

Sincronização de um Modelo Metapopulacional com Taxa de Reprodução Intrínseca Dependente do Tempo

Carlos E. Espinosa,

Programa de Pós-Graduação em Engenharia Mecânica, UFRGS
90050-170, Porto Alegre, RS
E-mail: eduardo.espinosa@ufrgs.br

Jacques A. L. da Silva

Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, UFRGS
91509-900, Porto Alegre, RS
E-mail: jaqx@mat.ufrgs.br

Resumo: *O estudo de sincronização de sistemas metapopulacionais desperta interesse dos estudiosos na área de biologia matemática, uma vez que é a partir da sincronização que podemos avaliar e prever o risco da extinção de espécies. Este presente trabalho propõe estudar os fatores que causam o fenômeno da sincronização de um modelo metapopulacional com taxa de reprodutividade intrínseca dependente do tempo. Apresentamos condições que o sistema deva satisfazer para obtermos sincronização, a qual é determinada por dois parâmetros distintos: o número de Lyapunov, que está relacionado à dinâmica local, e Λ , que está relacionado à migração. O produto desses dois parâmetros estabelece um critério para estabilidade local assintótica de órbitas caóticas, possibilitando ou não a sincronia do sistema. Apresentamos resultados numéricos afim de verificar o critério analítico para a sincronização.*

Palavras-chave: *Metapopulação, Sincronização, Extinção, Estabilidade Local Assintótica*

1 Exposição e formulação problema

Considere n sítios numerados de 1 a n . Em cada um desses sítios existe uma população de uma única espécie a qual denotamos de população local, ou subpopulação. Esses sítios estão cercados por um ambiente hostil e inadequado para a sobrevivência e persistência da espécie. A cada geração (a cada passo de tempo), essas populações passam por dois processos distintos: a dinâmica local, composta pela reprodução e sobrevivência e a dispersão¹ (migração). Supomos que a dinâmica local precede a migração.

A taxa de reprodução intrínseca r depende do tempo, ou seja, $r_{t+1} = g(r_t)$, onde r é a taxa de reprodutividade intrínseca da população e g é uma função suave dada. Logo, a função f que incorpora os processos de reprodução e sobrevivência possui duas variáveis dependentes do tempo, a saber, x e r , e é definida como

$$x_{t+1} = f(x_t; r_t) = x_t e^{r_t(1-x_t)}, \quad (1)$$

$t \geq 0$, $i = 1, \dots, n$, onde f representa uma função suave definida em $[0, \infty)$.

Após transcorrido o processo de reprodução e sobrevivência, temos o início do processo migratório. A cada tempo t , após a dinâmica local, uma fração μ de indivíduos deixa um dado sítio e migra para outros sítios mais próximos. Trabalharemos com a migração independente da densidade tal que $0 \leq \mu \leq 1$.

¹Ambas as palavras migração e dispersão serão denotadas para descrever os movimentos de um sítio para o outro, portanto, não há diferença entre elas.

Consideramos $C = [c_{ji}]$ a matriz de acoplamento dos sítios, onde c_{ji} indica a proporção de indivíduos que sai do sítio i e chega no sítio j . Supomos que a matriz C é duplamente estocástica (o que reflete o fato de não haver morte durante o processo migratório). Assumimos ainda que $c_{ii} = 0$ (não há migração para o próprio sítio). Desta forma a dinâmica da metapopulação é dada por

$$G(X_t) = x_{t+1}^i = (1 - \mu)f(x_t^i; r_t) + \sum_{j=1}^n c_{ij}\mu f(x_t^j; r_t), \quad (2)$$

para $i, j = 1, \dots, n$.

O primeiro termo do lado direito da equação (2) representa os indivíduos que permanecem no sítio i no tempo t , enquanto que o segundo termo representa a soma de todos os imigrantes do sítio i . Para evitar efeitos de fronteira, trabalhamos com condições de contorno periódicas em formas de anéis cíclicos. Quando só há migração para os dois vizinhos adjacentes ao sítio i , denotamos conexão local. Quando temos migração para todos os sítios vizinhos ao sítio i , dizemos que a conexão é global. Padrões de migração realísticos encontram-se entre a conexão global e local [1]. A topologia da rede se dará somente através de anéis cíclicos de conexão global, uma vez que para conexão local os sítios não sincronizam para nenhum valor de função migratória μ [2].

