

Proceeding Series of the Brazilian Society of Computational and Applied Mathematics

---

## Sincronismo em um novo modelo metapopulacional com migração independente da densidade

Francisco Helmuth Soares Dias<sup>1</sup>

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

Jacques Aveline Loureiro da Silva<sup>2</sup>

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

**Resumo.** Neste trabalho apresentamos um novo modelo metapopulacional com migração independente da densidade. Obtemos também um critério para a estabilidade do estado síncrono, baseado no cálculo do número de Lyapunov Transversal do atrator sincronizado.

**Palavras-chave.** Metapopulação, Estabilidade, Sincronismo, Número de Lyapunov

### 1 Introdução

As pesquisas em dinâmicas populacionais têm crescido nas últimas décadas, principalmente aquelas que consideram que a população está dividida em pequenos fragmentos adequados para reprodução e sobrevivência da espécie, ditos sítios ou *patches*, e ao conjunto discreto deles denominado metapopulação, como pode ser visto em [5, 7].

O termo metapopulação foi utilizado pioneiramente por Levins [6], para descrever uma população de populações. Uma metapopulação em que todos os seus sítios possuem a mesma dinâmica local (reprodução e sobrevivência) é dita homogênea. Caso contrário, a metapopulação é dita heterogênea.

Os sítios estão cercados por um ambiente hostil e totalmente impróprio para reprodução e sobrevivência. A conexão entre eles ocorre através de movimentos migratórios. Neste trabalho, migração e dispersão terão o mesmo significado, e serão utilizadas para descrever o movimento dos indivíduos de um sítio para outro.

Com a movimentação entre os sítios, pode-se dar início a um outro processo muito importante, denominado sincronização. Segundo [3], a sincronização está fortemente correlacionada com a extinção da metapopulação. 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, a partir do qual oscilam de maneira idêntica.

---

<sup>1</sup>kxchico@yahoo.com.br

<sup>2</sup>jaqx@mat.ufrgs.br

## 2 O modelo metapopulacional

Consideremos uma metapopulação homogênea formada por  $n$  sítios enumerados de 1 até  $n$ . Em cada *patche* existe uma população de uma única espécie, chamada população local ou subpopulação. Denotamos por  $x_t^i \in \mathbb{R}$  o número de indivíduos do sítio  $i$  no instante de tempo  $t$  e vamos supor que uma função  $f$ , suave em  $[0, \infty]$ , descreve o processo de dinâmica local. Então, na ausência de migração entre os sítios, a evolução de cada população é dada por

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

Exemplos para a função  $f$  podem ser encontrados em [4].

Terminado o processo de dinâmica local em cada sítio, ocorre o processo de migração. A cada passo de tempo, uma fração  $\mu$  de indivíduos,  $\mu \in [0, 1]$ , deixa um dado sítio e migra para outros sítios mais próximos. Dos indivíduos que migram dos sítios vizinhos  $j$ , uma fração  $c_{ij}$  chegará ao sítio  $i$ . Por se tratar de um processo de curta duração, supomos que não há perdas durante essa movimentação, ou seja,  $\sum_{i=1}^n c_{ij} = 1, j = 1, 2, \dots, n$ . Assumimos também que  $c_{ii} = 0$ . Os elementos  $c_{ij}$  formam a matriz de conexão  $C = [c_{ij}]$ ,  $i, j = 1, 2, \dots, n$ .

Uma vez que existe a dispersão, precisamos definir a topologia da rede. Como queremos evitar efeitos de fronteira, utilizaremos redes unidimensionais em forma de anéis cíclicos. Neste caso, a matriz de conexão para um anel cíclico de conexão local é dada por

$$C = \begin{bmatrix} 0 & \frac{1}{2} & 0 & \cdots & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & \frac{1}{2} & 0 & \frac{1}{2} \\ \frac{1}{2} & 0 & \cdots & 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{bmatrix}, \quad (2)$$

e para um anel cíclico de conexão global

$$C = \begin{bmatrix} 0 & \frac{1}{n-1} & \frac{1}{n-1} & \cdots & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & 0 & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & 0 & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \frac{1}{n-1} \\ \frac{1}{n-1} & \frac{1}{n-1} & \cdots & \frac{1}{n-1} & 0 \end{bmatrix}. \quad (3)$$

