

Análise de um Modelo Metapopulacional com Estrutura Etária

Flávia T. Giordani,

Jacques A. L. da Silva,

Depto de Matemática Pura e Aplicada, PPGMAp, UFRGS,

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

E-mail: ftgiordani@gmail.com, jaqx@mat.ufrgs.br

1 Introdução

Em várias espécies naturais a estrutura etária é um fator importante. Mecanismos como reprodução, sobrevivência e movimentos estão fortemente correlacionados com a idade (Hastings [10] e De Castro et al. [3]). Desde Leslie, 1945, modelos discretos no tempo com estruturas etárias são investigados. Em Cushing [1], Levin e Goodyear [11], Silva e Hallam [17], Wilkan e Mjølhas [18] encontramos investigações sobre questões fundamentais como estabilidade, bifurcações e oscilações.

A migração entre os indivíduos também desempenha um importante papel na dinâmica de uma população. Isso pode ser visto no crescente interesse em estudos de modelos metapopulacionais. Estes modelos consistem de modelos discretos com a população dividida em sítios isolados onde ocorre a reprodução e sobrevivência da espécie. Movimentos migratórios fazem a conexão entre os sítios. Hassel [8], Hanski e Zhang [7] argumentaram que taxas suficientemente altas de migração podem resultar na persistência da população. Doebeli [2], Hastings [10], Lloyd [12], Silva et al. [14] mostraram que a migração possui um efeito estabilizador no sentido que pode simplificar uma órbita caótica transformando-a em uma órbita periódica simples. Giordani e Silva [5] mostraram que a migração dependente da densidade reduz a possibilidade de extinguir a comunidade total.

Neste trabalho nós consideramos um modelo metapopulacional de uma única espécie com estrutura etária submetidos à migração dependente da densidade. Em Ylikarjula et al. [19] e Matthysen [13] encontramos evidências que ocorre dispersão dependente da densidade em

várias espécies. Hastings [9] iniciou os estudos de modelos que incorporam estrutura etária e espacial propondo um modelo com duas classes etárias e analisou os efeitos de movimentos migratórios com taxas de migração específica para cada classe e uma rede de dois sítios. Ele observou que a migração dependente somente da idade afeta em grande parte a dinâmica da metapopulação apresentando instabilidades em intervalos de parâmetros onde tal comportamento não ocorreria no sistema desacoplado. Estes resultados foram estendidos por [3].

Inicialmente apresentamos a descrição do modelo e a seguir os resultados analíticos obtidos. Estes resultados estendem o trabalho de De Castro et al. [3] no sentido que consideramos a migração dependente da classe etária e da densidade da classe etária e investigam a possibilidade da migração gerar instabilidade de Turing.

2 O Modelo

O modelo metapopulacional consiste de n sítios ou “patches” (fragmentos de habitat) enumerados por $1, \dots, n$ e conectados por movimentos migratórios. Em cada um destes sítios existe uma espécie com estrutura etária e recursos necessários para a sua reprodução e sobrevivência. A dinâmica local (reprodução e sobrevivência) é dada por

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

com \mathbf{f} de classe C^1 , e $\mathbf{x}_j^t = (x_{1j}^t, x_{2j}^t, \dots, x_{kj}^t) \in \mathbb{R}^k$ representa a densidade populacional das k classes etárias no sítio j , x_{ij}^t é a densidade de indivíduos da classe etária i no sítio j no tempo t .

Após o processo de dinâmica local ocorre o processo de migração, isto é, uma fração $\mu_i(\mathbf{x}_j)$ de indivíduos da classe etária i deixa o dado sítios e migra para os outros sítios. Assim, a dinâmica metapopulacional é dada por

$$\mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t) - M(\mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t))\mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t) + \sum_{i=1}^n c_{ji}M(\mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t))\mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t), \quad (2)$$

para todo $j = 1, 2, \dots, n$, onde $M(\mathbf{x}_i) = \text{diag}(\mu_1(\mathbf{x}_j), \dots, \mu_k(\mathbf{x}_j))$ matriz das frações migratórias de cada espécie, c_{ji} é a quantidade (proporção) de indivíduos que migra do sítio i para o sítio j . Segue que $0 \leq c_{ji} \leq 1$, $\forall j$, $i = 1, 2, \dots, n$ e $c_{ii} = 0$. Claramente, considerando todos os indivíduos que migram a partir do sítio i , teremos que $\sum_{j=1}^n c_{ji} = 1$, $\forall i = 1, 2, \dots, n$, (conservação). Além disso, para que o sistema (2) possua um equilíbrio homogêneo não trivial devemos ter $\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1$ (ver [15]).

