1$ é a condição de estabilidade também para o equilíbrio trivial homogêneo $X^* = (x^*, \dots, x^*)$, com $x^* = (0, 0, \dots, 0)$.

A estabilidade do modelo (3.17) é determinada pelos autovalores de

$$[I_{kn} - \Lambda \otimes M_k]^{\overline{N}} (I_n \otimes L)$$

que são os mesmos autovalores das matrizes

$$[I_k - \theta_j M_k]^{\overline{N}} L$$

em que θ_j , com $j = 1, 2, \dots, n$, são os autovalores da matriz diagonalizável B .

Mostraremos agora que para o modelo de múltiplas escalas de movimentação com $\overline{N}_1 = \overline{N}_2 = \dots = \overline{N}_k = \overline{N}$ a movimentação não provoca instabilidades no equilíbrio trivial homogêneo. Antes disso definimos alguns parâmetros para o modelo metapopulacional com múltiplas escalas de movimentação considerado aqui.

Seja

$$g_l^j = (1 - \theta_j \mu_l)^{\overline{N}} g_l, \quad l = 1, 2, \dots, k \text{ e } j = 1, 2, \dots, n$$

e

$$\delta_1^j = \delta_1 \quad \text{e} \quad \delta_l^j = \delta_l \prod_{i=2}^l (1 - \theta_j \mu_i)^{\overline{N}}, \quad l = 2, \dots, k \text{ e } j = 1, 2, \dots, n.$$

É possível mostrar que a equação característica para os autovalores σ de $(I_k - \theta_j M_k)^{\overline{N}} L$, $j = 1, 2, \dots, n$, é

$$\sum_{l=1}^k \frac{g_l^j \delta_l^j}{\sigma^l} = 1. \quad (3.18)$$

Como queremos mostrar que a movimentação em múltiplas escalas não provoca instabilidades de Turing no modelo linear, vamos supor, então, a dinâmica

localmente estável, ou seja, $R_0 < 1$. Seja ainda $e^{\alpha+i\beta}$ um autovalor de $J(X^*)$, então $e^{\alpha+i\beta}$ satisfaz a equação característica e temos

$$\left| \sum_{l=1}^k g_l^j \delta_l^j e^{-l\alpha-il\beta} \right| = 1.$$

Como $\sum_{i=1}^n b_{ji} = 0$ e $b_{jj} = 1$ para todo $j = 1, 2, \dots, n$, pelo teorema de Gershgorin [21] os autovalores θ_j de B satisfazem

$$\theta_j \in \{z \in \mathbb{C} / |z - 1| \leq 1\}$$

para $j = 1, 2, \dots, n$. Como $0 \leq \mu_l \leq 1$, $l = 1, 2, \dots, k$, temos $|1 - \theta_j \mu_l| \leq 1$ e, conseqüentemente,

$$|g_l^j| = \left| (1 - \theta_j \mu_l)^{\overline{N}} g_l \right| \leq |g_l|$$

e

$$|\delta_l^j| = \left| \delta_l \prod_{i=2}^l (1 - \theta_j \mu_i)^{\overline{N}} \right| \leq |\delta_l|, \quad \text{para } l = 1, 2, \dots, k.$$

Sendo $|g_l^j| \leq g_l$ e $|\delta_l^j| \leq \delta_l$, e utilizando a desigualdade triangular, segue que

$$\left| \sum_{l=1}^k g_l^j \delta_l^j e^{-l\alpha-il\beta} \right| \leq \sum_{l=1}^k g_l \delta_l e^{-l\alpha}.$$

Portanto,

$$\sum_{l=1}^k g_l \delta_l e^{-l\alpha} \geq 1. \quad (3.19)$$

Usando os parâmetros δ_l , $l = 1, 2, \dots, k$ e R_0 , obtemos a função distribuição etária da fertilidade, caracterizada pelas constantes

$$m_l = \frac{g_l \delta_l}{R_0} \quad l = 2, 3, \dots, k.$$

Podemos facilmente verificar que $\sum_{l=1}^k m_l = 1$.

Dividindo ambos os lados da desigualdade (3.19) por R_0 , obtemos

$$\sum_{l=1}^k m_l e^{-l\alpha} \geq \frac{1}{R_0} > 1.$$

Já que $\sum_{l=1}^k m_l = 1$, é necessário que $e^{-\alpha} > 1$ e segue que $|e^{\alpha+i\beta}| = |e^\alpha| < 1$, completando a prova.

Acabamos então de mostrar aqui que o modelo com múltiplas escalas de movimentação com $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = \dots = \bar{N}_k$ tem sua estabilidade determinada pela dinâmica local, não ocorrendo instabilidades causadas pela migração.

Consideramos agora que as k classes etárias dividem-se em dois grupos, G_1 e G_2 . Aquelas do grupo G_1 migram com escala de movimentação \bar{N}_{G_1} e as do grupo G_2 migram com escala de movimentação \bar{N}_{G_2} . Supomos que as classes etárias $1, 2, \dots, l^*$ pertencem ao grupo G_1 , que as classes $l^* + 1, \dots, k$ pertencem ao grupo G_2 e que $\bar{N}_{G_1} \geq \bar{N}_{G_2}$. Assim, conforme descrito na seção 3.1.2, a equação vetorial que descreve a dinâmica é

$$X_{t+1} = [I_{kn} - B \otimes M_{G_2}]^{\bar{N}_{G_2}} [I_{kn} - B \otimes M_{G_1}]^{\bar{N}_{G_1} - \bar{N}_{G_2}} L X_t, \quad (3.20)$$

em que

$$\begin{aligned} M_{G_2} &= \text{diag}(\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_{l^*}, \dots, \mu_{k-1}, \mu_k), \\ M_{G_1} &= \text{diag}(\mu_1, \mu_2, \dots, \mu_{l^*}, 0, \dots, 0). \end{aligned}$$

Tratamos o caso particular em que $\bar{N}_{G_1} = 2\bar{N}_{G_2}$. Conforme mostrado na seção 3.1.2, a estabilidade do sistema (3.20) é determinada pelos autovalores de

$$[I_{kn} - \Lambda \otimes (M_{G_1} + M_{G_2}) + \Lambda^2 \otimes (M_{G_2} M_{G_1})]^{\bar{N}_{G_2}} (I_n \otimes L),$$

que são os mesmos das matrizes

$$[I_k - \theta_j (M_{G_1} + M_{G_2}) + \theta_j^2 M_{G_2} M_{G_1}]^{\bar{N}_{G_2}} L$$

em que θ_j , $j = 1, 2, \dots, n$, são os autovalores da matriz B .

Analogamente ao que fizemos para o caso em que todas as classes etárias tinham mesma escala de movimentação, definimos:

$$g_l^j = [1 - 2\theta_j\mu_l + \theta_j^2\mu_l^2]^{\overline{N}_{G2}} g_l, \quad l = 1, 2, \dots, k$$

e

$$\delta_1^j = \delta_1 \quad \text{e} \quad \delta_l^j = \delta_l \prod_{i=2}^l \eta_i^j, \quad \text{com } \eta_i^j = \begin{cases} [1 - 2\theta_j\mu_i + \theta_j^2\mu_i^2]^{\overline{N}_{G2}}, & \text{se } i \leq l^* \\ [1 - \theta_j\mu_i]^{\overline{N}_{G2}}, & \text{se } i > l^* \end{cases}.$$

Sabemos que

$$\theta_j \in \{z \in \mathbb{C} / |z - 1| \leq 1\}, \quad j = 1, 2, \dots, n$$

e sendo reais os autovalores de B diagonalizável segue que $0 \leq \theta_j \leq 2$ para $j = 1, 2, \dots, n$. Por hipótese, $0 \leq \mu_l \leq 1$ para $l = 1, 2, \dots, k$ e assim podemos afirmar que

$$0 \leq \theta_j\mu_l \leq 2, \quad l = 1, 2, \dots, k \text{ e } j = 1, 2, \dots, n.$$

Observe que a inequação $1 - 2\theta_j\mu_l + \theta_j^2\mu_l^2 \leq 1$ é satisfeita quando $0 \leq \theta_j\mu_l \leq 2$. Logo, temos para todo $j = 1, 2, \dots, n$

$$|g_l^j| = \left| [1 - 2\theta_j\mu_l + \theta_j^2\mu_l^2]^{\overline{N}_{G2}} g_l \right| \leq |g_l|, \quad l = 1, 2, \dots, k$$

e

$$|\delta_l^j| = \left| \delta_l \prod_{i=2}^l \eta_i^j \right| \leq |\delta_l|, \quad l = 1, 2, \dots, k.$$

Analogamente à demonstração realizada para o caso $\overline{N}_1 = \overline{N}_2 = \dots = \overline{N}_k$, as condições $|g_l^j| \leq g_l$ e $|\delta_l^j| \leq \delta_l$ garantem que não podem ocorrer instabilidades difusivas também considerando-se os dois grupos de escalas de movimentação com $\overline{N}_{G1} = 2\overline{N}_{G2}$.

Mostramos, então, que para os dois casos particulares tratados nas subseções 3.1.1 e 3.1.2 o modelo linear não se altera com a presença das múltiplas escalas de movimentação. Ainda foram realizadas simulações para 4 classes etárias e diferentes valores de \bar{N}_l , que não os casos particulares tratados. Foi utilizada uma combinação dos parâmetros da dinâmica local de forma que $R_0 = 0,98$, ou seja, para o sistema desacoplado o ponto de equilíbrio trivial é estável. Além disso, foram considerados 30 sítios e *matriz de conexão com os vizinhos mais próximos* (2.10). Observou-se o comportamento das densidades das classes etárias quando uma pequena perturbação no equilíbrio trivial homogêneo era considerada. Para todas as simulações realizadas as soluções sempre convergiram para o equilíbrio trivial homogêneo, não ocorrendo instabilidades causadas pela migração, da mesma forma que para os casos particulares em que provou-se isso analiticamente.

