

Sincronização Parcial em Metapopulações Homogêneas

Simone Ossani¹

Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, UFRGS, Porto Alegre, RS

Jacques Aveline Loureiro da Silva²

Departamento de Matemática Pura e Aplicada, UFRGS, Porto Alegre, RS

Resumo. Neste trabalho apresentamos um sistema acoplado, discreto no tempo e no espaço, descrevendo uma metapopulação homogênea com dois agrupamentos de sítios que se diferenciam pela taxa de migração. São apresentadas as condições necessárias para a ocorrência de uma dinâmica parcialmente sincronizada, onde dois diferentes *clusters* se formam. Com o propósito de analisar a estabilidade assintótica do estado síncrono, obtemos uma expressão para o cálculo do número de Lyapunov transversal do atrator parcialmente sincronizado.

Palavras-chave. Metapopulação, Sincronismo, Número de Lyapunov

1 Introdução

Nas últimas décadas houve um crescente interesse no estudo de modelos matemáticos que consideram os aspectos espaciais da população. Segundo [6], isso se deve principalmente à fragmentação da paisagem devido às atividades humanas e as consequências que isso traz para as espécies locais.

Nos modelos metapopulacionais, a população é formada por subpopulações ou populações locais espacialmente discretas, distribuídas em fragmentos de habitat adequados à reprodução e sobrevivência. Estes fragmentos são chamados de sítios ou *patches* e estão cercados por um ambiente inadequado à dinâmica vital da população em questão. Os sítios são conectados entre si através do movimento migratório.

Uma metapopulação é chamada de homogênea se todos os seus sítios possuem a mesma dinâmica local, caso contrário a metapopulação é dita heterogênea.

Uma dinâmica sincronizada ocorre quando todos os sítios da população, com condições iniciais diferentes, passam a ter o mesmo número de indivíduos num determinado instante de tempo t_0 , a partir do qual oscilam de maneira idêntica. Quando a sincronização é parcial, verifica-se a formação de agrupamentos de sítios, também chamados de *clusters*, onde em cada *cluster* os sítios apresentam uma dinâmica sincronizada.

A importância em se estudar o sincronismo, entre outros, é o fato de ele ter relação com a extinção das metapopulações. No trabalho estudado por [1], é apresentado a ideia

¹simoossani@hotmail.com

²jaqx@mat.ufrgs.br

de que oscilações caóticas podem reduzir o grau de sincronismo entre os sítios, reduzindo também a probabilidade de extinção.

Encontramos na literatura diversos trabalhos com modelos semelhantes ao que será apresentado, como por exemplo em [1], [4] e [5]. Aqui, em diferencial, incorporamos ao modelo duas diferentes taxas de migrações, com a vantagem de podermos considerar que ambientes fragmentados são, na maioria das vezes heterogêneos, ou seja, com diferentes qualidades e disponibilidades de recursos, podendo causar diversidade quanto à migração da população, de acordo com a localização do sítio em que se encontra.

2 O Modelo Metapopulacional

Considere uma metapopulação homogênea, distribuída em n sítios enumerados por $1, 2, \dots, n$. Seja $x_t^i \in \mathbb{R}$ a população do sítio i no tempo t . Então, na ausência de migração, a dinâmica local dos sítios é descrita por

$$\left\{ \begin{array}{l} x_{t+1}^i = f(x_t^i), \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad t = 1, 2, \dots, \end{array} \right. \quad (1)$$

onde f é uma função suave em $[0, \infty)$. Diversos exemplos para a função f podem ser encontrados em [3].

Agora, vamos considerar que existe migração entre os sítios vizinhos. Para isso, denotamos por μ , onde $\mu \in [0, 1]$, a probabilidade de um indivíduo deixar seu sítio de residência. Já a probabilidade de um indivíduo partir do sítio j e se estabelecer no sítio i é representada por c_{ij} , onde $0 \leq c_{ij} \leq 1$, $c_{ii} = 0$ e $\sum_{i=1}^n c_{ij} \leq 1$, $j = 1, 2, \dots, n$. Os elementos c_{ij} formam a matriz de interação ou conexão, $C = [c_{ij}]$, $i, j = 1, 2, \dots, n$.

Dado o exposto acima, juntamente com a dinâmica local em (1), podemos escrever a equação da evolução temporal da metapopulação como

$$\left\{ \begin{array}{l} x_{t+1}^i = (1 - \mu)f(x_t^i) + \mu \sum_{j=1}^n c_{i,j} f(x_t^j), \quad i = 1, 2, \dots, n. \end{array} \right. \quad (2)$$

O primeiro termo do lado direito de (2) representa os indivíduos que permanecem no sítio i no tempo t . O segundo termo representa os indivíduos que partem dos sítios vizinhos e chegam ao sítio i .