Definimos agora $\Phi : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k$ como $\Phi(\mathbf{x}_i) = M(\mathbf{x}_i)\mathbf{x}_i$ e $B = I - C$. Segue portanto que a dinâmica da metapopulação pode ser descrita pelo sistema autônomo,

$$\mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t) - \sum_{i=1}^n b_{ji}\Phi(\mathbf{x}_i^t), \quad \forall j = 1, 2, \dots, n. \quad (3)$$

Seja $\bar{\mathbf{x}} = (\bar{x}_1, \bar{x}_2, \dots, \bar{x}_k) \in \mathbb{R}^k$ o ponto de equilíbrio da dinâmica local. Desde que $\sum_{i=1}^n b_{ji} = 0$ então existe um equilíbrio homogêneo não trivial do sistema dado por $\bar{\mathbf{X}} = (\bar{\mathbf{x}}, \dots, \bar{\mathbf{x}}) \in \mathbb{R}^{k \times n}$.

Inicialmente apresentamos a dinâmica local citada. O modelo local é composto pelos processos básicos de reprodução e sobrevivência. A sobrevivência consiste na passagem de um indivíduo para a próxima classe etária, e caracteriza-se pela probabilidade de sobrevivência p_i , $0 \leq p_i \leq 1$ para $i = 1, 2, \dots, k$. Esta probabilidade em várias espécies naturais pode depender de vários fatores. Por simplicidade consideramos todos constantes. Assim,

$$x_{i+1,j}^{t+1} = p_i x_{i,j}^t, \quad i = 1, \dots, k-1, \quad (4)$$

onde $x_{i,j}^t$ representa o número de fêmeas da classe etária i no sítio j no tempo t . O processo de reprodução é dado por

$$x_{1,j}^{t+1} = \sum_{i=1}^k g_i x_{i,j}^t, \quad (5)$$

para cada sítio j , onde g_i são constantes e representam a taxa de fertilidade dos indivíduos

na classe etária i , $i = 1, \dots, k$. Logo, o modelo local pode ser reescrito na forma matricial $\mathbf{x}_{t+1} = L\mathbf{x}_t$, onde $\mathbf{x}_t = (x_{1j}^t, \dots, x_{kj}^t)$ e

$$L = \begin{bmatrix} g_1 & g_2 & \cdots & g_k \\ p_1 & & & \\ & & \ddots & \\ & & & p_{k-1} \end{bmatrix} \text{ é a conhecida matriz}$$

de Leslie. Em [3] e [17] encontramos estudos envolvendo esta dinâmica local.

Seja l_i a probabilidade de um indivíduo nascido alcançar a classe etária i ,

$$l_i = \prod_{j=1}^{i-1} p_j \quad i = 1, \dots, k.$$

Obviamente que $l_1 = 1$, pois representa a probabilidade de um indivíduo nascido alcançar a classe etária i . O número reprodutivo básico da população é dado por $R_0 = \sum_{i=1}^k g_i l_i$.

Neste trabalho, além destas k classes etárias, consideramos a existência de uma classe inferior w que somente gera indivíduos. Dependendo da espécie que estamos considerando, esta classe pode ser entendida como a classe das larvas ou dos ovos. Esta separação é incorporada no modelo pois o crescimento neste período é diferente. O número de indivíduos nesta classe é dado por

$$w_t = \sum_{i=1}^k g_i x_i^t. \quad (6)$$

Supomos que há competição entre os indivíduos neste estágio, ou seja, a taxa de sobrevivência neste período é dependente da densidade e será representada por uma função g . Assim, a quantidade de indivíduos no estágio 1 no tempo t é dada por

$$x_1^{t+1} = g(w_t)w_t = g(w_t) \sum_{i=1}^k g_i x_i^t. \quad (7)$$

Isso significa que a competição no estágio inferior reduziu o número de indivíduos na classe 1 de w_t para $w_t g(w_t)$. Este processo é conhecido por recrutamento, e é caracterizado pela função g que satisfaz as seguintes propriedades (i) $g(0) = 1$; (ii) $\lim_{x \rightarrow \infty} g(x) = 0$; (iii) $g'(x) < 0$ e (iv) $\left(\frac{-xg'(x)}{g(x)} \right)' > 0$.