3.2.3.2 Modelo não linear

Este modelo considera que a primeira classe etária tem um comportamento diferente das demais. Supomos que os indivíduos deste estágio são sujeitos a recrutamento dependente da densidade, ou seja, que a taxa de sobrevivência neste período é dependente da densidade. A dinâmica local é descrita por

$$\mathbf{x}_{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_t),$$

em que \mathbf{f} é definida por

$$\begin{aligned} \mathbf{f} : \mathbb{R}^k &\rightarrow \mathbb{R}^k; \\ \mathbf{x} &\mapsto (f_1(\mathbf{x}), f_2(\mathbf{x}), \dots, f_k(\mathbf{x})), \end{aligned}$$

onde

$$\begin{cases} f_1(\mathbf{x}) = w\phi(w) \\ f_l(\mathbf{x}) = p_{l-1}x_{l-1}, & l = 2, \dots, k \end{cases}$$

e w é dado por

$$w = \sum_{l=1}^k g_l x_l.$$

Supomos que ϕ satisfaz as seguintes propriedades:

$$\begin{aligned}
 (1) \quad & \phi(0) = 1; \\
 (2) \quad & \lim_{x \rightarrow \infty} \phi(x) = 0; \\
 (3) \quad & \phi'(x) < 0; \\
 (4) \quad & \left(-\frac{x\phi'(x)}{\phi(x)} \right) > 0.
 \end{aligned} \tag{3.21}$$

São exemplos de funções que satisfazem tais restrições: o recrutamento Ricker,

$$\phi(x) = e^{-\alpha x}, \quad \alpha > 0; \tag{3.22}$$

o recrutamento Beverton-Holt,

$$\phi(x) = \frac{1}{1 + \alpha x}, \quad \alpha > 0; \tag{3.23}$$

e o recrutamento Hassell

$$\phi(x) = \frac{1}{(1 + \alpha x)^\beta}, \quad \alpha, \beta > 0. \tag{3.24}$$

Podemos facilmente checar que o sistema acima tem dois pontos de equilíbrio (ver [34]): o equilíbrio trivial, com $w^* = 0$ e $x^* = (0, \dots, 0)$, e um equilíbrio não trivial, dado por $x^* = w^* \phi(w^*) (\delta_1, \delta_2, \dots, \delta_k)$, onde w^* satisfaz

$$\phi(w^*) = \frac{1}{R_0}.$$

Pelas hipóteses feitas sobre a função ϕ , temos que $\phi(x) \leq 1$. Assim, para que $\phi(w^*) = \frac{1}{R_0}$ é preciso que $R_0 \geq 1$. Além disso, se $R_0 = 1$ então $\phi(w^*) = 1$ e $w^* = 0$ e recaímos no equilíbrio trivial. Portanto, a condição para a existência do equilíbrio não trivial $x^* = w^* \phi(w^*) (\delta_1, \delta_2, \dots, \delta_k)$ é

$$R_0 > 1.$$

A matriz jacobiana do modelo não linear desacoplado em que x^* é o equilíbrio trivial coincide com a matriz jacobiana do modelo linear. Assim, o equilíbrio trivial $x^* = (0, \dots, 0)$ do modelo não linear é assintoticamente estável se e somente se $R_0 < 1$.

Quando $R_0 > 1$, passamos a ter o equilíbrio não trivial $x^* = w^* \phi(w^*) (\delta_1, \delta_2, \dots, \delta_k)$. Em [8], a estabilidade deste ponto de equilíbrio é estabelecida em função de

$$H = -R_0 \phi'(w^*) w^*,$$

que é positivo e uma função crescente de R_0 .

Mostra-se, então, que $x^* = w^* \phi(w^*) (\delta_1, \delta_2, \dots, \delta_k)$ é assintoticamente estável se $0 < H < 2$.

Analisamos a partir de agora como a presença de múltiplas escalas de movimentação afeta esta dinâmica estruturada em classes etárias descrita por este sistema não linear. Consideremos inicialmente o caso em que $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = \dots = \bar{N}_k = \bar{N}$, ou seja, todas as classes etárias possuem mesma escala de movimentação.

Temos, nesse caso, a dinâmica metapopulacional de múltiplas escalas de movimentação descrita por

$$X_{t+1} = [I_{kn} - B \otimes M_k]^{\bar{N}} F(X_t), \quad (3.25)$$

em que $F(X) = (f(x^1), f(x^2), \dots, f(x^n))$, $X_t = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^n)$ e x_t^j é o vetor densidade populacional no sítio j .

Já mostramos na Seção 3.1.1 que a análise de estabilidade do sistema (3.25) é feita através da observação dos autovalores das matrizes

$$(I_k - \theta_j M_k)^{\bar{N}} Df(x^*)$$

em que $Df(x^*)$ é a matriz jacobiana do modelo local calculada em x^* , um ponto de equilíbrio do sistema local, e θ_j , $j = 1, 2, \dots, n$, são os autovalores da matriz diagonalizável B .

Quando $X^* = (0, 0, \dots, 0)$ recaímos na análise do modelo linear, ou seja, $Df(x^*) = L$. Assim, $R_0 < 1$ é condição necessária e suficiente para a estabilidade do equilíbrio trivial homogêneo.

Quando o equilíbrio $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)$, onde $x^* = w^* \phi(w^*) (\delta_1, \delta_2, \dots, \delta_k)$, com $\phi(w^*) = \frac{1}{R_0}$ e $R_0 > 1$, temos

$$Df(x^*) = \begin{pmatrix} g_1 h'(w) & g_2 h'(w) & g_3 h'(w) & \dots & g_{k-1} h'(w) & g_k h'(w) \\ & p_1 & & & & \\ & & p_2 & & & \\ & & & p_3 & & \\ & & & & \ddots & \\ & & & & & p_{k-1} \end{pmatrix}$$

onde $h(w) = w\phi(w)$. Assim a matriz $(I_k - \theta_j M_k)^{\overline{N}}$ $Df(x^*)$ toma a forma da matriz de Leslie

$$\begin{pmatrix} g_1^j h'(w^*) & g_2^j h'(w^*) & g_3^j h'(w^*) & \dots & g_{k-1}^j h'(w^*) & g_k^j h'(w^*) \\ & p_1^j & & & & \\ & & p_2^j & & & \\ & & & p_3^j & & \\ & & & & \ddots & \\ & & & & & p_{k-1}^j \end{pmatrix} \quad (3.26)$$

onde

$$g_l^j = (1 - \theta_j \mu_1)^{\overline{N}} g_l, \quad l = 1, 2, \dots, k$$

e

$$p_l^j = (1 - \theta_j \mu_{l+1})^{\overline{N}} p_l, \quad l = 1, 2, \dots, k-1.$$

De maneira análoga ao modelo linear, com $g_l^j \cdot h'(w^*)$ no lugar de g_l^j e p_l^j no lugar de p_l , obtemos a equação característica para os autovalores σ das matrizes

(3.26)

$$h'(w^*) \sum_{l=1}^k \frac{\delta_l^j g_l^j}{\sigma^l} = 1, \quad j = 1, 2, \dots, n,$$

com

$$\delta_l^j = \delta_l \prod_{i=2}^l (1 - \theta_j \mu_i)^{\overline{N}}, \quad l = 1, 2, \dots, k-1.$$

Definindo

$$m_l^j = \frac{\delta_l^j g_l^j}{R_0}$$

e lembrando que $H = -R_0 \phi'(w^*) w^*$, a equação característica pode ser reescrita como

$$\sum_{l=1}^k \frac{m_l^j}{\sigma^l} = \frac{1}{1-H}, \quad j = 1, 2, \dots, n.$$

Observe que

$$|m_l^j| = \left| \frac{\delta_l^j g_l^j}{R_0} \right| = \left| (1 - \theta_j \mu_1)^{\overline{N}} \prod_{i=2}^l (1 - \theta_j \mu_i)^{\overline{N}} \right| \left| \frac{\delta_l g_l}{R_0} \right| \leq \left| \frac{\delta_l g_l}{R_0} \right| = m_l.$$

Vamos mostrar que o equilíbrio homogêneo não trivial $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)$, $x^* = w^* \phi(w^*) (\delta_1, \delta_2, \dots, \delta_k)$, é localmente assintoticamente estável se $0 < H < 2$.

Seja $e^{\alpha+i\beta}$ um autovalor de J para a j -ésima matriz. Então

$$\left| \sum_{l=1}^k m_l^j e^{-l\alpha - l\beta i} \right| = \left| \frac{1}{1-H} \right| > 1.$$

Mas

$$\left| \sum_{l=1}^k m_l^j e^{-l\alpha - l\beta i} \right| \leq \sum_{l=1}^k m_l e^{-l\alpha},$$

já que $|m_l^j| \leq m_l$. Assim,

$$\left| \sum_{l=1}^k m_l e^{-l\alpha} \right| > 1.$$

Relembrando que $\sum_{l=1}^k m_l = 1$, é necessário que $e^{-\alpha} > 1$ e então $|e^{\alpha+i\beta}| = |e^\alpha| < 1$, o que garante a estabilidade do equilíbrio não trivial.

Mostramos até aqui que a condição $0 < H < 2$ também é suficiente para que tenhamos a estabilidade do equilíbrio homogêneo não trivial no caso da presença de múltiplas escalas de movimentação com $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = \dots = \bar{N}_k$. Já mostramos no início do capítulo que as múltiplas escalas não podem estabilizar um sistema desacoplado instável. Assim, a região de estabilidade do equilíbrio homogêneo não trivial está contida na região de estabilidade do equilíbrio não trivial do sistema desacoplado.

Consideramos agora as k classes etárias divididas em dois grupos, G_1 e G_2 , com escalas de movimentação $\bar{N}_{G_1} = 2\bar{N}_{G_2}$. Vamos mostrar que $0 < H < 2$ também é uma condição suficiente para a estabilidade do equilíbrio homogêneo não trivial. O sistema, neste caso, é descrito por

$$X_{t+1} = [I_{kn} - B \otimes M_{G_2}]^{\bar{N}_{G_2}} [I_{kn} - B \otimes M_{G_1}]^{\bar{N}_{G_1} - \bar{N}_{G_2}} F(X_t). \quad (3.27)$$

Já mostramos na seção 3.1.2 que a análise de estabilidade do sistema (3.27) é feita através dos autovalores das matrizes

$$[I_k - \theta_j (M_{G_1} + M_{G_2}) + \theta_j^2 M_{G_2} M_{G_1}]^{\bar{N}_{G_2}} Df(x^*),$$

em que $Df(x^*)$ é a matriz jacobiana do modelo local calculada em x^* , um ponto de equilíbrio do sistema local, e θ_j , $j = 1, 2, \dots, n$, são os autovalores da matriz diagonalizável B .

