

Sincronização em Metapopulações com Hierarquia na Dinâmica Local

F.T. GIORDANI¹, J.A.L. da SILVA², Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91.509-900 Porto Alegre, RS, Brasil.

Resumo. Neste trabalho investigamos a possibilidade de órbitas caóticas oscilarem de forma sincronizada em modelos metapopulacionais de k espécies submetidos a migração dependente da densidade. Consideramos a dinâmica local de forma hierárquica e obtemos um critério para a estabilidade do estado sincronizado de órbitas caóticas sincronizadas.

1. Introdução

Vários trabalhos têm dado significativa importância ao estudo de sincronização em sistemas caóticos acoplados (ver [7], [8], [19]). Este fenômeno de sincronização tem sido investigado no contexto de biologia, física, química, teoria de comunicação. Em particular, em biologia, destacam-se os modelos metapopulacionais espacialmente explícitos.

No contexto de redes de populações acopladas, a sincronização é um importante conceito, pois se a dinâmica global do sistema não está em sincronia, a população local pode ser recolonizada pelos indivíduos (migrantes) das populações vizinhas (“rescue effect”). Isso favorece a persistência da população (ver Allen et al. [1] e Heino et al. [13]). Em Gonzalez et al. [11], por exemplo, o efeito resgate (“rescue effect”) é caracterizado como um importante mecanismo para permitir a persistência da espécie.

A relação entre a taxa de migração e a possibilidade de órbitas caóticas oscilarem de forma sincronizada pode ser vista também em Solé & Gamarra [27]; uma condição simples para a estabilidade do estado síncrono envolvendo apenas a fração migratória e o expoente de Liapunov da dinâmica local foi obtida, considerando-se uma rede de 2 sítios. Em Silva et al. [24] um resultado mais geral é estabelecido, ou seja, considerando-se uma metapopulação de n sítios em forma de anel. Nesse caso, a condição de estabilidade do sistema está associada ao tamanho da metapopulação, reforçando assim os resultados numéricos de Hassell et al. [12] e Comins [4] que relacionam a persistência da metapopulação com o seu tamanho.

A importância do mecanismo de migração dependente da densidade na sincronização de populações acopladas espacialmente foi enfatizado por Ims & Andreassen

¹ftgiordani@gmail.com, Bolsista do CNPq - Brasil

²jaqx@mat.ufrgs.br

[14]. Este t3pico foi retomado por Silva & Giordani [25], considerando-se um tipo espec3fico de migra3o dependente da densidade; nesse caso, resultados anal3ticos e num3ricos indicam que a migra3o dependente da densidade induz menos sincroniza3o na din3mica global do sistema. Uma rela3o entre o grau de coer3ncia das oscila3es em cada s3tio e o risco da extin3o da metapopula3o com dispers3o independente da densidade foi estabelecida por Earn et al. [9]; um crit3rio simples de estabilidade envolvendo o n3mero de Liapunov da din3mica local, a freq3ncia da migra3o e a matriz de configura3o da rede foi obtido. Estes resultados (descritos em [9] e [25]) foram estendidos por Silva et al. [22] para um processo mais geral de migra3o dependente da densidade.

Neste trabalho analisaremos a rela3o entre migra3o dependente da densidade e sincronismo de3rbitas ca3ticas para um modelo metapopulacional de k esp3cies. Inicialmente reduzimos a dificuldade da an3lise da estabilidade local do modelo via lineariza3o do sistema original. Dessa forma, estendemos o trabalho de Jansen & Lloyd [15] que obtiveram resultado similar para um modelo “multi-patch” com migra3o constante. Consideramos a din3mica local de forma hier3rquica e estabelecemos um crit3rio para a estabilidade local do estado sincronizado, estendendo assim os resultados de [9], [22] e [25].

2. O Modelo

Consideramos uma cole3o de n s3tios enumerados por $1, 2, \dots, n$. Em cada um destes s3tios existe uma comunidade de k esp3cies que chamamos de popula3o local ou subpopula3es. Os s3tios ou “patches” s3o fragmentos de habitat onde est3o distribu3das as popula3es locais. Estes s3tios (“patches”) possuem recursos necess3rios para a reprodu3o e sobreviv3ncia das esp3cies, e est3o cercados por um ambiente hostil e inadequado para a sobreviv3ncia e persist3ncia da popula3o.

Denotamos por x_{kj} a densidade populacional da esp3cie k no s3tio j . Seja $\mathbf{x}_j = (x_{1j}, x_{2j}, \dots, x_{kj}) \in \mathbb{R}^k$ a densidade populacional das k esp3cies no s3tio j .