Levando em conta as considerações anteriores, podemos escrever um sistema de equações que descreve a dinâmica metapopulacional, dado por

$$x_{t+1}^i = (1 - \mu)f(x_t^i) + \mu \sum_{j=1}^n c_{ij} \frac{f(x_t^i)}{\sum_{k=1}^n c_{kj} f(x_t^k)} f(x_t^j), \quad i = 1, 2, \dots, n. \quad (4)$$

### 3 Sincronização

A sincronização do sistema (4) é obtida quando todos os sítios apresentam a mesma densidade populacional em cada tempo  $t$ . Isto significa que  $x_t^i = x_t, \forall i = 1, 2, \dots, n$ . Logo, substituindo isso em (4), obtemos

$$x_{t+1}^i = (1 - \mu)f(x_t) + \mu \frac{\sum_{j=1}^n c_{ij} f(x_t)}{n} + \mu \frac{\sum_{k=1}^n c_{kj} f(x_t)}{n}, \quad i = 1, 2, \dots, n.$$

Já sabemos que  $\sum_{i=1}^n c_{ij} = 1, j = 1, 2, \dots, n$ . Supondo que  $\sum_{j=1}^n c_{ij} = 1, i = 1, 2, \dots, n$ , obtemos que a matriz  $C$  é duplamente estocástica, e por consequência a expressão acima torna-se

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

que é exatamente a dinâmica de um sítio isolado dada em (1). Portanto, a dinâmica de cada sítio no estado sincronizado satisfaz a dinâmica de um sítio isolado.

Consideremos a órbita sincronizada  $s_t = (x_t, x_t, \dots, x_t) \in \mathbb{R}^n$  do sistema (4). Queremos determinar se as órbitas que iniciam próximas do estado sincronizado, serão atraídas para este estado. Com este objetivo, linearizamos o sistema (4) em torno da órbita sincronizada. Para isso, calculamos a matriz Jacobiana e aplicamos ela na órbita sincronizada, obtendo

$$J(s_t) = \Omega f'(x_t), \tag{5}$$

onde  $\Omega = I_n - \mu B$ ,  $I_n$  é a matriz identidade de ordem  $n$  e  $B = [b_{ij}]$  é a matriz quadrada de ordem  $n$  definida por

$$b_{ij} = \begin{cases} \sum_{k=1}^n c_{ik}^2, & \text{se } i = j, \\ \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n c_{ik}c_{jk} - c_{ij}, & \text{se } i \neq j. \end{cases} \tag{6}$$

Uma matriz é circulante se ela é da forma

$$\begin{bmatrix} a_0 & a_1 & \cdots & a_{n-2} & a_{n-1} \\ a_{n-1} & a_0 & a_1 & \cdots & a_{n-2} \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ a_2 & \cdots & \ddots & \ddots & a_1 \\ a_1 & a_2 & \cdots & a_{n-1} & a_0 \end{bmatrix} = circ(a_0, a_1, \dots, a_{n-1}).$$

Podemos observar que a partir da segunda linha, cada linha avança um elemento para a direita relativamente à linha precedente. Dessa forma, as matrizes circulantes ficam completamente especificadas pelo vetor que forma a primeira linha.

Temos que a matriz  $B$  é circulante. Logo, existe uma matriz  $F$  que diagonaliza a matriz  $B$  [1]. Mais precisamente,  $B = FDF^{-1}$ , onde  $F = [f_{ij}]$  é a matriz de Fourier, definida por  $f_{ij} = \frac{1}{\sqrt{n}}(\exp(-\frac{2\pi}{n}\sqrt{-1}))^{(i-1)(j-1)}$ ,  $i, j = 1, \dots, n$ , e  $D = \text{diag}(\lambda_0, \lambda_1, \dots, \lambda_{n-1})$ , sendo  $\lambda_0, \lambda_1, \dots, \lambda_{n-1}$ , os autovalores da matriz  $B$ .

Uma vez que  $\sum_{j=1}^n b_{ij} = 0$ , segue que  $\lambda_0 = 0$  é um autovalor simples da matriz  $B$  associado ao autovetor  $v = (1, 1, \dots, 1)^T$ , já que

$$\begin{aligned} Bv &= \left( \sum_{j=1}^n b_{1j}, \sum_{j=1}^n b_{2j}, \dots, \sum_{j=1}^n b_{nj} \right)^T \\ &= (0, 0, \dots, 0)^T \\ &= 0v. \end{aligned}$$

Portanto, a matriz  $\Omega$  toma a forma

$$\Omega = F \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & & & \\ \vdots & & I_{n-1} - \mu\bar{D} & \\ 0 & & & \end{bmatrix} F^{-1}, \tag{7}$$

onde  $\bar{D} = \text{diag}(\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_{n-1})$ .

