

DISTRIBUIÇÃO POPULACIONAL E DINÂMICA SINCRONIZADA EM UM MODELO METAPOPOPULACIONAL EM DUAS ESCALAS GEOGRÁFICAS

VANDERLEI MANICA¹, JACQUES A. L. SILVA¹.

1. *Departamento de Matemática Pura e Aplicada, UFRGS*
Av. Bento Gonçalves, 91509-900, Porto Alegre, RS, Brasil
E-mails: vanderlei.manica@ufrgs.br, jaqx@mat.ufrgs.br.

Abstract— We propose a metapopulation model with two geographical scales. In a regional scale the model describes the dynamics of a collection of habitats connected by migratory movements. In a local scale we consider some granularity within each habitat, in the sense that each habitat is itself a collection of patches linked by dispersal. The whole ensemble can be seen as a metapopulation composed by local metapopulations. We analyze the synchronization of the model in the two geographical scales. We present an analytic criterion for synchronization where only the habitats in the regional scale evolve with the same dynamics. Through numerical simulations, we discuss the different synchronization modes. It depends on how the individuals are distributed in the local patches that compose a habitat after migration takes place in the regional scale.

Keywords— Metapopulation, population distribution, synchronization, Lyapunov number.

Resumo— Apresentamos um modelo metapopulacional em duas escalas geográficas. Na escala regional, o modelo descreve a dinâmica de uma coleção de habitats conectados por movimentos migratórios. Na escala local, consideramos granularidades em cada habitat no sentido que ele é subdividido em sítios conectados por dispersão. Esse modelo pode ser visto como uma metapopulação composta por metapopulações locais. Analisamos a sincronização do modelo em duas escalas geográficas. Apresentamos um critério analítico para a sincronização onde todos os habitats evoluem com a mesma densidade. Através de simulações numéricas, discutimos os diferentes modos dos habitats sincronizarem. Isso depende de como os indivíduos são distribuídos nos sítios que compõem o habitat durante o processo de migração na escala regional.

Palavras-chave— Metapopulação, distribuição populacional, sincronização, número de Lyapunov.

1 Introdução

Uma metapopulação é composta de populações que habitam fragmentos denominados sítios e são frequentemente conectados por processo migratório, Levins (1969). Um fenômeno relatado ao processo migratório é a dinâmica sincronizada onde todas as populações evoluem com a mesma densidade. A sua importância está no fato de que se a dinâmica global não está em sincronia, uma população local pode ser recolonizada pelos indivíduos das populações vizinhas favorecendo a sua persistência, conforme May (1999).

Sistemas de equações discretas são usados para modelar metapopulações. Allen et al. (1993) consideraram um modelo sujeito a variações ambientais. Através de simulações numéricas, concluíram que caos pode prevenir sincronização entre populações quando a interação entre elas é pequena. Earn et al. (2000) obtiveram um critério analítico para a estabilidade de trajetórias sincronizadas que envolve o número de Lyapunov dado pela dinâmica local da população e o processo migratório. Silva et al. (2006) estenderam o resultado obtido por Earn et al. (2000) considerando migração dependente da densidade e enfatizaram suas consequências sobre a estabilidade de soluções sincronizadas.

Nesse trabalho, apresentamos um modelo metapopulacional com sítios distribuídos em duas escalas geográficas. Na escala regional, o modelo é composto por habitats conectados por movimentos migratórios. Na escala local, consideramos granularidades em cada habitat no sentido que ele é subdividido em sítios conectados por dispersão.

Na seção 2, apresentamos o modelo. Na seção 3, analisamos a estabilidade local de trajetórias sincronizadas e obtemos um critério baseado no cálculo dos números transversais de Lyapunov. Na seção 4, descrevemos as simulações numéricas e comentários finais são feitos na seção 5.

2 Modelo matemático

Nosso modelo metapopulacional é composto de idênticos sítios distribuídos em duas escalas geográficas. Na escala regional, a unidade básica é o habitat e indivíduos migram entre eles. Na escala local, cada habitat é subdividido em ambientes denominados sítios. Nesse caso, a unidade básica é o sítio e os indivíduos dispersam entre os sítios e os habitats.

2.1 Modelo metapopulacional na escala local

Começamos descrevendo a dinâmica populacional na escala local, ou seja, a dinâmica em cada habitat. Nesse caso, a metapopulação é uma coleção de sítios

conectados por dispersão como em Allen et al. (1993), Earn et al. (2000) e Silva et al. (2006). Consideramos que cada habitat é composto por d sítios e supomos que uma função de classe C^1 em $[0, \infty)$ denotada por f descreve o processo de dinâmica local. Portanto, na falta de dispersão entre os sítios, a evolução de cada população é dada por

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

onde x_t representa o número de indivíduos no passo de tempo t .