A dinâmica local não linear então é dada pelo modelo estruturado por classes etárias com re-

crutamento dependente da densidade,

$$\begin{aligned} x_1^{t+1} &= w_t g(w_t) \\ x_i^{t+1} &= p_{i-1} x_{i-1}^t, \quad i = 2, \dots, k, \end{aligned} \quad (8)$$

e este é o modelo local para cada sítio j que abordaremos neste trabalho. Este sistema (8) possui dois pontos de equilíbrio que são facilmente calculados (ver Silva Hallan [16]). O ponto de equilíbrio trivial com $\bar{w} = 0$ e $\bar{\mathbf{x}} = (0, 0, \dots, 0)^T$ e um ponto de equilíbrio não trivial dado por $\bar{\mathbf{x}} = \bar{w} g(\bar{w})(l_1, \dots, l_k)^T$ com $g(\bar{w}) = \frac{1}{R_0}$. Das propriedades da função g segue que $g(x) \leq 1$, logo temos que $\frac{1}{R_0} \leq 1$ e então $R_0 \geq 1$. Se $R_0 = 1$ então $g(\bar{w}) = 1 \Rightarrow \bar{w} = 0$. Portanto, a condição para a existência de um equilíbrio homogêneo não trivial é $R_0 > 1$.

O sistema linear associado ao sistema acoplado não linear (2) foi obtido em [6] e é dado por

$$Y_{t+1} = \bigoplus_{j=1}^n [I - \lambda_j D\Phi(\bar{\mathbf{x}})] D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}) Y_t, \quad (9)$$

onde $Y_t = (\mathbf{y}_1^t, \mathbf{y}_2^t, \dots, \mathbf{y}_k^t) \in \mathbb{R}^{k \times n}$, $\mathbf{y}_j^t = (y_{1j}^t, y_{2j}^t, \dots, y_{kj}^t) \in \mathbb{R}^k$ e λ_j são os autovalores da matriz B . Supomos que cada função de migração da estrutura etária i depende somente da densidade da estrutura etária i em questão. Com esta hipótese a matriz $D\Phi$ é uma matriz diagonal ($D\Phi(\bar{\mathbf{x}}) = \text{diag}(\frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}}), \dots, \frac{\partial \Phi_k}{\partial x_k}(\bar{\mathbf{x}}))$). Assim, cada j -ésimo bloco do modelo linearizado associado ao não linear é dado por $(I - \lambda_j D\Phi(\bar{\mathbf{x}})) D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}) =$

$$= \begin{bmatrix} 1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_2}{\partial x_2} & & \\ & & \ddots & \\ & & & 1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_k}{\partial x_k} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} g_1 h'(\bar{w}) & g_2 h'(\bar{w}) & \dots & g_k h'(\bar{w}) \\ p_1 & & & \\ & p_2 & & \\ & & \ddots & \\ & & & p_{k-1} & 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{a}_{11} & \mathbf{a}_{12} & \dots & \mathbf{a}_{1k} \\ \mathbf{a}_{21} & & & \\ & \ddots & & \\ & & \mathbf{a}_{k,k-1} & \end{bmatrix}, \text{ que é uma}$$

matriz tipo Leslie com

$$\mathbf{a}_{1\ell} = \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}})\right) g_\ell h'(\bar{w}), \quad \ell = 1, \dots, k,$$

$$\mathbf{a}_{\ell, \ell-1} = \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_\ell}{\partial x_\ell}(\bar{\mathbf{x}})\right) p_{\ell-1}, \quad \ell = 2, \dots, k,$$

e $h'(\bar{w}) = g(\bar{w}) + \bar{w} g'(\bar{w})$.