Observemos que  $\omega = 1$  é um autovalor simples de  $\Omega$  e seu correspondente autovetor é exatamente a diagonal do espaço de fase que é precisamente o estado sincronizado. Isto significa, que as perturbações nesse espaço podem ocorrer livremente. Já as perturbações no espaço gerado pelos autovalores de  $(I_{n-1} - \mu\bar{D})$  são transversais ao estado sincronizado e deverão tender a zero para obtermos estabilidade assintótica.

Como o objetivo é verificar o crescimento das perturbações transversais à órbita sincronizada, basta considerar

$$J(s_t) = F[(I_{n-1} - \mu\bar{D})f'(x_t)]F^{-1},$$

e analisar a evolução da equação de perturbação, dada por

$$\Delta_{t+1} = (I_{n-1} - \mu\bar{D})f'(x_t)\Delta_t,$$

onde  $\Delta_t$  é um vetor perturbação em  $\mathbb{R}^{n-1}$ .

Escolhendo uma perturbação inicial  $\Delta_0$  qualquer, obtemos

$$\Delta_t = (I_{n-1} - \mu\bar{D})f'(x_{t-1}) \cdots (I_{n-1} - \mu\bar{D})f'(x_1)(I_{n-1} - \mu\bar{D})f'(x_0)\Delta_0.$$

Desta forma a perturbação tenderá a zero quando  $t \rightarrow \infty$  se, e somente se,

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \| P_{\tau-1} \cdots P_1 P_0 \|^{1/\tau} < 1, \tag{8}$$

onde  $P_t = (I_{n-1} - \mu\bar{D})f'(x_t)$ , com  $t = 0, 1, 2, \dots$   
 Podemos escrever,

$$\| P_{\tau-1} \cdots P_1 P_0 \|^{1/\tau} = \|(I_{n-1} - \mu\bar{D})^\tau\| \prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t)|.$$

Portanto, temos que

$$L_\perp(x_0) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| P_{\tau-1} \cdots P_1 P_0 \|^{1/\tau} = L(x_0)\Lambda,$$

onde

$$L(x_0) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t)|^{1/\tau}, \tag{9}$$

é o número de Lyapunov com órbita iniciando em  $x_0$  e  $\Lambda$  é o raio espectral de  $(I_{n-1} - \mu\bar{D})$ , ou seja,

$$\max_{1 \leq i \leq n-1} \{|1 - \mu\lambda_i|\}. \tag{10}$$

Considerando que a função  $f$  preserva a medida natural  $\rho$ , aplicando o logaritmo natural em  $\prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t)|^{1/\tau}$  e utilizando o Teorema de Birkoff [2], podemos escrever (9) na forma

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{t=0}^{\tau-1} \ln |f'(x_t)| = \int_0^\infty \ln |f'(x)| d\rho(x),$$

para todo  $x_0$ , a menos de um conjunto de medida  $\rho$  nula. Consequentemente, o número de Lyapunov é dado por

$$L = e^{\int_0^\infty \ln |f'(x)| d\rho(x)}.$$

Podemos assim, a menos de um conjunto de medida  $\rho$  nula, eliminar a dependência do número de Lyapunov de  $x_0$  e estabelecer  $L_\perp = L\Lambda < 1$ , como critério para a estabilidade assintótica do atrator sincronizado.

## 4 Aplicações

### 4.1 Rede local

Neste caso temos que a matriz  $C$  é dada por (2) e a matriz  $B$  (para  $n \geq 6$ ) torna-se  $B = circ(\frac{1}{2}, -\frac{1}{2}, \frac{1}{4}, 0, \dots, 0, \frac{1}{4}, -\frac{1}{2})$ . Como a matriz  $B$  é circulante, seus autovalores são da forma

$$\lambda_k = \sum_{j=0}^{n-1} b_j(\xi_k)^j, \tag{11}$$

com  $\xi_k = \exp(\frac{2\pi k}{n}\sqrt{-1})$ ,  $k = 0, \dots, n-1$ . Com alguns cálculos, chegamos que

$$\lambda_k = \cos^2\left(\frac{2\pi k}{n}\right) - \cos\left(\frac{2\pi k}{n}\right).$$