Após o processo de dinâmica local em cada sítio, ocorre o processo de migração. A cada passo de tempo, uma fração de indivíduos m deixa um determinado sítio e migra para os sítios vizinhos. Assim, a densidade de indivíduos que parte do sítio i é dada por $mf(x_t^i)$, onde x_t^i representa o número de indivíduos no sítio i , $i = 1, 2, \dots, d$. Dos indivíduos que migram dos sítios vizinhos k , consideramos que uma fração γ_{ik} fará parte da população do sítio i . Consideramos que os indivíduos não retornam ao mesmo sítio e que não há perda de indivíduos durante o processo migratório, portanto, $\gamma_{ii} = 0$ e $\sum_{k=1}^d \gamma_{ki} = 1$, $i = 1, 2, \dots, d$. A matriz $\Gamma = [\gamma_{ik}]_{i,k=1}^d$ é denominada matriz de acoplamento entre os sítios da escala local. Fazendo essas considerações, podemos escrever um sistema de equações representando a dinâmica na escala local dado por

$$x_{t+1}^i = (1-m)f(x_t^i) + \sum_{k=1}^d \gamma_{ik} mf(x_t^k). \quad (2)$$

O primeiro termo do lado direito de (2) representa os indivíduos que não partiram do sítio i , enquanto o segundo é a soma de todas as contribuições de indivíduos dos sítios vizinhos.

2.2 Modelo metapopulacional em duas escalas

O modelo metapopulacional em duas escalas é composto de n habitats, onde cada habitat é subdividido em d sítios, totalizando nd sítios. Denotamos por z_t^j o vetor $(x_t^{j1}, x_t^{j2}, \dots, x_t^{jd}) \in R^d$ que representa a densidade populacional no habitat j , onde x_t^{ji} é o número de indivíduos no sítio i do habitat j no passo de tempo t . Consideramos que a dinâmica local em cada habitat é dada por $F: R^d \rightarrow R^d$ de classe C^1 tal que

$$F(z_t^j) = \begin{pmatrix} (1-m)f(x_t^{j1}) + \sum_{k=1}^d \gamma_{1k} mf(x_t^{jk}) \\ (1-m)f(x_t^{j2}) + \sum_{k=1}^d \gamma_{2k} mf(x_t^{jk}) \\ \vdots \\ (1-m)f(x_t^{jd}) + \sum_{k=1}^d \gamma_{dk} mf(x_t^{jk}) \end{pmatrix}. \quad (3)$$

A função F considera a dinâmica local em cada sítio dada por f e o processo migratório entre eles.

Após a dinâmica local em cada habitat, consideramos que uma fração de indivíduos μ parte de um determinado habitat e migra para os habitats vizinhos. Assim, a densidade de indivíduos que parte do habitat j é dada por $\mu F(z_t^j)$, $j = 1, 2, \dots, n$. A matriz $C = [c_{jl}]_{j,l=1}^n$ representa o acoplamento entre os habitats e cada c_{jl} representa a fração de indivíduos que migra do habitat l para o habitat j . Novamente, consideramos que os indivíduos não retornam ao mesmo habitat e que não ocorre perda de indivíduos, portanto, $c_{jj} = 0$ e $\sum_{l=1}^n c_{lj} = 1$, $j = 1, 2, \dots, n$. Devido à subdivisão dos habitats em sítios, supomos que os indivíduos podem migrar para determinados sítios com diferentes probabilidades. Por exemplo, os indivíduos podem migrar para o habitat vizinho e mover-se preferencialmente a um determinado sítio, ou os indivíduos podem se distribuir nos sítios do habitat vizinho com a mesma probabilidade. De modo a ter essa consideração no modelo, definimos o coeficiente de interação entre os sítios por w_{ik} , $0 \leq w_{ik} \leq 1$. Esse coeficiente representa o percentual de indivíduos que deixa o sítio k num determinado habitat e se estabelece no sítio i no habitat vizinho. Fazendo essas considerações, temos que os indivíduos que deixam o sítio i no habitat j e migram para o sítio k no habitat l é dado por $\mu c_{lj} w_{ki} x_t^{ji}$ (ver Figura 1). Portanto, podemos escrever um sistema de n equações vectoriais que descrevem a dinâmica metapopulacional e que é dado por

$$z_{t+1}^j = (1-\mu)F(z_t^j) + \sum_{l=1}^n \mu c_{jl} W F(z_t^l), \quad (4)$$

onde $W = [w_{ik}]_{i,k=1}^d$. A matriz W dita como os indivíduos distribuem-se nos habitats vizinhos e é denominada de matriz de distribuição populacional.