No ponto de equilíbrio não trivial $\bar{\mathbf{x}} = \bar{w} g(\bar{w})(l_1, \dots, l_k)^T$, os autovalores de $(I - \lambda_j D\Phi(\bar{\mathbf{x}})) D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}})$ satisfazem a relação

$$(I - \lambda_j D\Phi(\bar{\mathbf{x}})) D\mathbf{f}(\bar{\mathbf{x}}) \mathbf{v} = \sigma \mathbf{v},$$

onde \mathbf{v} é um autovetor associado ao autovalor σ . Assim, segue que o polinômio característico associado ao j -bloco, para $j = 1, 2, \dots, n$, é dado por

$$h'(\bar{w}) \sum_{i=1}^k \frac{l_i^j g_i^j}{\sigma^i} = 1,$$

onde

$$g_\ell^j = \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}})\right) g_\ell, \quad \ell = 1, 2, \dots, k,$$

e

$$\begin{aligned} l_1^j &= 1, \\ l_k^j &= \prod_{i=2}^k \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_i}{\partial x_i}(\bar{\mathbf{x}})\right) p_{i-1}. \end{aligned}$$

Definindo $m_i^j = \frac{g_i^j l_i^j}{R_0}$, segue após algumas operações algébricas que

$$\sum_{i=1}^k \frac{m_i^j}{\sigma^i} = \frac{1}{1 - H}, \quad j = 1, \dots, n, \quad (10)$$

onde $H = -R_0 \bar{w} g'(\bar{w})$.

Consideramos agora a região de estabilidade da dinâmica local citada. É conveniente escrevermos as propriedades de estabilidade da dinâmica local utilizando uma função com imagem em $(0, +\infty)$ e crescente em R_0 . Uma escolha adequado seria $H = -R_0 h'(\bar{w}) \bar{w}$, pois $H > 0$ já que $g'(x) < 0$ por hipótese; H é função de R_0 , $H = H(R_0)$; da propriedade (iv) temos que $\left(\frac{-\bar{w} g'(\bar{w})}{g(\bar{w})}\right) > 0$, isso implica que H é uma função crescente de R_0 . Portanto, H é uma função crescente de \bar{w} . Assim, segundo estudos de [3] o ponto de equilíbrio não trivial é assintoticamente estável se $0 < H < 2$. Por exemplo, se a função de recrutamento $g(x)$ for dada por $g(x) = e^{\beta x}$, $\beta > 0$ temos que

$H = \ln R_0$ e o critério de estabilidade é dado por $0 < \ln R_0 < 2$.

A seguir mostraremos que a migração dependente da densidade influencia o sistema e apresenta possibilidade de gerar instabilidade de Turing. Inicialmente analisaremos o resultado de [3] dado pelo Teorema 5 (p. 197). No caso de [3], o teorema foi estabelecido considerando fração migratória dependente apenas da classe etária e limitada por $0 \leq \mu_k \leq 1/2$. Para esta limitação da função de migração foi possível estabelecer aproximação monotônica para $0 < H < 1$ e oscilatória para $1 < H < 2$. No nosso caso impomos restrições sobre a taxa de variação das frações migratórias que dependem da densidade da classe etária e obtemos que o seguinte resultado.

Teorema 1: Seja $R_0 > 1$ e $\gamma = \max\{\lambda_j\}$. Se $0 < H < 2$ e se $0 \leq \frac{\partial \Phi_i}{\partial x_i}(\bar{\mathbf{x}}) \leq \frac{2}{\gamma}$ para todo $i = 1, 2, \dots, k$, então o equilíbrio não trivial $\bar{\mathbf{X}} = (\bar{\mathbf{x}}, \dots, \bar{\mathbf{x}})$ onde $\bar{\mathbf{x}} = \bar{w}g(\bar{w})(l_1, l_2, \dots, l_k)^T$ do modelo metapopulacional é assintoticamente estável.

Demonstração. Desde que $0 \leq \frac{\partial \Phi_i}{\partial x_i}(\bar{\mathbf{x}}) \leq \frac{2}{\gamma}$ para todo $i = 1, 2, \dots, k$ então temos que $|1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_i}{\partial x_i}(\bar{\mathbf{x}})| \leq 1$. Segue disso que

$$|m_i^j| \leq m_i. \quad (11)$$

O restante da demonstração segue de forma análoga a primeira parte do Teorema 5 de [3]. \square

Observação 1: Quando $0 \leq \frac{\partial \Phi_i}{\partial x_i}(\bar{\mathbf{x}}) \leq \frac{1}{2} < \frac{2}{\gamma}$ para $i = 1, \dots, k$ temos exatamente o resultado obtido em [3] (ver Teorema 5 página 197), ou seja, é possível a caracterização da estabilidade assintótica entre monotônica e oscilatória.