A equação característica para esses autovalores também é dada por (3.18) só que, neste caso, temos

$$g_l^j = [1 - 2\theta_j \mu_1 + \theta_j^2 \mu_1^2]^{\bar{N}_{G_2}} g_l, \quad l = 1, 2, \dots, k$$

e

$$\delta_1^j = \delta_1 \quad \text{e} \quad \delta_l^j = \delta_l \prod_{i=2}^l \eta_i^j, \quad \text{com } \eta_i^j = \begin{cases} [1 - 2\theta_j \mu_i + \theta_j^2 \mu_i^2]^{\bar{N}_{G_2}}, & \text{se } i \leq l^* \\ [1 - \theta_j \mu_i]^{\bar{N}_2}, & \text{se } i > l^* \end{cases}.$$

Já mostramos que $1 - 2\theta_j\mu_l + \theta_j^2\mu_l^2 \leq 1$ para $l = 1, 2, \dots, k$ e $j = 1, 2, \dots, n$. Portanto,

$$|m_l^j| = \left| \frac{\delta_l^j g_l^j}{R_0} \right| \leq \left| \frac{\delta_l g_l}{R_0} \right| = m_l.$$

A conclusão da demonstração é análoga ao caso $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = \dots = \bar{N}_k$ já que também aqui temos $|m_l^j| \leq m_l$ para $j = 1, 2, \dots, n$.

Passamos então a considerar o caso particular em que a espécie em questão possa ter seu desenvolvimento descrito através da consideração de apenas duas classes etárias. O polinômio característico para este modelo não linear desacoplado é

$$p(\sigma) = \sigma^2 - m_1(1-H)\sigma - m_2(1-H).$$

Analisando quando os autovalores σ serão em módulo menores que 1 e sabendo que $m_1 + m_2 = 1$, obtemos que a região de estabilidade do ponto de equilíbrio não trivial para o caso de duas classes etárias, em função de m_1 e H é delimitada pelas curvas $H = 0$, $H = 1 + \frac{1}{(2m_1-1)}$ e $H = 1 + \frac{1}{1-m_1}$, com $0 \leq m_1 \leq 1$, o que pode ser observado na Figura 3.6.

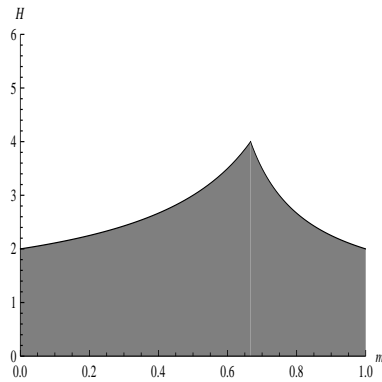


Figura 3.6: Região de estabilidade do sistema desacoplado com duas classes etárias em função dos parâmetros m_1 e H .

Passamos agora ao estudo do modelo com duas classes etárias considerando-se a estrutura espacial e a presença de múltiplas escalas de movimentação. Partindo da equação característica para os autovalores de $J(X^*)$, com X^* o equilíbrio homogêneo não trivial, dada por (3.18), obtemos o polinômio característico para o modelo com duas classes etárias com mesma escala de movimentação para ambas as espécies ($\bar{N}_1 = \bar{N}_2$)

$$p_j(\sigma) = \sigma^2 - (1 - H) \left[(1 - \theta_j \mu_1)^{\bar{N}} m_1 \sigma + (1 - \theta_j \mu_2)^{\bar{N}} (1 - \theta_j \mu_1)^{\bar{N}} (1 - m_1) \right]$$

e para o modelo com duas classes etárias com $\bar{N}_{G1} = 2\bar{N}_{G2}$ (ou $\bar{N}_1 = 2\bar{N}_2$, neste caso), temos o polinômio característico dado por

$$p_j(\sigma) = \sigma^2 - (1 - H) \left[\begin{array}{l} [1 - 2\theta_j \mu_1 + \theta_j^2 \mu_1^2]^{\bar{N}_2} m_1 \sigma + \\ + [1 - 2\theta_j \mu_1 + \theta_j^2 \mu_1^2]^{\bar{N}_2} [1 - \theta_j \mu_2]^{\bar{N}_2} (1 - m_1) \end{array} \right].$$

As condições $p(1) > 0$ e $(-1)^k p(-1) > 0$ são necessárias para que as raízes do polinômio estejam dentro do disco unitário no plano complexo. Quando uma dessas condições não é satisfeita e temos ao menos um autovalor maior que 1 em módulo, ou seja, a ocorrência de instabilidade difusiva (ver [14]). Portanto, $p(1) < 0$ ou $(-1)^k p(-1) < 0$ implica instabilidade difusiva.

Baseado nisso, obtemos as condições para ocorrência de instabilidade difusiva no modelo com duas classes etárias e mesma escala de movimentação ($\bar{N}_1 = \bar{N}_2$)

$$1 - (1 - H) \left[(1 - \theta_j \mu_1)^{\bar{N}} m_1 + (1 - \theta_j \mu_2)^{\bar{N}} (1 - \theta_j \mu_1)^{\bar{N}} (1 - m_1) \right] < 0 \quad (3.28)$$

ou

$$1 - (1 - H) \left[-(1 - \theta_j \mu_1)^{\bar{N}} m_1 + (1 - \theta_j \mu_2)^{\bar{N}} (1 - \theta_j \mu_1)^{\bar{N}} (1 - m_1) \right] < 0. \quad (3.29)$$

e para duas escalas distintas de movimentação sendo $\bar{N}_1 = 2\bar{N}_2$

$$1 - (1 - H) \left[\begin{array}{l} [1 - 2\theta_j \mu_1 + \theta_j^2 \mu_1^2]^{\bar{N}_2} m_1 + \\ + [1 - 2\theta_j \mu_1 + \theta_j^2 \mu_1^2]^{\bar{N}_2} [1 - \theta_j \mu_2]^{\bar{N}_2} (1 - m_1) \end{array} \right] < 0 \quad (3.30)$$

ou

$$1 - (1 - H) \begin{bmatrix} - [1 - 2\theta_j\mu_1 + \theta_j^2\mu_1^2]^{\bar{N}_2} m_1 + \\ + [1 - 2\theta_j\mu_1 + \theta_j^2\mu_1^2]^{\bar{N}_2} [1 - \theta_j\mu_2]^{\bar{N}_2} (1 - m_1) \end{bmatrix} < 0. \quad (3.31)$$

A partir dessas condições, foram plotadas regiões de instabilidade difusiva $\mu_1 \times \mu_2$ para valores de m_1 e H dentro da região de estabilidade dada na Figura 3.6. Essas regiões foram construídas para: $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = 1, 2, 3, 4, 5, 6$, em que eram plotados os pontos (μ_1, μ_2) para os quais (3.28) ou (3.29) era satisfeita, e $\bar{N}_1 = 2\bar{N}_2$, com $\bar{N}_2 = 1, 2, 3, 4, 5, 6$, em que eram plotados os pontos (μ_1, μ_2) para os quais (3.30) ou (3.31) era satisfeita. Para isso, foi utilizada a *matriz de conexão com os vizinhos mais próximos* (2.10).

Para os dois casos analisados, as maiores regiões de instabilidade induzidas pela migração ocorrem quando $H \approx 4$ e $m_1 \approx 2/3$, onde duas das curvas da fronteira da região de estabilidade se interceptam na Figura 3.6, assim como descrito em [8]. Para valores de H e m_1 próximos à fronteira dessa região, mas distantes da interseção das curvas que a definem, não ocorrem instabilidades quando \bar{N}_2 é par.

A Figura 3.7 mostra como a mudança no valor dos parâmetros das múltiplas escalas de movimentação $\bar{N}_1 = \bar{N}_2$ afeta as regiões de instabilidade difusiva. Pode-se observar que conforme os parâmetros \bar{N}_1 e \bar{N}_2 aumentam a instabilidade diminui e essa tendência ainda é percebida para $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = 5$ e 6. Além disso, para os valores de $\bar{N}_1 = \bar{N}_2$ pares, quando o parâmetro μ_1 é grande, ocorrem mais instabilidades para μ_2 próximo de 0,5 e não para μ_2 pequeno, como é observado quando $\bar{N}_1 = \bar{N}_2$ é ímpar. Assim, além de geralmente $\bar{N}_1 = \bar{N}_2$ par ter um efeito estabilizante, ele ainda modifica a assimetria como fator de geração de instabilidade causada pela migração.