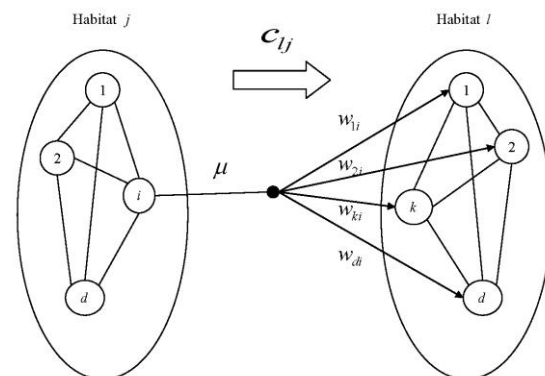


Figura 1: Distribuição populacional entre os habitats. Uma fração de indivíduos μ parte do sítio i do habitat j . Desses indivíduos, uma fração c_{lj} chega ao habitat l e distribuem-se em proporções dadas por w_{ki} , $i, k = 1, 2, \dots, d$ e $j, l = 1, 2, \dots, n$. Portanto, a fração de indivíduos que deixa o sítio i no habitat j e migra para o sítio k no habitat l é dada por $\mu c_{lj} w_{ki}$.

3 A estabilidade do estado sincronizado

A seguir, linearizamos o sistema de equações (4) em torno do estado sincronizado e obtemos um critério para a sua estabilidade local baseada no cálculo dos números transversais de Lyapunov.

Uma trajetória referente ao sistema (4) pertence ao estado sincronizado se a densidade populacional de todos os habitats é a mesma a cada passo de tempo t , ou seja, $z_t^j = z_t^s$, onde $z_t^s = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^d)$ e $j = 1, 2, \dots, n$. Substituindo $z_t^j = z_t^s$ em (2), obtemos que uma condição para a existência de soluções sincronizadas é $\sum_{j=1}^n c_{j1} = 1$, $j = 1, 2, \dots, n$. Além disso, a dinâmica de cada habitat no estado sincronizado satisfaz

$$z_{t+1}^s = (1 - \mu)F(z_t^s) + \mu WF(z_t^s). \quad (5)$$

A solução de (5) representa o estado sincronizado do modelo metapopulacional (4). Esse estado depende da dinâmica local dos habitats dada por F e do processo migratório entre eles. Estamos interessados em estudar a estabilidade assintótica do estado sincronizado, ou seja, quando órbitas que iniciam próximas a esse estado serão atraídas para ele. Para isso, supomos que a matriz C é diagonalizável e desacoplamos a matriz Jacobiana de (4) em n blocos de dimensão $d \times d$.

A linearização de (4) em torno do estado sincronizado resulta em

$$\Delta_{t+1} = J(Z_t^s)\Delta_t, \quad (6)$$

onde $\Delta_t \in \mathbb{R}^{n \times d}$ é a perturbação do estado sincronizado, $Z_t^s = (z_t^s, z_t^s, \dots, z_t^s) \in \mathbb{R}^{n \times d}$ é a trajetória metapopulacional sincronizada e $J(Z_t^s)$ é a matriz Jacobiana de (4) aplicada em Z_t^s . Observe que $J(Z_t^s)$ pode ser escrita na forma

$$J(Z_t^s) = (1 - \mu)I \otimes DF(z_t^s) + \mu(C \otimes W)DF(z_t^s), \quad (7)$$

onde I é a matriz identidade e \otimes representa o produto de Kronecker. Como C é diagonalizável, existe uma matriz inversível Q tal que $\Lambda^* = QCQ^{-1}$, onde $\Lambda^* = \text{diag}(\lambda_0, \lambda_1, \dots, \lambda_{n-1})$ e λ_j são os autovalores de C , $j = 0, 1, \dots, n-1$. Fazendo a mudança de variáveis $Y_t = (Q \otimes I)\Delta_t$ e considerando (6) e (7), temos

$$\begin{aligned} Y_{t+1} &= (Q \otimes I)((1 - \mu)I \otimes DF(z_t^s) + \mu C \otimes W)DF(z_t^s)\Delta_t \\ &= ((1 - \mu)Q \otimes DF(z_t^s) + \mu QC \otimes W)DF(z_t^s)\Delta_t, \end{aligned}$$

mas $\Delta_t = (Q \otimes I)^{-1}Y_t = (Q^{-1} \otimes I)Y_t$, portanto

$$Y_{t+1} = ((1 - \mu)I \otimes DF(z_t^s) + \mu \Lambda^* \otimes W)DF(z_t^s)Y_t,$$

ou seja,

$$Y_{t+1} = \bigoplus_{j=0}^{n-1} ((1 - \mu)I + \mu \lambda_j W)DF(z_t^s)Y_t, \quad (8)$$

onde \bigoplus representa o desacoplamento em n blocos de dimensão $d \times d$ da matriz Jacobiana de (4).