Dinâmicas síncronas ocorrem quando todos os sítios com condições iniciais diferentes, apresentam o mesmo número de indivíduos a cada tempo t . Uma sincronização é perfeita ou total se todos os sítios apresentarem a mesma densidade populacional em cada tempo t , isto é,

$$x_t^j = x_t^i = x_t, \quad (3)$$

$i, j = 1, \dots, n$.

Matematicamente, sincronização significa que a dinâmica do sistema está restrita a um subespaço invariante. Uma órbita iniciada nessa reta, permanece nela ao longo do tempo. Nosso objetivo é analisar a estabilidade local assintótica das soluções sincronizadas, ou seja, determinaremos se órbitas que iniciam próximas do estado sincronizado serão atraídas ou repelidas para esse estado.

2 Resultados Obtidos

Para analisar a estabilidade local assintótica, vamos decompor \mathbb{R}^n em um espaço de dimensão 1 o qual se restringe ao movimentos síncronos e $n - 1$ subespaços que são transversais a esse subespaço. Para desenvolver o critério de estabilidade, faremos a perturbação transversal desses subespaços transversais tenderem a zero.

Considere $X_t = (x_t^1, \dots, x_t^n; r_t)$. Definimos por $X_t^* = (x_t, \dots, x_t; r_t)^T \in \mathbb{R}^n$ uma órbita sincronizada. É fácil ver que ao aplicarmos a órbita sincronizada no sistema (2) obtemos

$$x_{t+1} = f(x_t; r_t), \quad (4)$$

$i = 1, \dots, n, \forall t$. Logo, a dinâmica de cada sítio no estado sincronizado satisfaz a dinâmica de um sítio isolado.

A Jacobiana associada ao sistema (2) é dada por

$$J(X_t) = \frac{\partial G(X_t)}{\partial (x_t^1, \dots, x_t^n)}. \quad (5)$$

De (5), podemos definir

$$f'(x_t; r_t) = \frac{\partial f(x_t; r_t)}{\partial x_t}, \quad (6)$$

ou seja, derivamos f somente em relação a x , e não a r .

Para analisar a estabilidade local assintótica das soluções sincronizadas, linearizamos o sistema (2), dado por $X_{t+1} = G(X_t)$, em torno da órbita sincronizada, e obtemos

$$\Delta_{t+1} = J(X_t^*)\Delta_t, \tag{7}$$

onde $J(X_t^*)$ é a Jacobiana do sistema aplicada na órbita síncrona e Δ_t representa uma pequena perturbação do estado sincronizado. A matriz Jacobiana aplicada na órbita sincronizada é dada por

$$J(X_t^*) = f'(x_t; r_t)(I - \mu B), \tag{8}$$

onde I é a matriz identidade e $B = I - C$.

Notamos que $\lambda = 0$ é um autovalor de B associado ao autovetor $v = (1, 1, \dots, 1)^T$, e portanto, $\lambda = 1$ é um autovalor de $I - \mu B$ associado ao autovetor $v = (1, 1, \dots, 1)^T$. Pelo teorema de Gershgorin [2], $\lambda = 1$ é autovalor dominante de $I - \mu B$.

Sem perda de generalidade, supomos que na conexão entre os sítios não exista nenhum conglomerado isolado, isto é, que a matriz C é irredutível². Pelo Teorema de Perron-Frobenius [2], a matriz irredutível C possui $\lambda = 1$ como seu autovalor simples associado ao autovetor $v = (1, 1, \dots, 1)^T$. Com isso, $\lambda = 0$ é autovalor simples da matriz B . Então existe uma base no \mathbb{R}^n na qual a transformação linear dada por B assume uma forma de matriz diagonal em bloco. A matriz B pode ser representada como:

$$B = Q \begin{bmatrix} 0 & \dots & 0 \\ \vdots & & \\ 0 & & A \end{bmatrix} Q^{-1}, \tag{9}$$

onde A é uma matriz $(n - 1) \times (n - 1)$ e Q é uma matriz mudança de base apropriada. Portanto,

$$I - \mu B = Q \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & & & \\ \vdots & & & \\ 0 & & I - \mu A & \end{bmatrix} Q^{-1} \tag{10}$$

possui um autovalor $\lambda = 1$ que está associado ao autovetor $v = (1, \dots, 1)^T$ o qual é diagonal do espaço de fase, isto é, é o subespaço invariante que se restringe ao movimentos síncronos. Qualquer perturbação poderá ocorrer nesse subespaço que ainda assim continuará no mesmo. Entretanto, as perturbações em $I - \mu A$ são transversais a diagonal de fase e deverão tender a zero para que possamos verificar a estabilidade do estado síncrono.