Vamos agora supor que por algum motivo, como por exemplo condições climáticas e ambientais, a fração de migração μ é diferente para dois tipos de agrupamentos de sítios.

Digamos que para os sítios x^i com índice $i = 1, 2, \dots, k$ a fração de migração é dada por μ_1 , e da mesma forma, μ_2 é a fração de migração para os sítios com índice em $i = k + 1, k + 2, \dots, n$, onde k varia de 1 até $n - 1$. Neste caso, alterando (2) para considerar μ_1 e μ_2 , obtemos

$$\left\{ \begin{array}{l} x_{t+1}^i = (1 - \mu_1)f(x_t^i) + \mu_1 \sum_{j=1}^k c_{i,j} f(x_t^j) + \mu_2 \sum_{j=k+1}^n c_{i,j} f(x_t^j), \quad i = 1, 2, \dots, k, \\ x_{t+1}^i = (1 - \mu_2)f(x_t^i) + \mu_1 \sum_{j=1}^k c_{i,j} f(x_t^j) + \mu_2 \sum_{j=k+1}^n c_{i,j} f(x_t^j), \quad i = k + 1, k + 2, \dots, n. \end{array} \right. \quad (3)$$

Note que em (3), diferente da metapopulação em (2), a contribuição dos indivíduos migrantes provém de dois grupos de sítios distintos. Podemos representar matricialmente o sistema (3) por

$$X_{t+1} = [I - (I - C)M]D(X_t), \tag{4}$$

onde $X_t \in \mathbb{R}^n$ e $D(X_t)$ é um operador dinâmica local, representados respectivamente por $X_t = [x_t^1 \cdots x_t^k x_t^{k+1} \cdots x_t^n]^T$ e $D(X_t) = [f(x_t^1) \cdots f(x_t^k) f(x_t^{k+1}) \cdots f(x_t^n)]^T$.

E ainda, I é a matriz identidade, $C = [c_{ij}]$ é a matriz de conexão e M é a matriz diagonal $M = \text{diag}(\underbrace{\mu_1, \mu_1, \dots, \mu_1}_k, \underbrace{\mu_2, \mu_2, \dots, \mu_2}_{n-k})$, todas de ordem $n \times n$.

Considerando que no tempo t_0 o sistema entrou em sincronia parcial, temos para todo $t \geq t_0$,

$$\begin{cases} x_t^i = x_t, & \text{para } i = 1, 2, \dots, k, \\ x_t^i = y_t, & \text{para } i = k + 1, k + 2, \dots, n. \end{cases} \tag{5}$$

Impondo a trajetória (5) no sistema (3), obtemos

$$\begin{cases} x_{t+1} = (1 - \mu_1)f(x_t) + \mu_1 \sum_{j=1}^k c_{i,j}f(x_t) + \mu_2 \sum_{j=k+1}^n c_{i,j}f(y_t), & i = 1, 2, \dots, k, \\ y_{t+1} = (1 - \mu_2)f(y_t) + \mu_1 \sum_{j=1}^k c_{i,j}f(x_t) + \mu_2 \sum_{j=k+1}^n c_{i,j}f(y_t), & i = k + 1, k + 2, \dots, n. \end{cases} \tag{6}$$

Obviamente, em (6) não temos a garantia da existência da solução parcialmente sincronizada. No entanto, basta adicionar algumas hipóteses com relação à matriz C para obtermos o desejado. Tais hipóteses, também utilizadas em [4], são descritas a seguir:

$$\begin{cases} \sum_{j=1}^k c_{ij} = \alpha, & \sum_{j=k+1}^n c_{ij} = \beta, & i = 1, 2, \dots, k, \\ \sum_{j=1}^k c_{ij} = \gamma, & \sum_{j=k+1}^n c_{ij} = \delta, & i = k + 1, k + 2, \dots, n, \end{cases} \tag{7}$$

onde α, β, γ e δ são constantes não-negativas. Note que caso não fossem assumidas as condições em (7), não poderíamos garantir a existência da sincronização parcial.