A importância desse desacoplamento por blocos está no fato que a estabilidade local do estado sincronizado pode ser estudada através do espectro dos n blocos de dimensão $d \times d$ dados em (8). É importante observar que a matriz C é duplamente estocástica (soma das linhas assim como o das colunas resulta no valor 1). Portanto, pelo teorema de Gershgorin, $\lambda_0 = 1$ é o autovalor dominante de C , Lancaster (1985). O bloco correspondendo a esse autovalor corresponde à matriz variacional do sistema de equações (5) que gera o estado sincronizado, enquanto os demais blocos correspondem às direções transversais e fornecem informações sobre a estabilidade assintótica local do estado sincronizado.

Seja o número paralelo de Lyapunov, h , dado por

$$h(z_0^s) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{0,\tau-1} \dots P_{0,1} P_{0,0}\|, \quad (9)$$

onde $P_{0,\tau} = (1 - \mu + \mu W)DF(z_t^s)$. Seja o maior número transversal de Lyapunov, K , dado por

$$K(z_0^s) = \max_{j=1, \dots, n-1} \left(\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|P_{j,\tau-1} \dots P_{j,1} P_{j,0}\| \right) \quad (10)$$

onde $P_{j,\tau} = (1 - \mu \lambda_j + \mu W)DF(z_t^s)$, $j = 1, \dots, n-1$. Seja ρ a medida natural para o mapeamento G , onde $G: \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k$ é dado por $G(z) = ((1 - \mu)I + \mu W)F(z)$, ou seja, o mapeamento que gera o estado sincronizado em (5). Considerando que $\ln^+ \|((1 - \mu)I + \mu \lambda_j W)DF(z)\|$ é integrável em relação a ρ , $j = 0, 1, \dots, n-1$, podemos aplicar o Teorema Ergódico de Oseledec, Eckman (1985), para garantir a existência de h e K para quase toda condição inicial z_0^s a menos de um conjunto de medida ρ nula e estabelecer um critério para a estabilidade assintótica local do estado sincronizado dado por

$$K < 1. \quad (11)$$

O valor de h está associado ao atrator sincronizado e trajetórias caóticas são observadas se $h > 1$, enquanto trajetórias periódicas se $h < 1$.

4 Simulações Numéricas

Descrevemos o comportamento do modelo metapopulacional em duas escalas através de simulações numéricas. O conjunto das trajetórias metapopulacionais é calculado usando (4), enquanto a dinâmica do estado sincronizado é obtida usando (5). Para determinar quando ocorre sincronização, definimos o erro de sincronização por

$$e_t = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n |\xi_t^j - \xi_t^{j+1}| \quad (12)$$

onde $\xi_t^j = x_t^{j1} + x_t^{j2} + \dots + x_t^{jd}$ e $\xi_t^{n+1} = \xi_t^1$. Assim, obtemos sincronização quando $e_t \rightarrow 0$. Observe

que sincronização ocorre se o número de indivíduos em todos os habitats é o mesmo. O maior número transversal de Lyapunov (K) e o número paralelo de Lyapunov (h) são calculados numericamente usando um algoritmo descrito em Shimada (1979) que calcula a separação média de trajetórias em direções ortonormais. Se $K < 1$, o atrator sincronizado é localmente estável, consequentemente condições iniciais próximas a ele fazem o modelo metapopulacional sincronizar. Em todas as simulações, representamos os valores de K e h em função da taxa de migração μ , além disso, representamos a constante de valor 1 para identificar as regiões onde as trajetórias sincronizadas são periódicas ou caóticas e sua estabilidade local.