Com a finalidade de estudar o crescimento das perturbações transversais á órbita sincronizada, consideramos

$$J(X_t) = Q f'(x_t; r_t)(I - \mu A)Q^{-1} \tag{11}$$

e analisamos a evolução da componente transversal do mesmo

$$\Delta_{t+1} = f'(x_t; r_t)(I - \mu A)\Delta_t, \tag{12}$$

onde Δ é um vetor perturbação no \mathbb{R}^{n-1} .

A análise da estabilidade de (12) é feita utilizando a teoria dos expoentes de Lyapunov [3]. Utilizando uma técnica que desacopla o sistema (7), supondo A diagonalizável e fazendo uma mudança de variável $\Delta = S\bar{\Delta}$ (ver em Espinosa [2]), obtemos

$$\bar{\Delta}_{t+1} = f'(x_t; r_t)(I - \mu D)\bar{\Delta}_t, \tag{13}$$

²Uma matriz não-negativa é dita redutível se existir uma partição do conjunto de índices $1, \dots, n$ em conjuntos disjuntos não-vazios I_1 e I_2 tal que $a_{ij} = 0$ toda a vez que $i \in I_1$ e $j \in I_2$. Caso contrário, a matriz é dita irredutível.

onde D é a matriz diagonal dos autovalores de A . Portanto, afim de encontrarmos a estabilidade transversal da órbita sincronizada, temos que a perturbação transversal se aproximará de zero, se e somente se

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \|Q_{t-1} \dots Q_1 Q_0\|^{1/t} < 1 \tag{14}$$

onde $Q_t = (I - \mu D)f'(x_t; r_t)$, para todos autovalores da matriz A . Deste modo, as perturbações transversais ao subespaço invariante tendem a zero. Lembramos que as perturbações paralelas podem ocorrer livremente pois sempre estarão no estado síncrono.

Temos que

$$\begin{aligned} \|Q_{t-1} \dots Q_1 Q_0\| &= \|(I - \mu D)f'(x_{t-1}) \dots (I - \mu D)f'(x_1)(I - \mu D)f'(x_0)\| \\ &= \|(I - \mu D)^t\| \prod_{t=0}^{t-1} |f'(x_t)|. \end{aligned} \tag{15}$$

Portanto,

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \|Q_{\tau-1} \dots Q_1 Q_0\|^{1/\tau} = L(x_0; r_0)\Lambda \tag{16}$$

onde

$$L(x_0; r_0) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t; r_t)|^{1/\tau} \tag{17}$$

é o número de Lyapunov com órbita iniciando em x_0 e com taxa de reprodutividade inicial r_0 , enquanto Λ é dado por

$$\Lambda = \max_{i=2, \dots, n} (|1 - \mu \lambda_i|). \tag{18}$$

Para cada $i = 2, \dots, n$, $L(x_0; r_0)|1 - \mu \lambda_i|$ representa um número de Lyapunov Transversal, e $i = 1$ representa o número de Lyapunov Paralelo, que somado com os anteriores resultam nos n números de Lyapunov associados ao sistema (2). Portanto se quisermos obter estabilidade assintótica consideramos apenas o maior valor do número de Lyapunov transversal, uma vez que este corresponde à direção da maior expansão $L(x_0; r_0)\Lambda > 1$ ou menor contração $L(x_0; r_0)\Lambda < 1$ das órbitas [2].

A menos de conjuntos de medida ρ nula, podemos eliminar a dependência do Número de Lyapunov em x_0 e estabelecer o critério para estabilidade local assintótica:

$$\begin{aligned} L\Lambda > 1 &\Rightarrow \text{Instabilidade Local do Estado Síncrono} \\ L\Lambda < 1 &\Rightarrow \text{Estabilidade Local do Estado Síncrono} \end{aligned}$$

Na expressão acima, quando calculamos L , se optarmos por retirar a dependência da condição inicial r_0 , precisamos integrar L com respeito a medida que deixa a função g invariante. Com isso, a expressão que é representada por um somatório de t dependendo de r_0 , vira uma integral agora independentemente da condição inicial. O processo é análogo para a remoção da dependência na condição inicial de x_0 da função f . Logo, teremos uma integral dupla para o cálculo de L (ver Espinosa [2]). Entretanto, o cálculo de Λ não pode ser expresso por uma integral, uma vez que não há variáveis independentes para a equação (18).