A Figura 3.8 traz as regiões de instabilidade para o caso $\bar{N}_1 = 2\bar{N}_2$ também para valores de H e m_1 próximos à interseção das curvas que delimitam superiormente a região de estabilidade do modelo desacoplado (Figura 3.6). Tam-

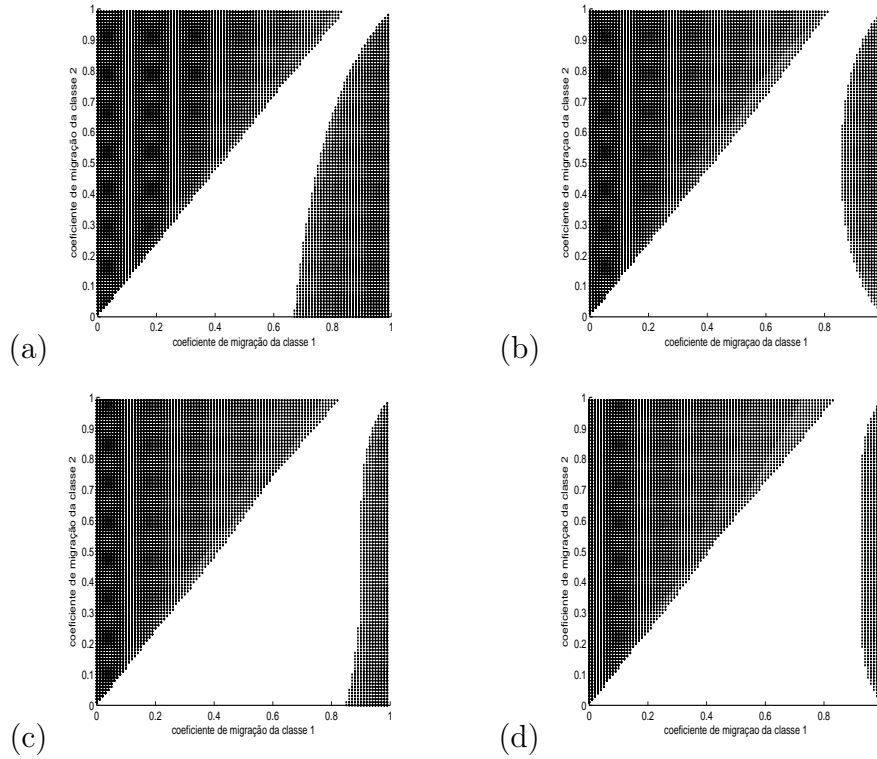


Figura 3.7: Regiões de instabilidade difusiva $\mu_1 \times \mu_2$ com $H = 3,99$ e $m_1 = 0,666$ para (a) $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = 1$, (b) $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = 2$, (c) $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = 3$ e (d) $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = 4$.

bém nesta situação podemos perceber que a consideração de múltiplas escalas de movimentação diminui a ocorrência de instabilidade difusiva. Nas situações em que tínhamos instabilidades para coeficientes de migração assimétricos no caso $\bar{N}_1 = \bar{N}_2$, aqui com $\bar{N}_1 = 2\bar{N}_2$ temos mais instabilidades ocorrendo quando os valores de μ_2 são grandes. Instabilidades associadas a altos coeficientes de migração da espécie lenta já vinham sendo observadas nas outras seções deste capítulo.

A Figura 3.9 traz regiões de estabilidade do modelo desacoplado juntamente com as regiões de instabilidade causadas pela movimentação. São fixados os coeficientes de migração μ_1 e μ_2 e deixados os parâmetros da dinâmica local m_1 e H para variarem livremente. Essas regiões foram plotadas para diferentes valores

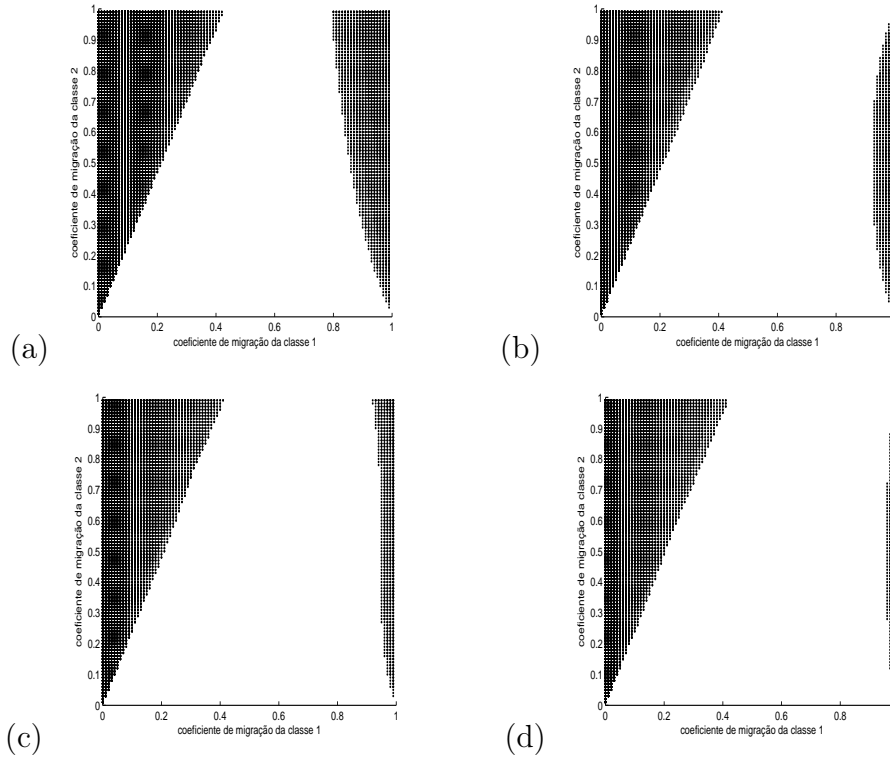


Figura 3.8: Regiões de instabilidade difusiva $\mu_1 \times \mu_2$ com $H = 3,99$ e $m_1 = 0,666$ para $\bar{N}_1 = 2\bar{N}_2$ em que (a) $\bar{N}_2 = 1$, (b) $\bar{N}_2 = 2$, (c) $\bar{N}_2 = 3$ e (d) $\bar{N}_2 = 4$.

dos parâmetros de múltiplas escalas com $\bar{N}_1 = \bar{N}_2$ e $\bar{N}_1 = 2\bar{N}_2$. Essa figura reforça o que já foi comentado anteriormente: as maiores instabilidades ocorrem quando m_1 e H estão próximos a interseção das curvas que definem a região de estabilidade do sistema desacoplado. De forma geral, o caso $\bar{N}_1 = \bar{N}_2$ (Figura 3.9(b)e(c)) apresenta mais instabilidades do que o caso $\bar{N}_1 = 2\bar{N}_2$ (Figura 3.9(d)). Conforme já comentado anteriormente, as maiores instabilidades são observadas para o modelo original (Figura 3.9(a)), tendo as múltiplas escalas de movimentação a característica de estabilizar a dinâmica.

Passamos agora a analisar o comportamento das soluções quando o ponto de equilíbrio homogêneo não trivial perde a estabilidade devido a conside-

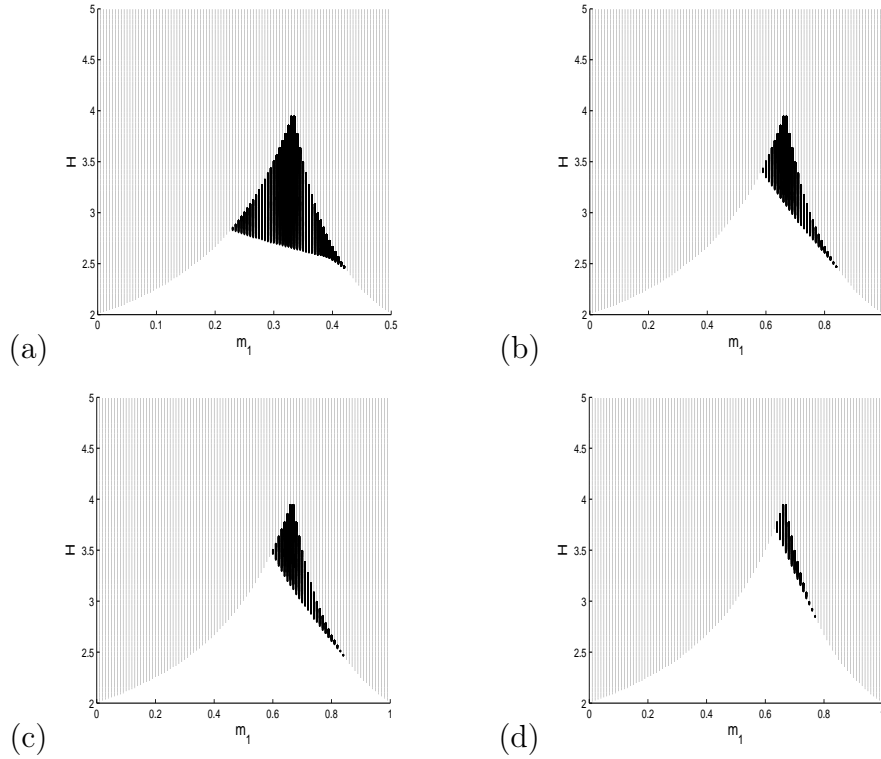


Figura 3.9: Regiões de estabilidade do modelo desacoplado (em branco) e regiões de instabilidade difusiva (em preto) do modelo não linear com duas classes etárias. Os coeficientes de migração foram fixados $\mu_1 = 0,15$ e $\mu_2 = 0,80$ e os parâmetros de múltiplas escalas são (a) $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = 1$ (modelo original), (b) $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = 2$, (c) $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = 3$ e (d) $\bar{N}_1 = 2\bar{N}_2$ com $\bar{N}_2 = 2$.

ração da estrutura espacial e das múltiplas escalas de movimentação. Para isso, são plotados diagramas de bifurcação para a densidade w em função do parâmetro H . Diagramas de bifurcação permitem observar o comportamento assintótico das soluções em relação a algum parâmetro, no caso aqui em relação ao parâmetro H . Para todas as simulações realizadas até agora, não precisamos especificar qual a função recrutamento ϕ escolhida, os resultados são válidos para qualquer função ϕ satisfazendo as hipóteses dadas em (3.21). Entretanto, para que os diagramas de bifurcação possam ser construídos, precisamos especificar a função ϕ . Inicialmente consideramos a função recrutamento Ricker (3.22) e $m_1 = 0,6$, valor em que temos

grande ocorrência de instabilidades causadas pela migração. Foram plotados os diagramas para vários valores do parâmetro de múltiplas escalas de movimentação e coeficientes de migração.

Paralelamente a cada diagrama de bifurcação construído, foi gerado também seu espectro de Lyapunov, que é um gráfico que apresenta o maior expoente de Lyapunov do sistema em função de um parâmetro, neste caso do parâmetro H . Lembramos que expoente de Lyapunov negativo indica soluções periódicas ou de equilíbrio, expoente de Lyapunov zero indica movimento quase periódico, enquanto expoente de Lyapunov positivo indica comportamento caótico.

Quando a função recrutamento utilizada é a de Ricker as regiões de instabilidade apresentam uma grande variedade de tipos de solução: equilíbrios não homogêneos, soluções periódicas, quase periódicas e caóticas.