Para  $k = 0$  temos  $\lambda_k = 0$ , que é o autovalor associado a diagonal do espaço de fase. Estamos interessados nas perturbações transversais à diagonal do espaço de fase. Dessa forma,

$$\Lambda = \max_{1 \leq i \leq n-1} \left\{ \left| 1 - \mu \left[ \cos^2 \left( \frac{2\pi i}{n} \right) - \cos \left( \frac{2\pi i}{n} \right) \right] \right| \right\}.$$

Portanto,

$$L_{\perp}(x_0) = \max_{1 \leq i \leq n-1} \left\{ \left| 1 - \mu \left[ \cos^2 \left( \frac{2\pi i}{n} \right) - \cos \left( \frac{2\pi i}{n} \right) \right] \right| \right\} L(x_0).$$

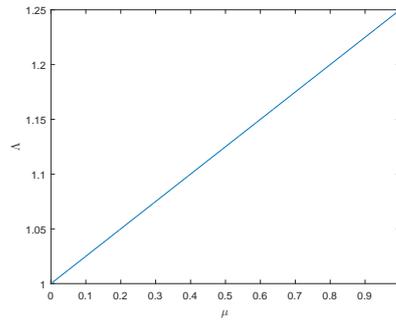


Figura 1:  $\Lambda$  em função de  $\mu$

## 4.2 Rede global

Considerando a rede global, representada pela matriz (3), temos que a matriz  $B$  é dada por  $B = circ \left( \frac{1}{n-1}, -\frac{1}{(n-1)^2}, \dots, -\frac{1}{(n-1)^2} \right)$ . Da mesma forma, que no caso anterior, os autovalores de  $B$  são dados por (11). Para  $k = 0$ , temos o autovalor  $\lambda_k = 0$ , o qual está associado ao estado síncrono e não nos interessa. Já, para  $k \neq 0$ ,

$$\lambda_k = \frac{1}{n-1} - \frac{1}{(n-1)^2} \sum_{j=1}^{n-1} (\xi_k)^j.$$

Mas,  $\sum_{j=1}^{n-1} (\xi_k)^j = -1$ , logo,

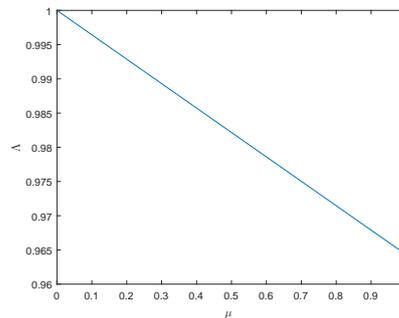
$$\lambda_k = \frac{n}{(n-1)^2}, \quad k = 1, \dots, n-1.$$

Consequentemente,

$$\Lambda = \left| 1 - \mu \frac{n}{(n-1)^2} \right|,$$

e dessa maneira,

$$L_{\perp}(x_0) = \left| 1 - \mu \frac{n}{(n-1)^2} \right| L(x_0).$$

Figura 2:  $\Lambda$  em função de  $\mu$ 

## 5 Conclusões

Desenvolvemos um critério para a análise da estabilidade local assintótica da solução sincronizada do sistema (4). Concluimos que quando o número de Lyapunov Transversal  $L_{\perp} < 1$ , ocorre estabilidade local do estado síncrono e para  $L_{\perp} > 1$  corre instabilidade local do estado síncrono.

Podemos notar ainda, que em ambas as redes local e global, o número de Lyapunov transversal é calculado como o produto de uma componente associada à rede e à taxa de migração, e outra componente dependente da dinâmica local.

## Referências

- [1] P. J. Davis *Circulant Matrices*. John Wiley & Sons Inc, 1979.
- [2] L. J. Díaz, D. R. Jorge *Uma introdução aos Sistemas Dinâmicos via Frações Contínuas*. IMPA, Rio de Janeiro, 2007.
- [3] D. J. D. Earn, S. A. Levin and P. Rohani. Coherence and conservation, *Science*, 290:1360-1364, 2000.
- [4] M. P. Hassell. Density-dependence in single-species populations, *J. Anim. Ecology*, 44:283-295, 1975.
- [5] V. A. A. Jansen and A. L. Lloyd. Local stability analysis of spatially homogeneous solutions of multi-patch systems, *J. Math Biol.*, 41:232-252, 2000.
- [6] R. Levins. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control, *Bulletin of Entomological Society of America*, 15(3):237-240, 1969.
- [7] 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.