Para resultados mais gerais, pode ser um tanto complicado trabalhar com essas definições de L sem um prévio conhecimento das medidas naturais de probabilidade ρ e δ . As medidas ρ e δ normalmente trazem características singulares como em Eckman e Ruelle [3].

3 Simulações numéricas

Calculamos os Números de Lyapunov Transversais do sistema (2) onde a função $f(x_t; r_t)$ representa a dinâmica local definida na equação (1), e $0 \leq \mu \leq 1$.

As condições iniciais do sistema são escolhidas aleatoriamente próximas ao estado síncrono, ou seja,

$$X_0 = (x_0 \pm 0.01\epsilon_1, x_0 \pm 0.01\epsilon_2, \dots, x_0 \pm 0.01\epsilon_n), \tag{19}$$

onde $X_0 \in \mathbb{R}^n$, $x_0 = 1$ é o ponto de equilíbrio homogêneo não-trivial do sistema e ϵ_i , $i = 1, \dots, n$, são valores aleatórios escolhidos entre $[-1, 1]$.

Calculamos numericamente Lambda (Λ) através da equação

$$\Lambda = \max_{j=2, \dots, n} |1 - \mu\lambda_j|, \tag{20}$$

onde λ_j são os autovalores da matriz B , e o número de Lyapunov L é dado pela seguinte expressão

$$L(x_0; r_0) = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \prod_{t=0}^{\tau-1} |f'(x_t; r_t)|^{1/\tau} \tag{21}$$

Como estamos interessados em analisar a extinção da metapopulação, que está relacionada com a sincronização de órbitas caóticas, utilizamos valores de r que façam a dinâmica local gerar oscilações caóticas, não apenas escolhendo $r > 2.5$, mas também dando atenção para não escolhermos valores que se encontrem nas janelas de periodicidade. Portanto, estamos interessados apenas onde a função comporta-se de forma caótica, que segundo o critério mostrado anteriormente, será o comportamento de toda a metapopulação em caso de sincronia.

Para cálculo de L , neste caso em que r depende do tempo, foram escolhidas medidas de probabilidade naturais.

Para a distribuição dos valores em r foram escolhidas 5 medidas a serem usadas como exemplos, a medida de Dirac no ponto $r = r_0$, a medida de probabilidade centrada em dois pontos r_1, r_2 (período 2), a medida de probabilidade centrada em quatro pontos r_1, r_2, r_3 e r_4 (período 4), a medida de probabilidade distribuída contínua e uniformemente num intervalo $[a, b]$ e a medida de distribuição de Gauss no intervalo $[0, \infty)$.

O critério para a comparação se dará do seguinte modo:

- Tomamos um r_0 , o qual utilizamos na distribuição de Dirac. Escolhemos r_0 de tal forma que faça o sistema oscilar de de forma caótica;
- Para a distribuição centrada em dois pontos, escolhemos $r_1 = r_0 - \beta$, $r_2 = r_0 + \beta$, onde β é uma variação próxima de r_0 ;
- Para a distribuição centrada em quatro pontos, definimos $r_1 = r_0 - 2\beta$, $r_2 = r_0 - \beta$, $r_3 = r_0 + \beta$ e $r_4 = r_0 + 2\beta$;
- Para a medida de probabilidade distribuída contínua e uniformemente num intervalo $[a, b]$, definimos $a = r_0 - 2\beta$ e $b = r_0 + 2\beta$;
- Para a medida de distribuição de Gauss, tomamos o desvio padrão $\sigma = \frac{\beta}{3}$, assim, aproximadamente 97% das escolhas de r encontram-se dentro de $(r_0 - 3\sigma, r_0 + 3\sigma)$. Desta forma, temos uma probabilidade quase 1 de distribuição dos parâmetros de r para os quais a função exponencial logística apresenta comportamento caótico.

A legenda dos gráficos é definida como:

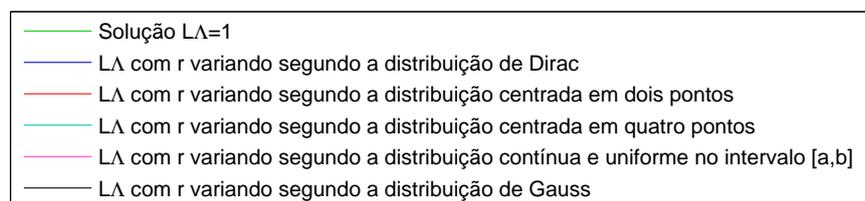


Figura 1: Legenda dos gráficos das comparações de cada medida de distribuição.