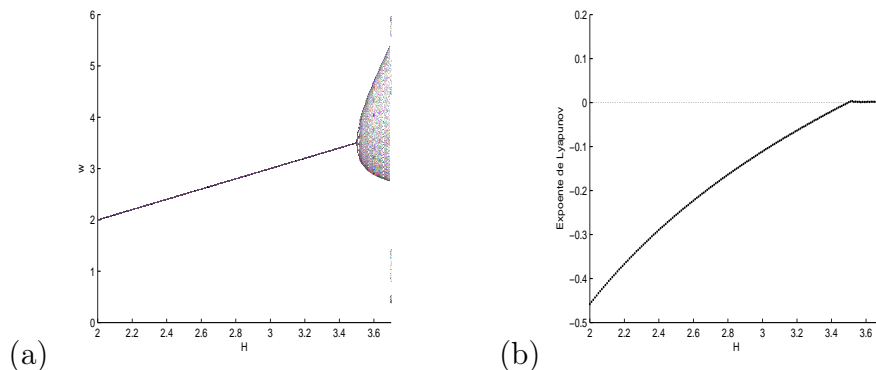


Figura 3.10: Gráficos do modelo desacoplado, com função recrutamento Ricker e $m_1 = 0, 6$: (a) diagrama de bifurcação e (b) espectro de Lyapunov em relação ao parâmetro H .

Na Figura 3.10(a)-(b) temos o diagrama de bifurcação para a densidade w e o espectro de Lyapunov, em função de H , para o modelo desacoplado. Podemos ver na Figura 3.10(a) a estabilidade do equilíbrio não trivial até $H = 3, 5$, quando os valores dos parâmetros atingem a fronteira da região de estabilidade do

sistema desacoplado (Figura 3.6) e observam-se soluções quase-periódicas. O espectro de Lyapunov correspondente (Figura 3.10(b)) apresenta maior expoente de Lyapunov negativo até $H = 3,5$ e, a partir deste valor, torna-se nulo caracterizando a convergência das soluções para o ciclo limite.

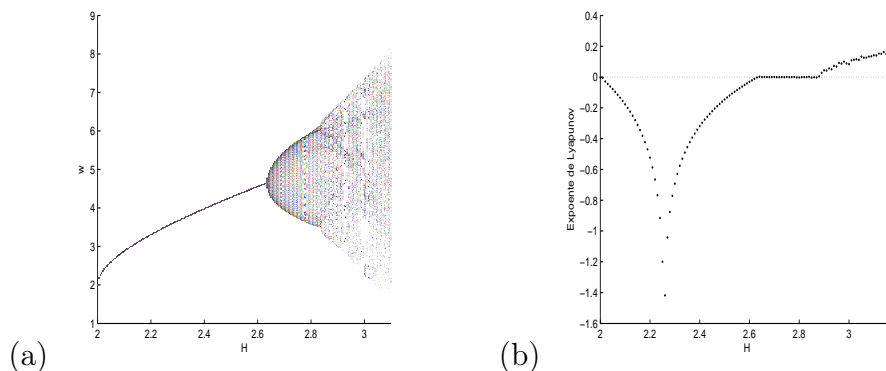


Figura 3.11: Gráficos do modelo acoplado para $\bar{N}_1 = 5$, $\bar{N}_2 = 5$, $\mu_1 = 1$ e $\mu_2 = 0$, com função recrutamento Ricker e $m_1 = 0,6$: (a) diagrama de bifurcação e (b) espectro de Lyapunov em relação ao parâmetro H .

Na Figura 3.11(a)-(b) temos o comportamento das densidades de w e dos maiores expoentes de Lyapunov para um dos 30 sítios, tendo as duas classes etárias mesmo parâmetro de múltiplas escalas $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = 5$. Pode-se notar que o equilíbrio homogêneo não trivial perde a estabilidade para um valor de H bem menor do que 3,5. A Figura 3.12 ilustra a ocorrência dessa bifurcação em que o equilíbrio homogêneo não trivial perde a estabilidade dando lugar a soluções quase-periódicas, construindo no plano de fase uma curva fechada (3.12(a)). Existem dois atratores que são estáveis em sítios alternados o que pode ser visto na Figura 3.12(b) que traz, no mesmo gráfico, as densidades de indivíduos da classe etária 2 em dois sítios vizinhos. Já no gráfico espaço-tempo em 3.12(c) podemos visualizar essa alternância entre os sítios. Analisando-se o espectro de Lyapunov mostrado na Figura 3.11(b) pode-se perceber que os expoentes de Lyapunov tornam-se positivos para valores grandes de H caracterizando comportamento caótico das soluções. As Figuras 3.13

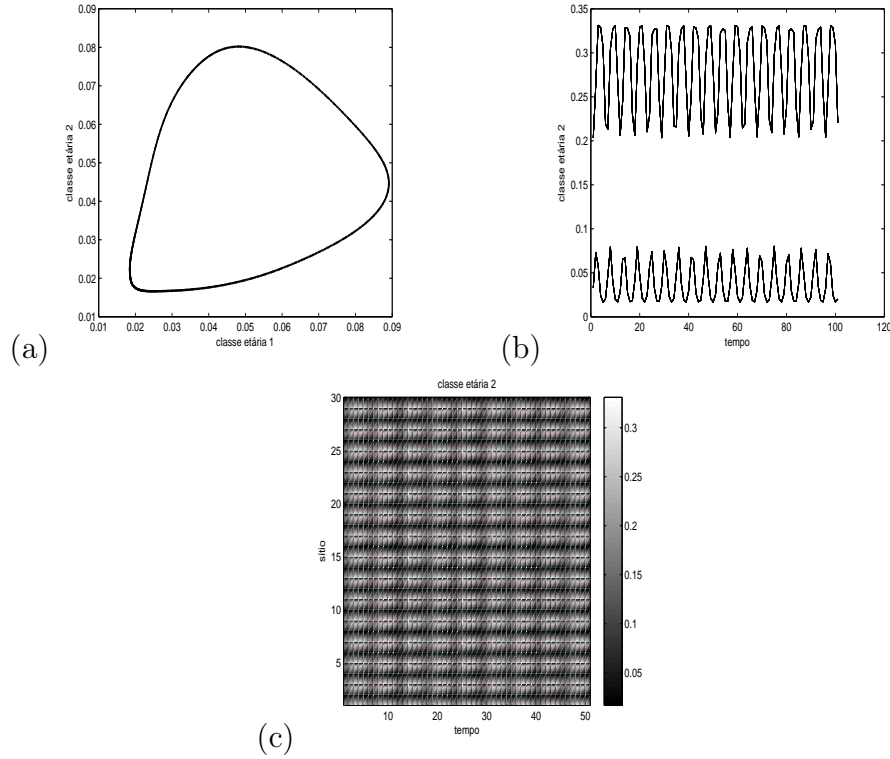


Figura 3.12: Gráficos para $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = 5$, $H = 2,75$, $\mu_1 = 1$ e $\mu_2 = 0$, com função recrutamento Ricker: (a) plano de fase; (b) densidade da classe etária 2 em dois sítios consecutivos; (c) gráfico espaço-tempo da classe etária 2.

e 3.14 trazem detalhes dessas soluções, mostrando como elas se comportam em relação ao tempo e ao espaço.

Finalmente, a Figura 3.15(a)-(b) apresenta o diagrama de bifurcação e espectro de Lyapunov para parâmetros de múltiplas escalas $\bar{N}_1 = 6$ e $\bar{N}_2 = 3$ e coeficientes de migração $\mu_1 = 0$ e $\mu_2 = 1$. Podemos observar na Figura 3.15(a) que já a partir de $H = 2$ o equilíbrio homogêneo não trivial é instável e temos a convergência das soluções para um ciclo de período 2. A Figura 3.16 ilustra a ocorrência dessas soluções periódicas mostrando seu comportamento no tempo e no espaço (3.16(a)) e a densidade da classe etária 1 em um sítio aleatório em função do tempo (3.16(b)). Voltando a analisar o diagrama de bifurcação na Figura 3.15(a)

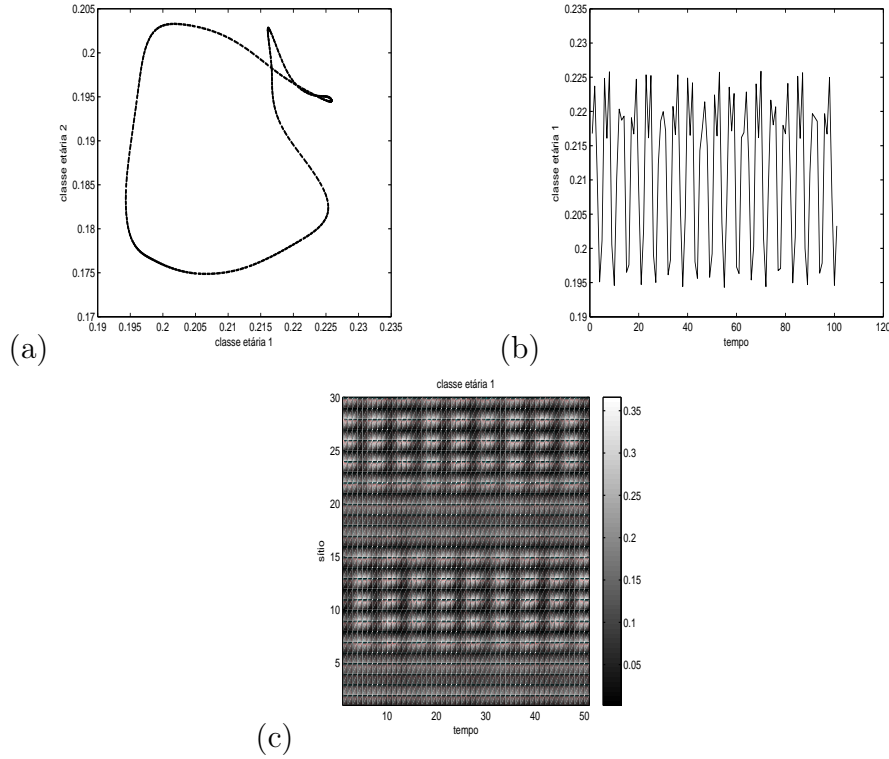


Figura 3.13: Gráficos para $\overline{N}_1 = \overline{N}_2 = 5$, $H = 3, 25$, $\mu_1 = 1$ e $\mu_2 = 0$, com função recrutamento Ricker: (a) plano de fase; (b) densidade da classe etária 1 em um sítio; (c) gráfico espaço-tempo da classe etária 1.

percebemos que o ciclo de período 2 perde a estabilidade dando origem a dois ciclos limites no plano de fase. Isso pode ser observado na Figura 3.17 que traz o plano de fase em um sítio qualquer (3.17(a)) e o gráfico espaço-tempo mostrando o padrão não estacionário da solução (3.17(b)). O espectro de Lyapunov na Figura 3.15(b), por sua vez, apresenta expoentes negativos enquanto a solução periódica é estável, nulos enquanto tem-se os dois ciclos no plano de fase e, finalmente, positivos indicando comportamento caótico para valores grande de H .