Assim, considerando (7) em (6), obtemos a equação de evolução temporal da solução parcialmente sincronizada

$$\begin{cases} x_{t+1} = (1 - \mu_1)f(x_t) + \mu_1\alpha f(x_t) + \mu_2\beta f(y_t), \\ y_{t+1} = (1 - \mu_2)f(y_t) + \mu_1\gamma f(x_t) + \mu_2\delta f(y_t). \end{cases} \tag{8}$$

3 Análise de Estabilidade do Estado Síncrono

Queremos avaliar se órbitas iniciadas próximas do estado síncrono em (8) serão atraídas para esse estado, ou seja, estamos interessados na estabilidade assintótica da solução sincronizada. Para isso, precisamos analisar o sistema (3) linearizado em torno da órbita parcialmente sincronizada.

Seja $s_t \in \mathbb{R}^n$ a órbita parcialmente sincronizada da equação da metapopulação em (3),

$$s_t = (\overbrace{x_t, x_t, \dots, x_t}^k, \overbrace{y_t, y_t, \dots, y_t}^{n-k}) \tag{9}$$

onde x_t e y_t satisfazem (8).

Calculando a matriz Jacobiana (J) do sistema em (3), também representado por (4) e aplicando em (9), obtemos

$$J(s_t) = [I - (I - C)M]D_t, \tag{10}$$

onde D_t é a matriz diagonal $D_t = \text{diag}(\overbrace{f'(x_t), \dots, f'(x_t)}^k, \overbrace{f'(y_t), \dots, f'(y_t)}^{n-k})$.

Definição 3.1. O subespaço de sincronização parcial, denotado por $S \subset \mathbb{R}^n$, é definido pelo conjunto

$$S = \left\{ \left[\overbrace{a \ a \ \dots \ a}^k \ \overbrace{b \ b \ \dots \ b}^{n-k} \right]^T : a, b \in \mathbb{R} \right\}, \tag{11}$$

onde $v_1 = [\overbrace{1 \ 1 \ \dots \ 1}^k \ \overbrace{0 \ 0 \ \dots \ 0}^{n-k}]$ e $v_2 = [\overbrace{0 \ 0 \ \dots \ 0}^k \ \overbrace{1 \ 1 \ \dots \ 1}^{n-k}]$ formam uma base para S , ou seja, $B_S = \{v_1, v_2\}$.

A ideia agora é mostrar que ambos os subespaços S e S^\perp são $J(s_t)$ -invariantes. Com isso, sendo B_{S^\perp} uma base para o subespaço S^\perp , temos que $B = B_S \cup B_{S^\perp}$ é uma base para $\mathbb{R}^n = S \oplus S^\perp$, e nesta nova base B , a matriz Jacobiana $J(s_t)$ assume uma forma mais simples, ou seja, a forma diagonal em blocos

$$J_B(s_t) = \begin{bmatrix} J_{B_S}(s_t) & 0 \\ 0 & J_{B_{S^\perp}}(s_t) \end{bmatrix}, \tag{12}$$

sendo $J_{B_S}(s_t)$ uma matriz de ordem 2×2 e $J_{B_{S^\perp}}(s_t)$ uma matriz de ordem $n - 2 \times n - 2$.

Com o objetivo de obter o exposto no parágrafo anterior, o primeiro passo é mostrar que o subespaço S é $J(s_t)$ -invariante. De fato, com algumas contas simples, obtemos que $Cv_1 = \alpha v_1 + \gamma v_2$, $D_t v_1 = f'(x_t)v_1$ e $Mv_1 = \mu_1 v_1$.

Com isso,

$$J(s_t)v_1 = [I - (I - C)M]D_tv_1 = f'(x_t)[v_1 - \underbrace{\mu_1(v_1 - Cv_1)}_{\in S}] \in S. \tag{13}$$

Seguindo os mesmos passos, obtemos também $J(s_t)v_2 \in S$ e portanto S é $J(s_t)$ -invariante.

Precisamos de algumas restrições adicionais sobre a matriz de conexão para garantir a C -invariância de S^\perp . São elas:

$$\begin{cases} \sum_{i=1}^k c_{ij} = \alpha', & \sum_{i=k+1}^n c_{ij} = \gamma', & j = 1, 2, \dots, k, \\ \sum_{i=1}^k c_{ij} = \beta', & \sum_{i=k+1}^n c_{ij} = \delta', & j = k + 1, k + 2, \dots, n, \end{cases} \tag{14}$$

onde α', β', γ' e δ' são constantes não-negativas.