A matriz de acoplamento entre os habitats C pode ser definida de diferentes formas. Duas configurações conhecidas são as do acoplamento com o vizinho mais próximo e acoplamento global, Earn et al. (2000). Ilustramos nossos resultados considerando a metapopulação acoplada com os dois vizinhos mais próximos em forma de anel com uma distribuição simétrica de indivíduos, ou seja, 50% para cada habitat. Portanto, a matriz C é diagonalizável e possui seus autovalores dados por:

$$\lambda_0 = 1 \text{ e } \lambda_j = \cos\left(\frac{2\pi j}{d}\right), \quad j = 1, \dots, n-1.$$

A dinâmica local de cada sítio (1) é dada pela função exponencial logística, $f(x) = x \exp(r(1-x))$, onde x representa o número de indivíduos e r a taxa de crescimento populacional. Uma órbita populacional dada pela função exponencial logística é bem conhecida e pode apresentar estados de equilíbrio, ciclos periódicos e caos, May (1974). Para valores de $0 < r < 2$, a órbita converge para o equilíbrio de valor 1. Para $2 < r < 2,526$, o ponto de equilíbrio é instável e surge um ponto de período 2 estável. À medida que aumentamos o valor de r , observam-se bifurcações dobrando de período e caos. Além disso, consideramos que os habitats são subdivididos em dois sítios e consideramos que não há migração entre eles. Portanto, a dinâmica local de cada habitat (2) é dada por $F(x_1, x_2) = (f(x_1), f(x_2))$, onde x_1 e x_2 representam as densidades de indivíduos do sítio 1 e do sítio 2. Outras dinâmicas locais e outras formas de acoplamento poderiam ser consideradas, mas nosso principal objetivo é ilustrar os efeitos sobre as populações considerando duas diferentes distribuições populacionais.

4.1 Distribuição preferencial

Na distribuição preferencial, consideramos que os indivíduos migram preferencialmente ao sítio 1. Portanto, a matriz W é dada por

$$W = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}. \quad (13)$$

Nesse caso, o sistema de equações (5) é dado por

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = (1-\mu) \begin{pmatrix} f(x_t^1) \\ f(x_t^2) \end{pmatrix} + \mu \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} f(x_t^1) \\ f(x_t^2) \end{pmatrix}. \quad (14)$$

As equações acima podem ser escritas na forma

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f(x_t^1) + \mu f(x_t^2) \\ f(x_t^2) - \mu f(x_t^1) \end{pmatrix}. \quad (15)$$

Observe que as equações acima que sintetizam duas populações acopladas por dispersão onde apenas uma delas migra. A partir delas, podemos calcular pontos fixos e analisar a sua estabilidade. Denotando os pontos fixos de (15) por $X^* = (x_1^*, x_2^*)$, obtemos

$$\begin{pmatrix} x_1^* \\ x_2^* \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1^* \exp(r(1-x_1^*)) + \mu x_2^* \exp(r(1-x_2^*)) \\ x_2^* \exp(r(1-x_2^*)) - \mu x_1^* \exp(r(1-x_1^*)) \end{pmatrix}.$$

A partir do sistema acima, obtemos 3 pontos fixos dados por: 1) $X_1^* = (0,0)$, 2) $X_2^* = (1,0)$ e

$$3) X_3^* = \left(x_1^*, 1 - \frac{\log(1/(1-\mu))}{r} \right).$$

O terceiro ponto não pode ser calculado analiticamente, mas podemos calculá-lo numericamente através do método iterativo. A estabilidade de cada ponto fixo é dada linearizando (15), obtendo-se

1) X_1^* é estável se $r < 0$.

2) X_2^* é estável se $0 < r < 2$ e $1 - \exp(-r) < \mu \leq 1$.

3) X_3^* é estável se $1 - \exp(-r+2) < \mu < 1 - \exp(-r)$.

O primeiro ponto fixo é caracterizado por taxas de crescimento inferiores a zero e não é aplicado ao modelo. O segundo ponto fixo é caracterizado por taxas de crescimento entre zero e 2, cuja dinâmica local de um sítio isolado resulta em um estado de equilíbrio. O último ponto fixo é estável num intervalo que relaciona a taxa de crescimento e a taxa de migração. A Tabela 1 mostra 3 diferentes valores da taxa de crescimento da função exponencial logística e os respectivos intervalos onde os pontos fixos X_2^* e X_3^* são estáveis.