Outro tipo de solução que ainda pode ser observada através da consideração das múltiplas escalas de movimentação, com função recrutamento Ricker, foi o equilíbrio estável não homogêneo. Mais precisamente, identificamos dois equilíbrios

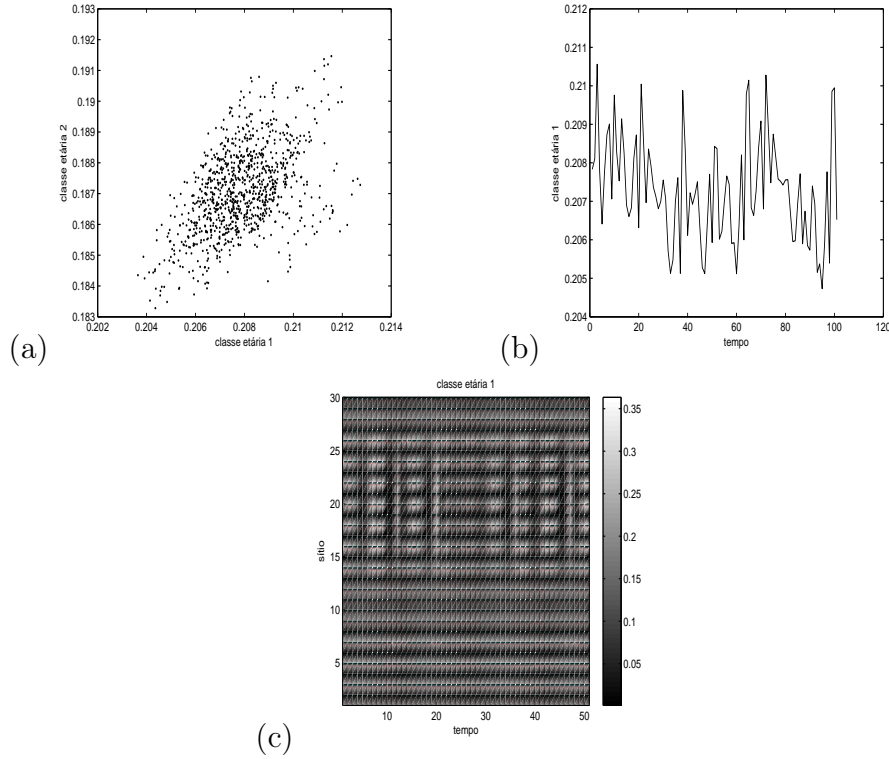


Figura 3.14: Gráficos para $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = 5$, $H = 3, 30$, $\mu_1 = 1$ e $\mu_2 = 0$, com função recrutamento Ricker: (a) plano de fase; (b) densidade da classe etária 1 em um sítio; (c) gráfico espaço-tempo da classe etária 1.

distintos alternando-se entre os sítios. Para H fixado, os dois equilíbrios são os mesmos para todos os valores de \bar{N}_1 e \bar{N}_2 para os quais este tipo de solução ocorre. A Figura 3.18 ilustra isso para o caso em que $\bar{N}_1 = 1$ e $\bar{N}_2 = 2$. Nenhum dos valores do equilíbrio coincide com o valor do equilíbrio não trivial homogêneo. Na Figura 3.18(a) temos o gráfico espaço-tempo e na Figura 3.18(b) foram plotadas as densidades de indivíduos da classe etária 2 de todos os sítios em um mesmo gráfico, sendo possível observar os dois equilíbrios distintos.

Passamos, então, a considerar uma função recrutamento ϕ do tipo Hassell [17]

$$\phi(x) = \frac{1}{(1 + \alpha x)^\beta}, \quad \alpha, \beta > 0, \quad (3.32)$$

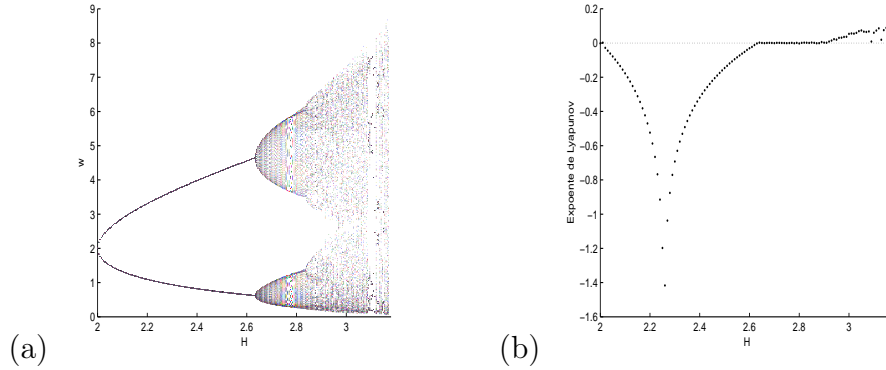


Figura 3.15: Gráficos do modelo acoplado para $\bar{N}_1 = 6$, $\bar{N}_2 = 3$, $\mu_1 = 0$ e $\mu_2 = 1$, com função recrutamento Ricker e $m_1 = 0,6$: (a) diagrama de bifurcação e (b) espectro de Lyapunov em relação ao parâmetro H .

que no caso particular em que $\beta = 1$ é conhecida como Beverton-Holt (3.23).

Lembrando que o parâmetro H foi definido como

$$H = -R_0 \phi'(w^*) w^*,$$

sendo ϕ dada em (3.32), temos

$$H = \beta - \frac{\beta}{R_0^{1/\beta}}.$$

Assim, H não assume valores maiores do que β . Para $H < 2$ já sabemos que o equilíbrio homogêneo não trivial é estável, então só faz sentido analisarmos o comportamento da dinâmica para valores de β maiores do que 2. Valores muito grandes de β ocasionaram problemas numéricos, assim optou-se por trabalhar com $\beta = 3$. Dessa forma, $H < 3$ e escolheu-se, então, fixar $m_1 = 0,2$ para a construção dos diagramas de bifurcação, para podermos observar a influência da movimentação no valor de bifurcação de H (ver Figura 3.6).

Ao contrário do recrutamento Ricker, poucos tipos de solução aparecem quando o equilíbrio homogêneo não trivial perde a estabilidade devido a migração.

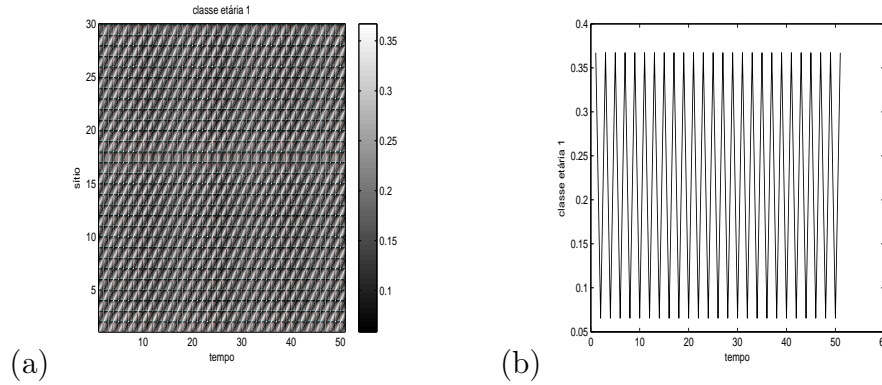


Figura 3.16: Gráficos para $\bar{N}_1 = 6$, $\bar{N}_2 = 3$, $H = 2, 5$, $\mu_1 = 0$ e $\mu_2 = 1$, com função recrutamento Ricker: (a) plano de fase; (b) densidade da classe etária 1 em um sítio; (c) gráfico espaço-tempo da classe etária 1.

Foram observados apenas equilíbrios não homogêneos e soluções periódicas com período 2. Foram realizadas simulações também para $m_1 = 0, 3$, mas as possibilidades de comportamentos na região de instabilidade se mantiveram.

A Figura 3.19(a) traz o diagrama de bifurcação para a densidade w , em função de H , para o modelo desacoplado com recrutamento Hassell. O equilíbrio não trivial permanece estável até $H = 2, 25$, correspondente ao valor de H na fronteira quando $m_1 = 0, 2$. A partir deste valor temos soluções quase periódicas.

Na Figura 3.19(b) temos o comportamento das densidades de w para um dos 30 sítios, tendo as duas classes etárias diferentes valores do parâmetro de múltiplas escalas: $\bar{N}_1 = 3$ e $\bar{N}_2 = 5$. Temos já a partir de $H = 2$ o equilíbrio não trivial instável e a estabilidade de soluções periódicas de período 2. A Figura 3.20 ilustra essas soluções periódicas através das densidades da classe etária 1, em função do tempo, em um certo sítio (3.20(b)) e do gráfico espaço-tempo (3.20(a)) que mostra que essas solução periódicas não estão sincronizadas entre os sítios.