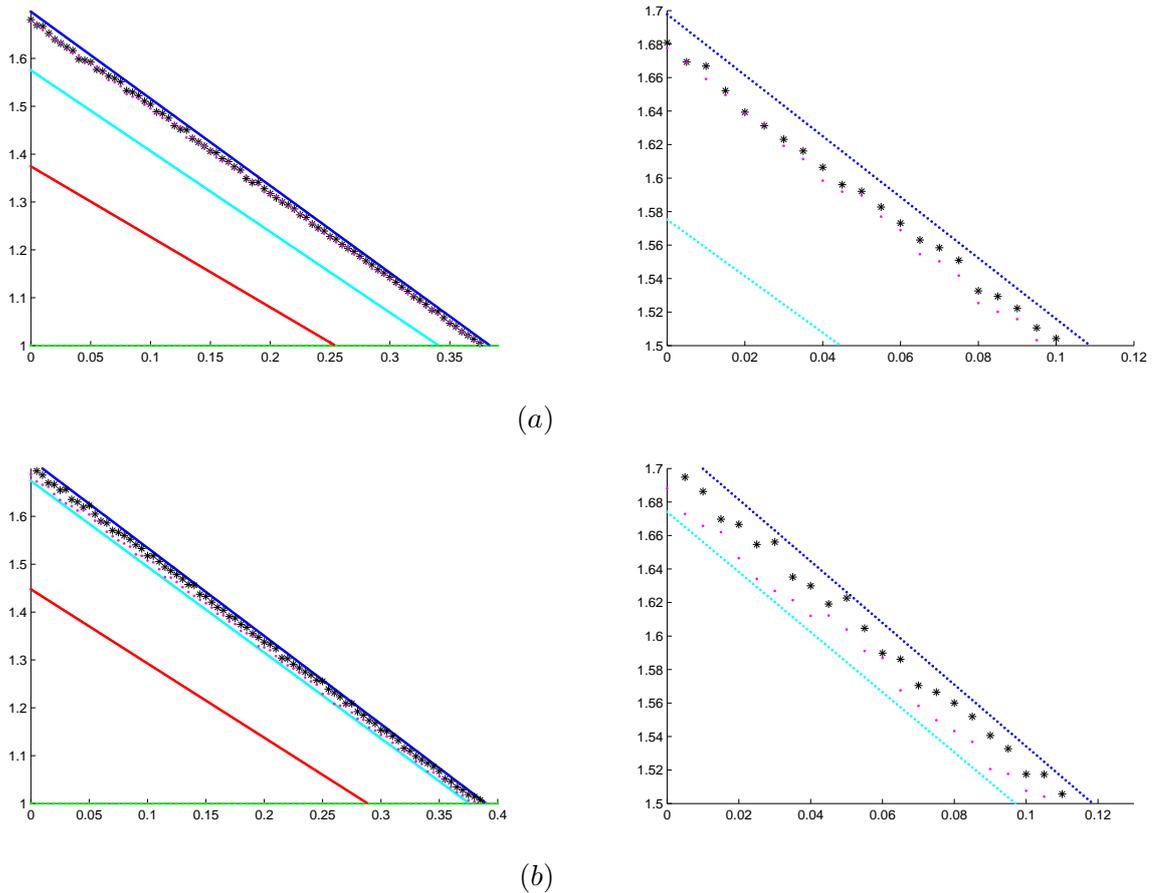


Figura 2: Gráficos de $L\lambda \times \mu$ para os 5 exemplos de medida de probabilidade. Acoplamento por Conexão Global com $n = 15$. (a) $r_0 = 3.75$, $\beta = 0.05$; (b) $r_0 = 4.3$, $\beta = 0.05$.

Na figura (2) apresentamos os gráficos de $L\lambda \times \mu$ para os 5 exemplos de medida de probabilidade, com acoplamento por conexão global com o número de sítios $n = 15$. A reta constante equivale a $L\lambda = 1$, ou seja, qualquer valor acima dessa reta ($L\lambda > 1$) indica que nosso sistema não é localmente assintoticamente estável (está na região de impossibilidade de sincronia) para tais valores da fração migratória μ .

Os gráficos do lado direito da figura (2) são ampliações dos gráficos do lado esquerdo, respectivamente. O objetivo dessas ampliações é o de facilitar a comparação entre as medidas de distribuição. Notamos que para valores menores de μ , encontramos impossibilidade de sincronia para todas as medidas de distribuição, enquanto que para valores maiores de taxa migratória isso não ocorre.