Assumimos que a din3mica local 3 da forma

$$\mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t), \quad \forall j = 1, 2, \dots, n, \quad (2.1)$$

com o operador \mathbf{f} de classe C^1 dado por

$$\begin{aligned} \mathbf{f} : \mathbb{R}^k &\rightarrow \mathbb{R}^k, \\ (x_{1j}, x_{2j}, \dots, x_{kj}) &\mapsto (f_1(\mathbf{x}_j), f_2(\mathbf{x}_j), \dots, f_k(\mathbf{x}_j)), \end{aligned}$$

onde $f_i : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}$ para cada $i = 1, 2, \dots, k$ e incorpora os processos de reprodu3o e sobreviv3ncia da esp3cie i .

Estabelecemos agora conex3es entre os s3tios, ou seja, a possibilidade dos indiv3duos de cada esp3cie migrarem para outros s3tios. A topologia da rede, isto 3, os s3tios vizinhos para os quais indiv3duos de um dado s3tio devem migrar ser3 definida a posteriori. Definimos abaixo o operador de dispers3o (migra3o)

$$\begin{aligned} D : \mathbb{R}^k &\rightarrow \mathbb{R}^k, \\ (x_{1j}, x_{2j}, \dots, x_{kj}) &\mapsto (D_1(\mathbf{x}_j), D_2(\mathbf{x}_j), \dots, D_k(\mathbf{x}_j)), \end{aligned}$$

com D_ℓ dado por

$$D_\ell(\mathbf{x}_j) = (I - M(\mathbf{x}_j))\mathbf{x}_j + \sum_{i=1}^n c_{ji}M(\mathbf{x}_i)\mathbf{x}_i, \quad j = 1, \dots, n, \ell = 1, \dots, k.$$

onde $M(\mathbf{x}_j) = \text{diag}(\mu_1(\mathbf{x}_j), \mu_2(\mathbf{x}_j), \dots, \mu_k(\mathbf{x}_j))$, $\mu_i : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}$ representa a fração de migração da espécie i e c_{ji} é a quantidade (proporção) de indivíduos que migra do sítio i para o sítio j (dos indivíduos que saem do sítio i a proporção que migra 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 , temos que $\sum_{j=1}^n c_{ji} = 1$, $\forall i = 1, 2, \dots, n$, (conservação).

Supomos também que a cada geração os indivíduos passam por dois processos distintos: reprodução e sobrevivência (dinâmica local) e processo de migração. Consideramos a dinâmica local precedendo o processo de migração, ou seja, em cada geração, após o processo de dinâmica local, uma fração μ_i de indivíduos da espécie i deixa um dado sítio e migra para os sítios mais próximos.

Segue portanto, que a dinâmica da metapopulação é dada por

$$\mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t) - M(\mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t))\mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t) + \sum_{i=1}^n c_{ji}M(\mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t))\mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t), \quad (2.2)$$

para todo $j = 1, 2, \dots, n$. Além disso, assumimos que

$$\sum_{i=1}^n c_{ji} = 1, \quad \forall j = 1, 2, \dots, n. \quad (2.3)$$

Essa é uma condição suficiente para a existência de soluções sincronizadas do sistema (2.2) (ver Seção 3).

Podemos reescrever a dinâmica da metapopulação na forma

$$\mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t) - \sum_{i=1}^n b_{ji}M(\mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t))\mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t), \quad (2.4)$$

onde a matriz $B = I - C$. Observamos que $\sum_{i=1}^n b_{ji} = \sum_{j=1}^n b_{ji} = 0$.

Definimos agora $\Phi : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k$ como $\Phi(\mathbf{x}_i) = M(\mathbf{x}_i)\mathbf{x}_i$, e portanto a dinâmica da metapopulação é dada por

$$\mathbf{x}_j^{t+1} = \mathbf{f}(\mathbf{x}_j^t) - \sum_{i=1}^n b_{ji}\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_i^t)), \quad \forall j = 1, 2, \dots, n. \quad (2.5)$$