Observação 2: No caso $\frac{1}{2} < \frac{\partial \Phi_i}{\partial x_i}(\bar{\mathbf{x}}) \leq \frac{2}{\gamma}$ para $i = 1, \dots, k$ essa caracterização da estabilidade não é possível, pois por exemplo para duas estruturas etárias envolvidas no sistema (caso em que $k = 2$) a equação característica é dada por

$$c\sigma^2 - m_1^j\sigma - m_2^j = 0,$$

onde $c = \frac{1}{1-H}$. Observamos que se $0 < H < 1$ então $c > 1$ e σ é dado por

$$\sigma = \frac{m_1^j \pm \sqrt{(m_1^j)^2 + 4cm_2^j}}{2c}.$$

Como $-1 \leq m_k^j \leq 1$, segue que

$$4cm_2^j \leq (m_1^j)^2 + 4cm_2^j \leq 1 + 4cm_2^j.$$

Se $m_2^j \geq 0$ então $(m_1^j)^2 + 4cm_2^j \geq 0$ e σ_1 e σ_2 são autovalores reais (já provamos que $|\sigma_1| < 1$ e $|\sigma_2| < 1$) e portanto a estabilidade é monôtonica.

Se $m_2^j < -\frac{1}{4c} < 0$ então

$$(m_1^j)^2 + 4cm_2^j \leq 1 + 4cm_2^j < 0,$$

ou seja, as raízes σ são complexas e segue que a aproximação é oscilatória.

Portanto, a migração dependente da densidade da classe etária influencia na caracterização da aproximação assintótica do ponto de equilíbrio quando comparada a migração sem essa dependência.

Dando continuidade, temos que os autovalores do sistema não linear desacoplado (8) no ponto de equilíbrio não trivial são também autovalores do sistema acoplado no ponto de equilíbrio não trivial. Esse mesmo resultado ocorre quando consideramos migração independente da densidade da classe etária (ver Teorema 6 de [3] p. 197). De fato, podemos facilmente observar isto tomando $j = 1$ em (10). Assim, $g_k^1 = g_k$ e $l_k^1 = l_k$, e portanto, $m_k^1 = m_k$. Com isso, obtemos a mesma equação característica do sistema local no ponto de equilíbrio não trivial $\bar{\mathbf{x}}$. No caso migração independente da densidade da classe etária temos que se $0 < H < 1$, o autovalor dominante do modelo local e do sistema acoplados são os mesmos. No entanto, quando consideramos dependência da densidade da estrutura etária isso não se verifica. Por exemplo, para um sistema metapopulacional com 3 sítios e 2 classes etárias. Os autovalores da matriz $B = I - C$ são respectivamente, $\lambda_0 = 0$ e $\lambda_1 = \lambda_2 = \frac{3}{2}$.

Facilmente, obtemos que os autovalores do sistema desacoplado são dados por

$$\varrho_+ = \frac{1}{2} \left[g_1 h'(\bar{w}) + \sqrt{(g_1 h'(\bar{w}))^2 + 4p_1 g_2 h'(\bar{w})} \right]$$

e

$$\varrho_- = \frac{1}{2} \left[g_1 h'(\bar{w}) - \sqrt{(g_1 h'(\bar{w}))^2 + 4p_1 g_2 h'(\bar{w})} \right],$$

e os autovalores do j -ésimo bloco do sistema acoplado são da forma

$$\varsigma_+ = \frac{1}{2} \left[\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}}) \right) g_1 h'(\bar{w}) + \sqrt{A} \right]$$

e

$$\varsigma_- = \frac{1}{2} \left[\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}}) \right) g_1 h'(\bar{w}) - \sqrt{A} \right],$$

onde

$$\begin{aligned} A = & \left[\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}}) \right) g_1 h'(\bar{w}) \right]^2 + \\ & + 4 \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}}) \right) \times \\ & \times \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_2}{\partial x_2}(\bar{\mathbf{x}}) \right) p_1 g_2 h'(\bar{w}). \end{aligned}$$