Para a função recrutamento Hassell, outra possibilidade de comportamento das soluções nas regiões de instabilidade difusiva são a alternância entre os

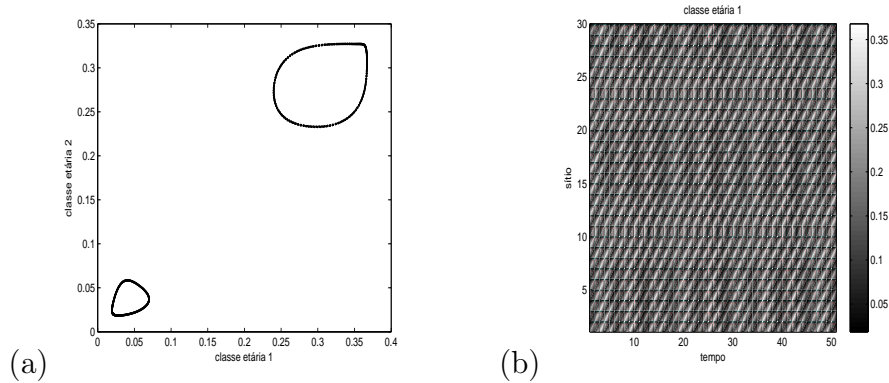


Figura 3.17: Gráficos para $\bar{N}_1 = 6$, $\bar{N}_2 = 3$, $H = 2,75$, $\mu_1 = 0$ e $\mu_2 = 1$, com função recrutamento Ricker: (a) plano de fase; (b) densidade da classe etária 1 em um sítio; (c) gráfico espaço-tempo da classe etária 1.

sítios de dois equilíbrios distintos. O diagrama de bifurcação observado na Figura 3.19(c), para $\bar{N}_1 = \bar{N}_2 = 3$, corresponde a esse tipo de situação. Como o diagrama de bifurcação traz a densidade de w em apenas um sítio, não conseguimos observar claramente a presença dos dois equilíbrios distintos, pois a solução converge para um ou para outro desses valores. Já na Figura 3.21(b) foram plotadas as densidades de indivíduos da classe etária 1 de todos os sítios em um mesmo gráfico, sendo possível observar os dois equilíbrios distintos. A Figura 3.21(a) traz o gráfico espaço-tempo correspondente, mostrando essa alternância de valores entre sítios vizinhos.

3.3 Conclusões

Em grande parte dos trabalhos que modelam dinâmicas populacionais supõem-se que episódios de reprodução e migração ocorrem uma quantidade igual de vezes em um determinado intervalo de tempo. Neste capítulo, propomos um modelo que considera diferentes escalas de tempo para a movimentação e a dinâmica dos indivíduos e investigamos como essa presença das múltiplas escalas de movimentação afeta as dinâmicas populacionais.

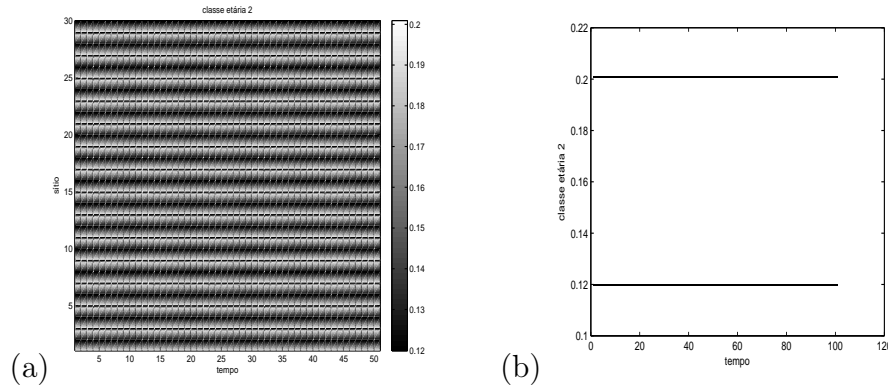


Figura 3.18: Gráficos para $\bar{N}_1 = 1$, $\bar{N}_2 = 2$, $H = 2, 8$, $\mu_1 = 0, 85$ e $\mu_2 = 0, 10$, com função recrutamento Ricker: (a) gráfico espaço-tempo da classe etária 2; (b) densidades da classe etária 2 em todos os sítios.

Abordamos dois casos particulares: todas as espécies com mesma escala de movimentação e as espécies divididas em dois grupos em que, a cada geração padrão, o primeiro grupo migra o dobro de vezes que o segundo. Em ambos os casos mostramos que as múltiplas escalas de movimentação não estabilizam uma dinâmica localmente instável, da mesma forma que para o modelo metapopulacional tradicional. Obtivemos também, para cada um desses casos, uma matriz diagonal em blocos com os mesmos autovalores da matriz jacobiana, facilitando a análise de estabilidade de equilíbrios homogêneos, principalmente para quantidades grandes de sítios e espécies.

Quando além das espécies terem mesma escala de movimentação, elas têm mesmo coeficiente de migração, mostramos que é a dinâmica local que determinará o comportamento da metapopulação. O mesmo se aplica a metapopulações com uma única espécie e várias etapas de movimentação a cada geração, indo ao encontro das conclusões de Rohani et al. [30].

Passamos, então, a analisar alguns modelos específicos. Investigamos o efeito das múltiplas escalas em um modelo presa-predador [25] e num sistema

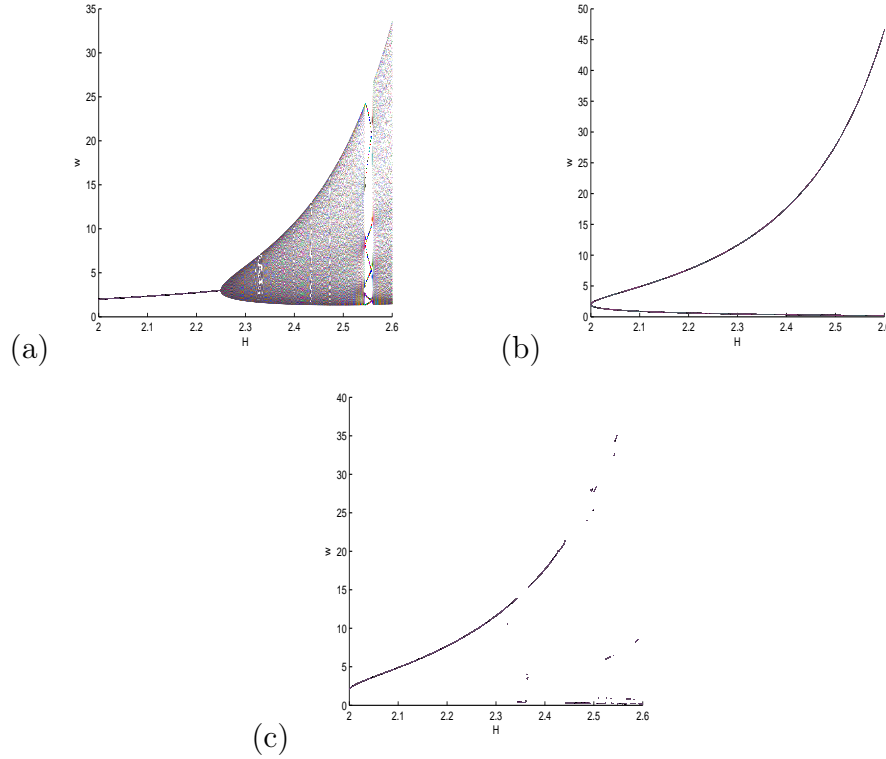


Figura 3.19: Diagramas de bifurcação em relação ao parâmetro H com função recrutamento Hassell: (a) sistema desacoplado; (b) sistema acoplado com $\bar{N}_1 = 3$, $\bar{N}_2 = 5$, $\mu_1 = 0$ e $\mu_2 = 1$; (c) sistema acoplado com $\bar{N}_1 = 3$, $\bar{N}_2 = 3$, $\mu_1 = 1$ e $\mu_2 = 0$.

com três variáveis de estado que correspondem a três etapas de desenvolvimento de um besouro [11]. Em ambos os casos a consideração das múltiplas escalas de movimentação diminuiu a ocorrência de instabilidade provocadas pela migração.

Passamos, então, a considerar uma metapopulação com uma única espécie estruturada em classes etárias [8], em que os indivíduos dessas diferentes classes podem ter diferentes escalas de movimentação. Foram analisados um modelo linear e um não linear e como as múltiplas escalas afetavam o comportamento desta metapopulação. Para o modelo linear provamos que a dinâmica local determina o comportamento do modelo metapopulacional com múltiplas escalas de movimentação quando as espécies possuem mesma escala ou dividem-se em dois grupos conforme

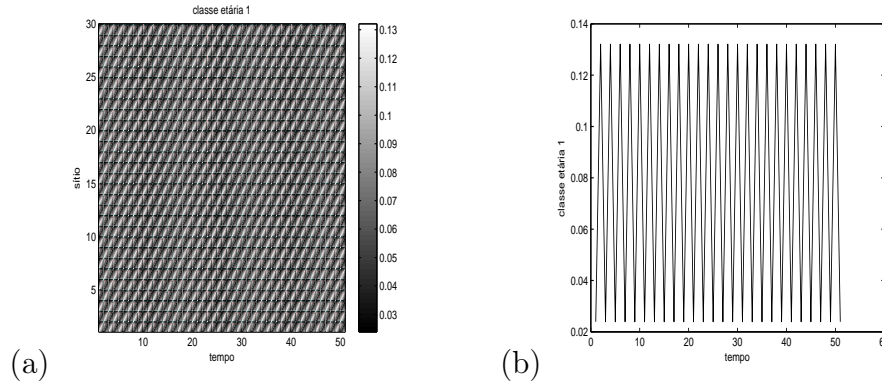


Figura 3.20: Gráficos para $\bar{N}_1 = 3$, $\bar{N}_2 = 5$, $H = 2, 1$, $\mu_1 = 0$ e $\mu_2 = 1$, com função recrutamento Hassell: (a) gráfico espaço-tempo da classe etária 1; (b) densidade da classe etária 1 em um sítio.

descrito acima. Para o modelo não linear obteve-se uma condição suficiente para a estabilidade da metapopulação com múltiplas escalas de movimentação. Através de simulações numéricas, também concluiu-se aqui que a consideração de múltiplas escalas de movimentação diminui a ocorrência de instabilidades difusivas. Além disso, analisou-se o comportamento qualitativo das soluções nas regiões de instabilidades difusivas. A função recrutamento que caracteriza a não linearidade do modelo interfere nessas possibilidades de soluções quando o equilíbrio homogêneo não trivial é instável.