Tabela 1. Comportamento de uma órbita populacional considerando a função exponencial logística e intervalo onde as trajetórias sincronizadas são um ponto fixo considerando a distribuição preferencial de indivíduos.

r	Órbita	Estabilidade de X_2^*	Estabilidade de X_3^*
1,8	Ponto Fixo	$\mu > 0,8347$	$\mu \leq 0,8347$
2,6	Período 4	–	$0,4 < \mu < 0,91$
3,1	Caótica	–	$0,67 < \mu < 0,95$

Na Figura 2, podemos observar a concordância entre as simulações numéricas e os intervalos onde as trajetórias sincronizadas são pontos fixos. A Figura 2(a) mostra extinção no sítio 2 e é caracterizada por alta dispersão. A Figura 2(b) mostra as trajetórias

diminuindo seu período com o aumento da taxa de migração. Mesmo quando a dinâmica local de cada sítio é caótica, as trajetórias podem ter um comportamento periódico devido ao processo migratório (Figura 2(c)). Além disso, devido ao movimento preferencial, os sítios no estado sincronizado tendem a ter mais densidade populacional no sítio 1.

A Figura 3 mostra o erro de sincronização e o maior número transversal de Lyapunov. Observamos que trajetórias sincronizadas com um comportamento periódico são estáveis, enquanto trajetórias sincronizadas com um comportamento caótico dependem da taxa de migração e do número de habitats. Assim, mostramos as regiões de estabilidade para o estado sincronizado considerando $r=3,1$. Para esse caso, observamos que taxas de migração superiores a 0,335 e inferiores a 0,95 geram trajetórias sincronizadas estáveis e o aumento no número de habitats de 5 para 10 não muda significativamente essa região de estabilidade.

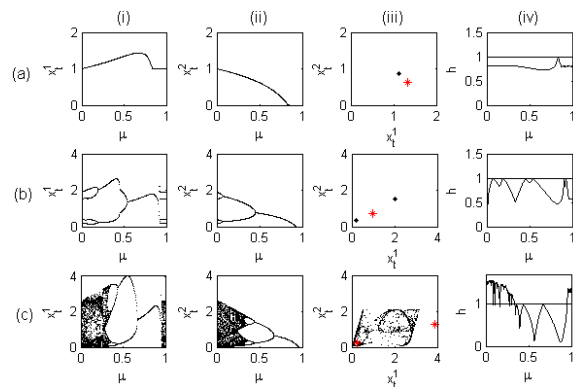


Figura 2. Trajetórias sincronizadas considerando 2 sítios em cada habitat e distribuição preferencial. Dinâmica local dos habitats dada por $F(x_1, x_2) = (x_1 \exp(r(1-x_1)), x_2 \exp(r(1-x_2)))$. (a) $r=1.8$. (b) $r=2.6$. (c) $r=3.1$. (i) x_1^1 vs μ . (ii) x_2^2 vs μ . (iii) x_2^2 vs x_1^1 , com $\mu=0,2$ (preto) e $\mu=0,5$ (vermelho*). (iv) h .

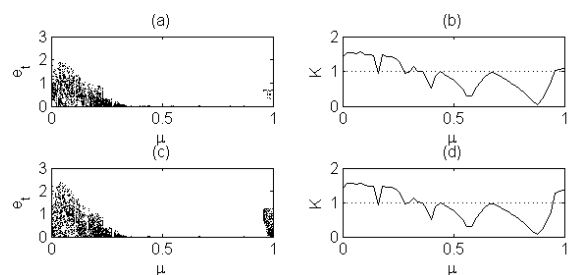


Figura 3. Erro de sincronização ((a) e (c)) e respectivo maior número transversal de Lyapunov ((b) e (d)). Os habitats estão acoplados com os dois vizinhos mais próximos em forma de anel e ocorre uma subdivisão em dois sítios. Dinâmica local dada por $F(x_1, x_2) = (x_1 \exp(r(1-x_1)), x_2 \exp(r(1-x_2)))$, com $r=3,1$. (a) 5 habitats. (b) 10 habitats. Nas regiões onde $K < 1$, ocorre sincronização.

4.2 Distribuição Uniforme

Na distribuição uniforme, os indivíduos migram para o habitat vizinho e distribuem-se nos sítios com

a mesma probabilidade. Nesse caso, a matriz W é dada por

$$W = \begin{pmatrix} 0.5 & 0.5 \\ 0.5 & 0.5 \end{pmatrix}. \quad (16)$$

Portanto, o sistema de equações (5) é dado por

$$\begin{pmatrix} x_{t+1}^1 \\ x_{t+1}^2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f(x_t^1) - 0,5\mu f(x_t^1) + 0,5\mu f(x_t^2) \\ f(x_t^2) - 0,5\mu f(x_t^2) + 0,5\mu f(x_t^1) \end{pmatrix}. \quad (17)$$

Observe que as equações acima sintetizam duas populações acopladas com dispersão simétrica, Hastings (1993), Kendall (1998).