Inicialmente, observemos que quando $\lambda_j = 0$ os autovalores do sistema desacoplado pertencem ao espectro da matriz do sistema acoplado. E quando, $\lambda_j = 3/2$ e $\frac{\partial \Phi_i}{\partial x_i}(\bar{\mathbf{x}}) > \frac{2}{\gamma}$ então $1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_i}{\partial x_i}(\bar{\mathbf{x}}) = 1 - \frac{3}{2} \frac{\partial \Phi_i}{\partial x_i}(\bar{\mathbf{x}}) < 1 - \frac{3}{\gamma}$. Como, neste caso, $\gamma = \max_j \{\lambda_j\} = \frac{3}{2}$ temos que $1 - \frac{3}{\gamma} = -1$, e portanto

$$1 - \frac{3}{2} \frac{\partial \Phi_i}{\partial x_i}(\bar{\mathbf{x}}) < -1. \quad (12)$$

Consideraremos, sem perda de generalidade, que $h'(\bar{w}) > 0$. Assim, os autovalores da dinâmica local são reais e os autovalores do modelo metapopulacional são reais desde que (12) se verifique. Observemos que

$$\begin{aligned} 4\varsigma_+^2 = & \left[\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}}) \right) g_1 h'(\bar{w}) \right]^2 + \\ & + 2 \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}}) \right) g_1 h'(\bar{w}) \sqrt{A} + A \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} 4\varsigma_-^2 = & \left[\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}}) \right) g_1 h'(\bar{w}) \right]^2 + \\ & - 2 \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}}) \right) g_1 h'(\bar{w}) \sqrt{A} + A. \end{aligned}$$

Como $(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}})) < 0$, segue por comparação direta que $\varsigma_-^2 > \varsigma_+^2$, logo $\sqrt{\varsigma_-^2} > \sqrt{\varsigma_+^2}$, e conseqüentemente $|\varsigma_-| > |\varsigma_+|$. Ou seja, ς_- é autovalor maior que ς_+ .

Para $\lambda_j = 0$, temos que

$$\varrho_+ = \frac{1}{2} \left[g_1 h'(\bar{w}) + \sqrt{(g_1 h'(\bar{w}))^2 + 4p_1 g_2 h'(\bar{w})} \right]$$

e

$$\varrho_- = \frac{1}{2} \left[g_1 h'(\bar{w}) - \sqrt{(g_1 h'(\bar{w}))^2 + 4p_1 g_2 h'(\bar{w})} \right].$$

Obviamente, $\varrho_+ > \varrho_-$, desde que $h'(\bar{w}) > 0$. Verificaremos agora a relação de ordem entre ϱ_+ e ς_- . Note que

$$\begin{aligned} 4\varrho_+^2 = & [g_1 h'(\bar{w})]^2 + \\ & + 2g_1 h'(\bar{w}) \sqrt{(g_1 h'(\bar{w}))^2 + 4p_1 g_2 h'(\bar{w})} + \\ & + [g_1 h'(\bar{w})]^2 + 4p_1 g_2 h'(\bar{w}) \end{aligned}$$

e

$$\begin{aligned} 4\varsigma_+^2 = & \left[\left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}}) \right) g_1 h'(\bar{w}) \right]^2 + \\ & + 2 \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}}) \right) g_1 h'(\bar{w}) \sqrt{A} + A. \end{aligned}$$

Como $(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_i}{\partial x_i}(\bar{\mathbf{x}})) < 1$, segue que

$$(i) [(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}})) g_1 h'(\bar{w})]^2 > [g_1 h'(\bar{w})]^2;$$

$$(ii) A > [g_1 h'(\bar{w})]^2 + 4p_1 g_2 h'(\bar{w});$$

(iii)

$$\begin{aligned} & - 2 \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}}) \right) g_1 h'(\bar{w}) \sqrt{A} > \\ & > 2g_1 h'(\bar{w}) \sqrt{A} > \\ & > 2g_1 h'(\bar{w}) \sqrt{[g_1 h'(\bar{w})]^2 + 4p_1 g_2 h'(\bar{w})}. \end{aligned}$$

Logo, $\varsigma_- > \varrho_+$ e portanto, ς_- é o autovalor dominante. Observamos que o autovalor dominante esta associado ao sistema acoplado. Com isso recaímos na possibilidade do sistema gerar instabilidade de Turing. E, portanto, temos que migração dependente da densidade da estrutura etária influencia o sistema metapopulacional comparado ao caso da migração utilizada nos resultados de De Castro et al. [3].