Uma escolha para base de S^\perp é o conjunto

$$B_{S^\perp} = \{u_1, u_2, \dots, u_{k-1}, w_1, w_2, \dots, w_{n-k-1}\}, \tag{15}$$

onde,

$$\begin{aligned} u_i &= \left[\overbrace{-1 \ 0 \ \dots \ 0}^k \ \underbrace{1}_{i+1} \ 0 \ \dots \ 0 \ \overbrace{0 \ \dots \ \dots \ 0}^{n-k} \right]^T, \quad i = 1, 2, \dots, k-1, \\ w_i &= \left[\overbrace{0 \ \dots \ \dots \ 0}^k \ \underbrace{-1}_{k+1} \ 0 \ \dots \ 0 \ \underbrace{1}_{k+1+i} \ 0 \ \dots \ 0 \right]^T, \quad i = 1, 2, \dots, n-k-1. \end{aligned} \tag{16}$$

Agora, podemos verificar que o subespaço S^\perp é C -invariante. Considerando a base B_{S^\perp} descrita em (15) e (16), é suficiente mostrar que para todo vetor $v \in S^\perp$, temos que $Cv \in S^\perp$. Assim, para $i = 1, 2, \dots, k-1$,

$$Cu_i \in S^\perp \Leftrightarrow Cu_i = a_{1,i}u_1 + a_{2,i}u_2 + \dots + a_{k-1,i}u_{k-1} + a_{k,i}w_1 + \dots + a_{n-2,i}w_{n-k-1}, \tag{17}$$

para coeficientes $a_{m,i} \in \mathbb{R}$, $m = 1, 2, \dots, n-2$.

De (17) obtemos,

$$\begin{cases} -\sum_{m=1}^{k-1} a_{m,i} = -c_{1,1} + c_{1,i+1} \\ a_{m,i} = -c_{m+1,1} + c_{m+1,i+1}, \quad m = 1, 2, \dots, k-1 \\ -\sum_{m=k}^{n-2} a_{m,i} = -c_{k+1,1} + c_{k+1,i+1} \\ a_{m,i} = -c_{m+2,1} + c_{m+2,i+1}, \quad m = k, k+1, \dots, n-2. \end{cases} \tag{18}$$

Rearranjando as somas em (18), fazendo alguns cálculos e usando as suposições em (14), para todo $i = 1, \dots, k-1$ verificamos

$$\sum_{m=1}^k c_{m,1} = \sum_{m=1}^k c_{m,i+1} = \alpha' \text{ e } \sum_{m=k+1}^n c_{m,1} = \sum_{m=k+1}^n c_{m,i+1} = \gamma'. \tag{19}$$

Portando, existem constantes $a_{m,i} \in \mathbb{R}$, tais que $Cu_i \in S^\perp, \forall i = 1, 2, \dots, k-1$. Analogamente, basta seguir os passos anteriores para mostrar que $Cw_i \in S^\perp, \forall i = 1, 2, \dots, n-k-1$, onde os coeficientes $a_{m,i}$ são

$$\begin{cases} a_{m,k-1+i} = -c_{m+1,k+1} + c_{m+1,k+i+1}, \quad m = 1, 2, \dots, k-1 \\ a_{m,k-1+i} = -c_{m+2,k+1} + c_{m+2,k+i+1}, \quad m = k, k+1, \dots, n-2. \end{cases} \tag{20}$$

Já sabemos que S^\perp é C -invariante. Daí, a J -invariância deriva facilmente, da mesma forma que para o subespaço S .

Portanto, dada por Q_B a matriz mudança de base da base canônica do \mathbb{R}^n para a base $B = B_S \cup B_{S^\perp}$, temos $J_B(s_t) = Q_B^{-1} J(s_t) Q_B$ na forma em blocos, como descrito em (12). Considerando $J(s_t) = [I - (I - C)M]D_t$, resulta que

$$J_{B_S}(s_t) = [I - (I - \hat{C})\hat{M}]\hat{D}_t \tag{21}$$

onde

$$\hat{C} = \begin{bmatrix} \alpha & \beta \\ \gamma & \delta \end{bmatrix}, \quad \hat{M} = \begin{bmatrix} \mu_1 & 0 \\ 0 & \mu_2 \end{bmatrix} \quad \text{e} \quad \hat{D}_t = \begin{bmatrix} f'(x_t) & 0 \\ 0 & f'(y_t) \end{bmatrix}. \tag{22}$$

E também

$$J_{B_{S^\perp}}(s_t) = [I - (I - \tilde{C})\tilde{M}]\tilde{D}_t, \tag{23}$$

onde os coeficientes \tilde{c}_{ij} da matriz \tilde{C} são dados pelos $a_{m,i}$'s descritos em (18) e (20).