A Figura 4 mostra o comportamento de (17) para 3 diferentes taxas de crescimento populacional. Para $r=1,8$, a trajetória sincronizada converge ao valor 1 que é exatamente o ponto de equilíbrio da função exponencial logística. Intuitivamente, poderíamos esperar que o modo sincronizado tivesse todos os sítios com a mesma densidade devido às simetrias das equações dadas em (17), mas isso não é exatamente o que acontece. Para $r=2,6$, cuja dinâmica local de um sítio isolado possui período 4, podemos observar diferentes trajetórias sincronizadas caracterizadas por taxas de migração pequenas. Isso mostra que pouca interação pode gerar diferentes dinâmicas mesmo quando os sítios possuem dinâmicas locais periódicas. Para $r=3,1$, a dinâmica local de um sítio isolado é caótica e observamos que as trajetórias sincronizadas são caracterizados por 3 comportamentos. Para taxas de migração pequenas ($\mu < 0,09$), as trajetórias sincronizadas são caóticas. Para taxas de migração intermediárias ($0,09 \leq \mu \leq 0,27$), elas possuem período 2. Para taxas de migração maiores de 0,27, elas são caóticas e estão sobre a diagonal de fase ($x_t^1 = x_t^2$).

Assim como no caso da distribuição preferencial, as trajetórias sincronizadas e periódicas são estáveis. Por outro lado, a estabilidade de trajetórias sincronizadas com um comportamento caótico depende do número de habitats e dos valores da taxa de migração (ver Figura 5).

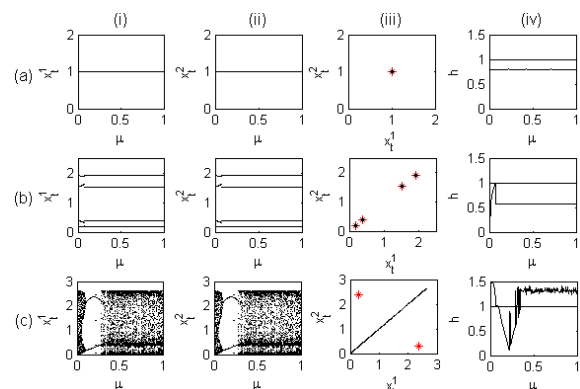


Figura 4. Trajetórias sincronizadas considerando 2 sítios em cada habitat e distribuição uniforme. Dinâmica local dos habitats dada por $F(x_1, x_2) = (x_1 \exp(r(1-x_1)), x_2 \exp(r(1-x_2)))$. (a) $r=1.8$. (b) $r=2.6$. (c) $r=3.1$. (i) x_1^1 vs μ . (ii) x_2^2 vs μ . (iii) x_2^2 vs x_1^1 , com $\mu=0,2$ (vermelho*) e $\mu=0,5$ (preto). (iv) h .

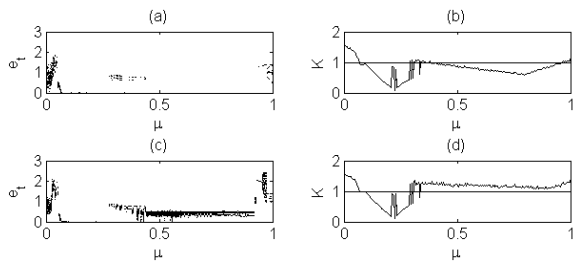


Figura 5. Erro de sincronização ((a) e (c)) e respectivo maior número transversal de Lyapunov ((b) e (d)). Os habitats estão acoplados com os dois vizinhos mais próximos em forma de anel e ocorre uma subdivisão em dois sítios. Dinâmica local dada por $F(x_1, x_2) = (x_1 \exp(r(1-x_1)), x_2 \exp(r(1-x_2)))$, com $r = 3,1$. (a) 5 habitats. (b) 10 habitats. Nas regiões onde $K < 1$, ocorre sincronização.

5 Discussão

Nesse trabalho, consideramos um modelo metapopulacional em duas escalas geográficas. Na escala regional o modelo descreve a dinâmica de habitats conectados por movimentos migratórios. Na escala local, consideramos granularidades nos habitats no sentido que cada habitat é subdividido em sítios. A partir disso, analisamos o fenômeno de sincronização entre os habitats, ou seja, os habitats evoluindo com a mesma densidade populacional. Obtemos um critério para a estabilidade local de trajetórias sincronizadas baseado no cálculo dos números transversais de Lyapunov. O critério é obtido através do processo de linearização do sistema de equações (4) que dita a dinâmica do modelo. A decomposição por blocos da matriz Jacobiana de (4) nos permite analisar o comportamento do estado sincronizado e sua estabilidade local. A idéia é que um dos blocos corresponde ao sistema de equações (5) que ditam a dinâmica do estado sincronizado, enquanto os demais blocos correspondem às direções transversais fornecendo informações sobre a sua estabilidade.