Observamos que tanto para $r_0 = 3.75$ (caso (a)) quanto para $r_0 = 4.3$ (caso (b)), utilizando $\beta = 0.05$, a distribuição centrada em dois pontos como a distribuição de maior possibilidade de sincronia. Essa distribuição, sincroniza no caso (a) para valores de $\mu > 0.245$ e no caso (b) para valores de $\mu > 0.3$. Notamos que ao aumentarmos o valor de r , obtemos um número de Lyapunov mais expressivo, e por consequência, aumentamos a região de impossibilidade de sincronia.

Ainda investigando a figura (2), no caso (a), a distribuição de r centrada em quatro pontos é a segunda maior região de sincronia. As outras distribuições permanecem com possibilidade de sincronia aleatoriamente próximas. A distribuição de Dirac possui menor possibilidade de sincronia, e a mesma ocorre para $\mu > 0.37$, seguida pela distribuição de Gauss e pela distribuição contínua uniforme, respectivamente. No caso (b), exceto a distribuição centrada em dois pontos,

todas as medidas estão aleatoriamente próximas umas das outras. A medida de Dirac possui menor possibilidade de sincronia, ocorrendo para $\mu > 0.385$ seguida pela distribuição de Gauss, pela distribuição contínua e uniforme, e pela distribuição centrada em quatro pontos, sendo essa última, a segunda maior região de possibilidade de sincronia.

4 Conclusões

Há um número considerável de estudos sobre a sincronização de metapopulações, como pode ser verificado em Earn [1], Silva [5], entre outros. Segundo Earn [1], o sincronismo está fortemente relacionado com a extinção de metapopulações, desta forma, quanto mais estudos propormos nessa área, maior a chance de encontrarmos resultados mais eficientes para tentar evitá-lo.

Através desses exemplos de medidas de distribuição, ligados a fatores externos, tais como temperatura, precipitação e sazonalidade, temos uma ideia mais realista de como a taxa de reprodução pode variar. Por exemplo, r pode variar em períodos, ou até mesmo variar seguindo uma outra distribuição, por conta da variação desses fatores externos.

O sistema cuja taxa de reprodução intrínseca da população varia através da distribuição centrada em dois pontos possui uma maior possibilidade de sincronização, para todos os parâmetros de r_0 estudados nas simulações [2]. Portanto, a metapopulação em que varia r através dessa medida possui uma maior possibilidade de sincronização, i.é, esta mais suscetível a extinção global comparada com outras distribuição para esse mesmo sistema. Uma espécie que tem sua taxa de reprodutividade variando no tempo através de dois valores (e.g, inverno e verão), possui uma probabilidade maior de extinção comparada com a mesma espécie seguindo a distribuição de Dirac (r constate), ou comparada aos outros exemplos de distribuição. Logo, concluímos que a presença do fator externo aumenta a possibilidade de sincronização.

Observamos que há uma probabilidade maior de sincronia para valores menores de parâmetro r e quando o número de sítios aumenta, a sincronização diminui [2]. Concluímos também que aumentos na fração migratória μ levam a uma maior chance de sincronização, i.é, quanto maior for a fração de indivíduos que migra de um sítio para outros, maior será a possibilidade de sincronia. Esse resultado vai de acordo com os estudos de Earn et al [1]. A migração tem um papel fundamental na sincronização da população, pois quanto mais conexões são estabelecidas entre os sítios, mais propenso à sincronização o sistema se torna [2].

Referências

- [1] EARN, D. J. D.; LEVIN, S. A.; ROHANI, P. Coherence and conservation. *Science* 290 (2000), 1360-1364.
- [2] ESPINOSA, C. E. Sincronização de um Modelo Metapopulacional com a Taxa de Reprodução Intrínseca da População Dependente do Tempo. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2012.
- [3] ECKMAN, J. P.; RUELLE, D. Ergodic theory of chaos and strange attractors. *Reviews of Modern Physics*, v.57, n.3, p.617-656, 1985.
- [4] HASSEL, M.P. Density-dependence in single-species populations. *J. Anim., Ecology* 44 (1975) 283-295.
- [5] SILVA, J. A. L.; GIORDANI, F. T. Density-dependent migration and synchronism in metapopulations. *Bull. Math. Biol.* 68 (2006), 451-465.
- [6] SILVA, J. A. L.; DE CASTRO, M. L.; JUSTO, D. A. R. Synchronism in a metapopulation model. *Bull. Math. Biol.* 62 (2000), 337-349.