O teorema a seguir evidencia claramente a instabilidade de Turing gerada no modelo metapopulacional.

Teorema 2: Seja $0 < H < 1$ e $\gamma = \max\{\lambda_j\}$. Se $\frac{\partial \phi_1}{\partial x_1}(\bar{\mathbf{x}}) \geq \frac{1}{\gamma} \left(1 + \frac{1}{1-H} \right)$ e $\frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\bar{\mathbf{x}}) > \frac{2}{\gamma}$, $\forall i = 2, \dots, k$, então o equilíbrio não trivial $\bar{\mathbf{X}} = (\bar{\mathbf{x}}, \dots, \bar{\mathbf{x}})$ onde $\bar{\mathbf{x}} = \bar{w}g(\bar{w})(l_1, l_2, \dots, l_k)^T$ é instável. Ou seja, a estabilidade do modelo global é afetada pelo processo de migração.

Demonstração. Pelo teste de Jury (ver [4]), uma condição necessária para as raízes do

polinômio característico do j -ésimo bloco associado ao sistema dado por,

$$p^j(\sigma) = \sigma^k - (1-H)[m_1^j \sigma^{k-1} + m_2^j \sigma^{k-2} + \dots + m_{k-1}^j \sigma + m_k^j], \quad (13)$$

onde

$$m_i^j = \frac{g_i^j l_i^j}{R_0}$$

para $i = 1, \dots, k$ e $j = 0, \dots, n-1$, pertencerem ao interior da círculo unitário é que $(-1)^k p^j(-1) > 0$.

Assim, se $(-1)^k p^j(-1) \leq 0$, para algum $j \neq 0$, o sistema será instável.

Seja $\lambda_m = \max_{j=0,1,\dots,n-1} \{\lambda_j\} = \gamma$. Demonstraremos que,

$$(-1)^k p^m(-1) \leq 0.$$

Para isto, basta demonstrar que

$$\frac{(1-H)}{R_0} \sum_{i=1}^k l_i^m g_i^m (-1)^{2k-i} \geq 1.$$

Se i par então $(-1)^{2k-i} = 1$ e $l_i^m g_i^m$ é dado por

$$l_i^m g_i^m = -g_i \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}\right) (-1)^{i-1} \times \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \Phi_2}{\partial x_2}\right) \dots \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \Phi_i}{\partial x_i}\right) p_1 \dots p_{i-1}.$$

Mas

$$(-1)^{i-1} \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \Phi_2}{\partial x_2}\right) \dots \left(1 - \lambda_m \frac{\partial \Phi_i}{\partial x_i}\right) \geq 1,$$

pois $\left(1 - \lambda_m \frac{\partial \Phi_\ell}{\partial x_\ell}\right) \leq -1$ para $\ell = 2, \dots, k$, e $i-1$ é ímpar.

Por hipótese, $-\left(1 - \lambda_m \frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}\right) \geq \frac{1}{1-H}$, assim

$$l_i^m g_i^m \geq \frac{1}{(1-H)} g_i p_1 \dots p_{i-1}.$$

Se i é ímpar, $(-1)^{2k-i} = -1$, e

$$\begin{aligned} (-1)^{2k-i} l_i^m g_i^m &= -l_i^m g_i^m \\ &\geq \frac{1}{(1-H)} g_i p_1 \dots p_{i-1} \end{aligned}$$

pela mesma argumentação do caso par.

Portanto,

$$\begin{aligned} \frac{(1-H)}{R_0} \sum_{i=1}^k (-1)^{2k-i} l_i^m g_i^m &\geq \frac{(1-H)}{R_0} \sum_{i=1}^k \frac{1}{(1-H)} p_1 \dots p_{i-1} g_i \\ &\geq \frac{1}{R_0} \left(\sum_{i=1}^k p_1 \dots p_{i-1} g_i \right) = 1. \end{aligned}$$

□

Obtemos através do teorema acima que a migração dependente da idade e da densidade da classe etária instabiliza o sistema. É razoável impormos uma condição mais forte sobre a taxa de variação dos indivíduos migrantes da classe etária 1 (observamos as hipóteses do teorema), pois a influência desta taxa de variação, $\frac{\partial \Phi_1}{\partial x_1}$, é maior sobre o sistema. Basta observarmos o polinômio característico associado, onde esta taxa de variação esta presente em quase todos os termos. Além disso, temos que todo indivíduo nascido atinge a classe etária 1 ($l_1 = 1$) reforçando o fato desta classe etária ter mais influência na dinâmica global do modelo metapopulacional.