Nossas observações baseadas em resultados teóricos e em simulações numéricas mostram a importância de analisarmos um modelo metapopulacional em duas escalas. O caso de distribuição preferencial, indivíduos migram ao sítio 1 ao chegarem no habitat vizinho, mostra um efeito estabilizador sobre as trajetórias sincronizadas ao aumentarmos os valores da taxa de migração (Figura 2). Ao considerarmos distribuição uniforme, indivíduos distribuem-se com a mesma probabilidade nos sítios vizinhos, as trajetórias sincronizadas mudam a sua dinâmica em relação ao caso da distribuição preferencial. Esse caso é caracterizado por trajetórias sincronizadas de período 2 e trajetórias sincronizadas em fase (Figura 4). A metapopulação seguindo a trajetória sincronizada de período 2 apresenta os habitats evoluindo com a mesma densidade, enquanto a trajetória sincronizada em fase todos sítios em todos os habitats evoluem com a mesma densidade.

As simulações numéricas foram ilustradas considerando apenas dois sítios em cada habitat. Essa consideração foi feita pois as equações que geram o estado sincronizado sintetizam duas populações conectadas por movimentos migratórios, Hastings (1993) e Kendall (1998). Além de descrevermos as estruturas espaciais entre as duas populações através das equações que geram o estado sincronizado (Figuras 2 e 4), analisamos a sua estabilidade local (Figuras 3 e 5) considerando um modelo com sítios distribuídos em duas escalas geográficas.

Agradecimentos

VM agradece a CAPES pelo apoio financeiro.

Referências Bibliográficas

- Allen, J. C.; Schauffer, W.M. and Rosko, D. (1993). Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise. *Nature*, Vol. 364, pp. 229-232. DOI: [10.1038/364229a0](https://doi.org/10.1038/364229a0)
- Earn, D.J.D.; Levin, S.A. and Rohani P. (2000). Coherence and Conservation. *Science*, Vol. 290, pp.1360-1364. DOI: [10.1126/science.290.5495.1360](https://doi.org/10.1126/science.290.5495.1360)
- Eckman, J. P. and Ruelle D. (1985). Ergodic theory of chaos and strange attractors. *Rev. Modern Phys.*, Vol 57, pp. 617-656. DOI: [10.1103/RevModPhys.57.617](https://doi.org/10.1103/RevModPhys.57.617)
- Hastings, A. (1993). Complex interactions between dispersal and dynamics: lessons from coupled logistic equations. *Ecology*, Vol. 74, pp. 1362-1372. DOI: [10.2307/1940066](https://doi.org/10.2307/1940066)
- Kendall, B.E. (1998). Spatial Structure, Environmental, Heterogeneity, and Population Dynamics: Analysis of the Coupled Logistic Map. *Theor. Pop. Biol.*, Vol. 54, pp. 11-37. DOI: [10.1006/tpbi.1998.1365](https://doi.org/10.1006/tpbi.1998.1365)
- Lancaster, P. and Tismenetsky, M. (1985). *The Theory of Matrices*. Academic Press. London.
- Levins R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environments heterogeneity for biological control. *Bull. Entom. Soc. Am.*, Vol. 15, pp. 237-240.
- May, R. M. and Lloyd, A. L. (1999). Synchronicity, chaos and population cycles: spatial coherence in an uncertain world. *Trends Ecol. Evol.*, Vol. 14, pp. 417-418. DOI: [10.1016/S0169-5347\(99\)00171-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)00171-6)
- May, R. M. (1974). Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. *Science*, Vol. 186, pp. 645-647. DOI: [10.1126/science.186.4164.645](https://doi.org/10.1126/science.186.4164.645)
- Shimada, I. and Nagashima, T. (1979). A Numerical Approach to Ergodic Problem of Dissipative Dynamical Systems. *Prog. Theor. Phys.*, Vol. 61, pp. 1605-1616. DOI: [10.1143/PTP.61.1605](https://doi.org/10.1143/PTP.61.1605)
- Silva, J. A. L. and Giordani, F. T. (2006). Density-dependent migration and synchronism in metapopulations. *Bull. Math. Biol.*, Vol. 68, pp. 451-465. DOI: [10.1007/s11538-005-9054-8](https://doi.org/10.1007/s11538-005-9054-8)