Além disso,

$$\tilde{M} = \text{diag}(\underbrace{\mu_1, \dots, \mu_1}_{k-1}, \underbrace{\mu_2, \dots, \mu_2}_{n-k-1}) \quad \text{e} \quad \tilde{D}_t = \text{diag}(\underbrace{f'(x_t), \dots, f'(x_t)}_{k-1}, \underbrace{f'(y_t), \dots, f'(y_t)}_{n-k-1}). \tag{24}$$

Através da decomposição em blocos da matriz $J(s_t)$, podemos calcular a taxa média de crescimento transversal e paralelo da perturbação de uma trajetória parcialmente sincronizada. Tais taxas são chamadas respectivamente de número de Lyapunov transversal, representado por

$$L_\perp = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| J_{B_{S^\perp}}(s_{\tau-1}) \dots J_{B_{S^\perp}}(s_1) J_{B_{S^\perp}}(s_0) \|^\frac{1}{\tau}, \tag{25}$$

e o número de Lyapunov paralelo, que é representado por

$$L_{//} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| J_{B_S}(s_{\tau-1}) \dots J_{B_S}(s_1) J_{B_S}(s_0) \|^\frac{1}{\tau}. \tag{26}$$

Seja A_s o atrator em S e seja ρ uma medida de probabilidade F -invariante com suporte em A_s , onde $F : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ é a aplicação que descreve a dinâmica em (3). O teorema de Oseledec [2] pode ser usado para garantir a existência dos limites acima para todas as órbitas em A_s , exceto para um conjunto de medida ρ -nula. Se assumirmos ainda que ρ é ergódica, os números de Lyapunov L_\perp e $L_{//}$ são ρ -quase sempre constantes [4]. Os resultados obtidos até aqui encontram-se resumidos no teorema a seguir.

Teorema 3.1. *Seja $F : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ a aplicação que descreve a dinâmica da metapopulação heterogênea dada em (3) e suponha que a matriz de conectividade C satisfaz (7) e (14).*

1. *Existe uma base de \mathbb{R}^n , tal que, nesta base, C admite uma decomposição em blocos na forma $C = \hat{C} \oplus \tilde{C}$, onde \hat{C} é a matriz 2×2 descrita em (22), e \tilde{C} é a matriz $n-2 \times n-2$ composta pelos coeficientes a_{mi} 's, conforme (18) e (20). Na mesma base, a matriz Jacobiana aplicada na trajetória parcialmente sincronizada $J(s_t) = DF(s_t)$, também admite uma decomposição em blocos, na forma $J(s_t) = J_{B_S}(s_t) \oplus J_{B_{S^\perp}}(s_t)$, onde $J_{B_S}(s_t)$ e $J_{B_{S^\perp}}(s_t)$ são representadas respectivamente por (21) e (23).*

2. Se A_s é um atrator em S e ρ uma medida ergódica F -invariante com suporte em A_s , então os números de Lyapunov transversal e Lyapunov paralelo de uma órbita em A_s são ρ -quase sempre constantes, e são dados respectivamente por L_{\perp} , como descrito em (25) e $L_{//}$ como em (26).

4 Conclusões

Estabelecemos as condições necessárias que garantem a existência do estado síncrono para a metapopulação homogênea estudada. Desenvolvemos um critério para a análise da estabilidade local assintótica da solução parcialmente sincronizada do sistema (3), donde concluímos que para $L_{\perp} < 1$, ocorre estabilidade local do estado síncrono e para $L_{\perp} > 1$, ocorre instabilidade local do estado síncrono. E ainda, assegurada a estabilidade transversal $L_{\perp} < 1$ teremos, em geral, caos sincronizado quando $L_{//} > 1$ e periodicidade sincronizada quando $L_{//} < 1$.

Agradecimentos

A primeira autora agradece à Capes pelo apoio financeiro.

Referências

- [1] D. J. D. Earn, S. A. Levin and P. Rohani. Coherence and Conservation, *Science*, 290:1360–1364, 2000.
- [2] J. P. Eckmann, D. Ruelle. Ergodic theory of chaos and strange attractors, *Reviews of Modern Physics*, 57:617–656, 1985.
- [3] J. D. Murray. *Mathematical Biology*. Springer-Verlag, 1989.
- [4] J. A. L. Silva. Cluster formation in a heterogeneous metapopulation model, *J. Math. Biol.*, 2015.
- [5] J. A. L. Silva, J. A. Barrionuevo and F. T. Giordani. Synchronism in population networks with non linear coupling, *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 11:1005–1016, 2010.
- [6] J. Ylikarjula, S. Alaja, J. Laakso and D. Tesar. Effects of patch number and dispersal patterns on population dynamics and synchrony, *Journal of Theoretical Biology*, 207:377–387, 2000.