3 Conclusão

Neste trabalho, investigamos um modelo metapopulacional com estrutura etária e migração dependente da classe etária e da densidade da classe etária. A dependência da densidade no processo migratório é um dos mais importantes fatores que influenciam a dinâmica de uma população. Com base nisso, obtemos critérios de estabilidade para o equilíbrio não trivial da população e, mostramos que a migração dependente da densidade altera alguns resultados quando comparado aos resultados de [3] que utilizam migração independente da densidade da classe etária. Estes resultados reforçam a possibilidade da dependência da densidade no processo migratório gerar instabilidade de Turing e são uma soma dos métodos estudados e investigados em [3], [6], [17] e [16].

Referências

- [1] J. M. Cushing. Nonlinear Matrix models and population dynamics, *Nat. Resour. Model*, 2, (1988) 539-580.
- [2] M. Doebeli, Dispersal and Dynamics, *Theor. Pop. Biology*, 47, (1994) 82-106.
- [3] M. L. De Castro, J. A. L. Silva and D. A. R. Justo. Stability in an age-structured metapopulation model, *J. Math. Biol.*, 52, (2006), 183-208.
- [4] S. N. Elaydi, "An Introduction to Difference Equations", Springer, New York, 1996.
- [5] F. T. Giordani and J. A. L. Silva, Density-dependent migration and synchronism in metapopulations, *Bull. Math. Biol.*, 68, (2006) 451-466.
- [6] F. T. Giordani and J. A. L. Silva, Sincronização em Metapopulações com Hierarquia na Dinâmica Local, aceite para publicação, *Tend. Mat. Apl. Comp.*, (2007).
- [7] I. Hanski and D. Y. Zhang, Migration, metapopulation dynamics and fugitive coexistence, *J. Theor. Biol.*, 163, (1993) 491-504.
- [8] M. P. Hassel, Density-dependence in single-species populations, *J. Anim. Ecology*, 44, (1975) 283-295.
- [9] A. Hastings, Age Dependent Dispersal Is Not a Simple Process: Density Dependence, Stability and Chaos, *Theor. Pop. Biol.*, 41, (1992) 388-400.
- [10] A. Hastings, Complex Interactions between Dispersal and Dynamics: lessons from coupled logistic equations, *Ecology*, 74, (1993) 1362-1372.
- [11] S. A. Levin and C. P. Goodyear. Analysis of an age-structured fishery model, *J. Math. Biol.*, 9, (1980), 245-274.
- [12] A. L. Lloyd, The coupled logistic map: a simple model for the effects of spatial heterogeneity on population dynamics, *Theor. Pop. Biol.*, 173, (1995) 217-230.
- [13] E. Matthysen, Density-dependent dispersal in birds and mammals, *Ecography*, 28, (2005) 403-416.
- [14] J. A. L. Silva and M. L. De Castro and D. A. R. Justo, Synchronism in a metapopulation model, *Bull. MATH. Biol.*, 62, (2000) 337-349.
- [15] J. A. L. Silva and M. L. De Castro and D. A. R. Justo, Stability in a Metapopulation Model with Density-dependent Dispersal, *Bull. Math. Biol.*, 63, (2001) 485-506.
- [16] J. A. L. Silva and T. G. Hallam. Compensation and Stability In Nonlinear Matrix Models. *Math. Biosc.*, 110, (1992) 67-101.
- [17] J. A. L. Silva and T. G. Hallam. Effects of delay, truncations and density dependence in reproduction schedules on stability of nonlinear Leslie matrix models. *J. Math. Biol.*, 31, (1993) 367-395.
- [18] A. Wilkan and E. Mjølhas. Periodicity of 4 in age structure population models with density dependence. *J. Theor. Biol.*, 73, (1999), 109-119.
- [19] J. Ylikarjula and S. Alaja and J. Laakso and D. Tesar, Effects of patch number and dispersal patterns on population dynamics and synchrony, *J. Theor. Biol.*, 207, (2000) 377-387.