O que se pode concluir de forma geral é que a consideração de múltiplas escalas de movimentação diminui a ocorrência de instabilidades difusivas, tornando o modelo mais estável. Além disso, obtivemos indícios de que parâmetros de múltiplas escalas de movimentação pares também tem relação com a diminuição das ocorrências de instabilidades.

Ao longo desse trabalho, dois problemas distintos foram abordados: múltiplas escalas de reprodução no Capítulo 2 e múltiplas escalas de movimentação aqui no Capítulo 3. Ambos tinham em comum a análise do efeito de múltiplas escalas em dinâmicas populacionais. Os resultados mostraram que, de forma geral,

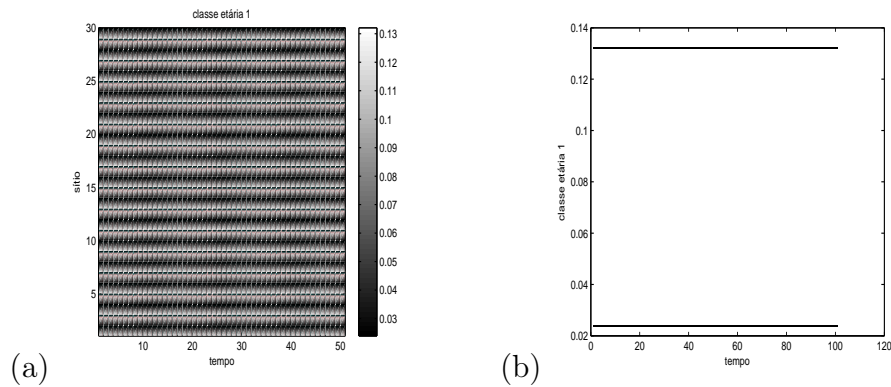


Figura 3.21: Gráficos para $\bar{N}_1 = 3$, $\bar{N}_2 = 3$, $H = 2, 1$, $\mu_1 = 1$ e $\mu_2 = 0$, com função recrutamento Hassell: (a) gráfico espaço-tempo da classe etária 1; (b) densidades da classe etária 1 em todos os sítios.

a consideração de escalas distintas de tempo pode alterar bastante as previsões dos modelos. Em particular, as diferentes escalas tornaram as dinâmicas menos suscetíveis a instabilidades causadas pela migração.

Referências Bibliográficas

- [1] Abbott, K. C. (2011). A dispersal-induced paradox: synchrony and stability in stochastic metapopulations. *Ecology Letters*, 14: 1158-1169.
- [2] Alligood, K. T.; Sauer, T. D.; Yorke, J. A. (1997). *Chaos: An Introduction to Dynamical Systems*. New York: Springer.
- [3] Andrade, C. L. (2010). Múltiplas escalas em interações presa-predador. Programa de Pós-Graduação em Matemática - UFSM, dissertação de mestrado.
- [4] Auger, P.; Poggiale, J. C. (1995). Emerging Properties in Population Dynamics with Different Time Scales. *J. Biol. Syst.* 03: 591.
- [5] Auger, P.; Poggiale, J. C.; Sánchez, E. (2012). A review on spatial aggregation methods involving several time scales. *Ecological Complexity* 10: 12-25.
- [6] Baurmann, M.; Gross, T.; Feudel, U. (2007). Instabilities in spatially extended predator-prey systems: Spatio-temporal patterns in the neighborhood of Turing-Hopf bifurcations. *Journal of Theoretical Biology* 245: 220-229.
- [7] Butler, T.; Goldenfels, N. (2011). Fluctuation-driven Turing patterns. *Physical Review E* 84: 011112.
- [8] Castro, M. L.; Silva, J. A. L.; Justo, D. A. R. (2006). Stability in an age-structured metapopulation model. *J. Math. Biol.* 52: 183-208.
- [9] Comins, H. N.; Hassell, M. P. (1996). Persistence of Multispecies Host-Parasitoid in Spatially Distributed Models with Local Dispersal. *J. theor. Biol.* 183: 19-28.
- [10] Cortez, M.H.; Ellner, S. P. (2010). Understanding Rapid Evolution in Predator-Prey Interactions Using the Theory of Fast-Slow Dynamical Systems. *The American Naturalist* 176: E109-E127.

- [11] Dennis, B.; Desharnais, R. A.; Cushing, J. M.; Constantino, R. F. (1995). Nonlinear demographic dynamics: mathematical models, statistical methods, and biological experiments. *Ecological Monographs* 65 (3): 261-281.
- [12] Doebeli, M.; Ruxton, G. D. (1998). Stabilization through spatial pattern formation in metapopulations with long-range dispersal. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 1325-1332.
- [13] Earn, D. D.; Levin, S. A.; Rohani, P. (2000). Coherence and Conservation. *Science* 290: 1360-1364.
- [14] Edelstein-Keshet, L. (1988). *Mathematical Models in Biology*. New York: McGraw-Hill.
- [15] Genieys, S.; Volpert, V.; Auger, P. (2006). Pattern and Waves for a Model in Population Dynamics with Nonlocal Consumption of Resources. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena* 1: 65-82.
- [16] Gonzalez, A.; Lawton, J. H.; Gilbert, F. S.; Blackburn, T. M.; Evans-Freke, I. (1998). Metapopulation Dynamics, Abundance, and Distribution in a Microecosystem. *Science* 281: 2045-2047.
- [17] Hassell, M. P. (1975). Density-Dependence in Single-Species Populations. *Journal of Animal Ecology* 44: 283-295.
- [18] Huang, Y., Diekmann, O. (2003). Interspecific Influence on Mobility and Turing Instability. *Bulletin of Mathematical Biology* 65: 143-156.
- [19] Kindlmann, P., Dixon, A. F. G. (1999). Generation Time Ratios - Determinants of Prey Abundance in Insect Predator-Prey Interactions. *Biological Control* 16: 133-138.
- [20] Kindlmann, P., Yasuda, H.; Kajita, Y.; Dixon, A. F. G. (2005). Field Test of the Effectiveness of Ladybirds in Controlling Aphids. *International*

Symposium on Biological Control of Arthropods, Davos, Switzerland : 441 - 447.

- [21] Lancaster, P., Timenetsky, M. (1995). *The Theory of Matrices*. San Diego: Academic Press.
- [22] Murdoch, W. W.; Briggs, C. J.; Nisbet, R. M. (2003). *Consumer-resource dynamics*. Monographs in Population Biology 36. Princeton: Princeton University Press.
- [23] Murdoch, W. W.; Briggs, C. J.; Swarbrick, S. (2005). Host suppression and stability in a parasitoid-host system: experimental demonstration. *Science* 309: 610-613.
- [24] Murray, J. D. (2003). *Mathematical Biology II: Spatial models and biomedical applications*. 3rd ed. New York: Springer - Verlag. Science.
- [25] Neubert, M. G.; Kot, M. (1992). The Subcritical Collapse of Predator Population in Discrete-Time Predator-Prey Models. *Mathematical Biosciences* 110: 45-66.
- [26] Pachevsky, E.; Nisbet, R. M.; Murdoch, W. W. (2008). Between discrete and continuous: consumer-resource dynamics with synchronized reproduction. *Ecology* 89: 280-288.
- [27] Petrovskii, S. V.; Malchow, H. (2001). Wave of Chaos: New Mechanism of Pattern Formation in Spatio-temporal Population Dynamics. *Theoretical Population Biology* 59: 157-174.
- [28] Rodrigues, L. A. D.; Mistro, D. C.; Andrade, C. L. (2010). Sistema Presa-Predador com Duas Escalas de Crescimento: Presa Rápida x Predador Lento. *Biomatemática* 20: 69-78.

- [29] Rodrigues, L. A. D.; Mistro, D. C.; Petrovskii, S. (2011). Pattern Formation, Long-Term Transients, and the Turing-Hopf Bifurcation in a Space- and Time-Discrete Predator-Prey System. *Bulletin of Mathematical Biology* 73: 1812-1840.
- [30] Rohani, P.; May, R. M.; Hassell, M. P. (1996). Metapopulations and Equilibrium Stability: The Effects of Spatial Structure. *J. theor. Biol.* 181: 97-109.
- [31] Rohani, P.; Ruxton, G. D. (1999). Dispersal-Induced Instabilities in Host-Parasitoid Metapopulations. *Theoretical Population Biology* 55: 23-36.
- [32] Ruxton, G. D. (1996). Density-dependent migration and stability in a system of linked populations. *Bulletin of Mathematical Biology* 58: 643-660.
- [33] Ruxton, G. D.; Rohani, P. (1998). Fitness-dependent dispersal in metapopulations and its consequences for persistence and synchrony. *Journal of Animal Ecology* 67: 530-539.
- [34] Silva, J. A. L.; Castro, M. L.; Justo, D. A. R. (2001). Stability in a Metapopulation Model with Density-dependent Dispersal. *Bull. Math. Biol.* 63, 485-506.
- [35] Sánchez, E.; Auger, P.; Poggiale, J. C. (2011). Two-time scale in spatially structured models of population dynamics: A semigroup approach. *J. Math. Anal. Appl.* 375: 149-165.
- [36] Shigesada, N. (1984). Spatial Distribution of Rapidly Dispersing Animals in Heterogeneous Environments. *Lecture Notes in Biomathematics* 54: *Mathematical Ecology*: 478-491.
- [37] Turing, A. M. (1952). The Chemical Basis of Morphogenesis. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* 237B: 37-72.

- [38] Wang, W.; Liu, Q. X.; Jin, Z. (2007). Spatiotemporal complexity of a ratio-dependent predator-prey system. *Physical Review E* 75: 051913.
- [39] Wang, W.; Zhang, L.; Wang, H.; Li, Z. (2010). Pattern formation of a predator-prey system with Ivlev-type functional response. *Ecological Modelling* 221: 131-140.
- [40] Yakubu, A. A.; Castillo-Chaves, C. (2002). Interplay between Local Dynamics and Dispersal in Discrete-time Metapopulation Models. *J. Theor. Biol.* 218: 273-288.