3. Estado Sincronizado e Linearização

Uma órbita referente ao sistema (2.2) é dita estar em estado sincronizado se, para cada $t = 0, 1, 2, \dots$, $\mathbf{x}_i^t = \mathbf{x}_j^t \equiv \mathbf{x}_t^s$, $\forall i, j = 1, 2, \dots, n$. Isso significa que o sistema está em estado sincronizado se todas as subpopulações possuem o mesmo número de indivíduos, porém a densidade populacional não se mantém necessariamente

constante ao longo da evolução do tempo. As soluções sincronizadas assumem valores no subespaço k dimensional $S = \text{span}\{\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2, \dots, \mathbf{v}_k\}$ do espaço de fase do sistema (ver Jansen & Lloyd [15], p. 235), onde

$$\begin{aligned}\mathbf{v}_1 &= ((1, 0, \dots, 0)_{1 \times k}, (1, 0, \dots, 0)_{1 \times k}, \dots, (1, 0, \dots, 0)_{1 \times k})_{n \times k}, \\ \mathbf{v}_2 &= ((0, 1, 0, \dots, 0)_{1 \times k}, (0, 1, 0, \dots, 0)_{1 \times k}, \dots, (0, 1, 0, \dots, 0)_{1 \times k})_{n \times k}, \\ &\vdots \\ \mathbf{v}_k &= ((0, \dots, 0, 1)_{1 \times k}, (0, \dots, 0, 1)_{1 \times k}, \dots, (0, \dots, 0, 1)_{1 \times k})_{n \times k}.\end{aligned}$$

A condição (2.3) é suficiente para que o subespaço S seja invariante com relação ao sistema (2.2), e assim garante a existência de soluções sincronizadas; em particular, de pontos de equilíbrio homogêneos (ver [23]).

Seja $X_t^s = (\mathbf{x}_t^s, \mathbf{x}_t^s, \dots, \mathbf{x}_t^s) \in \mathbb{R}^{k \times n}$ o estado sincronizado do sistema, onde $\mathbf{x}_t^s = (x_1^t, x_2^t, \dots, x_k^t)$ é o estado sincronizado da dinâmica local.

No teorema a seguir apresentamos a equação linearizada da perturbação do sistema (2.5) em torno de X_t^s ,

Teorema 3.1. *Seja $\mathbf{f} : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k$ função de classe C^1 . Seja B matriz $n \times n$ diagonalizável e $X_t^s = (\mathbf{x}_t^s, \mathbf{x}_t^s, \dots, \mathbf{x}_t^s)$ o estado sincronizado da metapopulação (2.5), então o sistema linear associado a (2.5) pode ser dado na forma*

$$Y_{t+1} = \bigoplus_{j=0}^{n-1} [I - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) Y_t, \quad (3.1)$$

onde $Y_t = (\mathbf{y}_1, \mathbf{y}_2, \dots, \mathbf{y}_k) \in \mathbb{R}^{k \times n}$ e $\mathbf{y}_j = (y_{1j}, y_{2j}, \dots, y_{kj}) \in \mathbb{R}^k$. Além disso, λ_j são os autovalores da matriz $B = I - C$.

Demonstração. Linearizando o sistema (2.5) em torno do estado sincronizado X_t^s , obtemos a seguinte equação para a evolução da perturbação, Δ_t ,

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

onde $X_t = X_t^s + \Delta_t$ e $J(X_t^s)$ é a matriz jacobiana $(nk) \times (nk)$ do sistema (2.5) dada por $J(X_t^s) = I \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) - B \otimes D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)) D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)$, e \otimes representa o produto de Kronecker³.

Por hipótese B é diagonalizável, então existe P matriz não singular que diagonaliza B , isto é, $PBP^{-1} = \Lambda$.

Consideremos a seguinte mudança de variáveis $Y_t = (P \otimes I) \Delta_t$, assim segue-se que

$$\begin{aligned}Y_{t+1} &= (P \otimes I) \Delta_{t+1} \\ &= (P \otimes I) [I \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) - B \otimes D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)) D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)] \Delta_t \\ &= [(P \otimes D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)) - PB \otimes D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)) D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)] \Delta_t,\end{aligned} \quad (3.2)$$

³Seja $A = [a_{ij}]_{i,j=1}^m \in \mathbb{R}^{m \times m}$ e $B = [b_{ij}]_{i,j=1}^n \in \mathbb{R}^{n \times n}$, o produto de Kronecker é definido por $A \otimes B = [a_{ij} b_{kl}]_{i,j=1}^{mn} \in \mathbb{R}^{mn \times mn}$.

pela propriedade do produto de Kronecker (ver Proposição 2 p. 408 [17]).

Como $\Delta_t = (P \otimes I)^{-1}Y_t$, e utilizando as propriedades do produto de Kronecker temos

$$\begin{aligned} Y_{t+1} &= [(P \otimes Df(\mathbf{x}_t^s)) - PB \otimes D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))Df(\mathbf{x}_t^s)](P \otimes I)^{-1}Y_t \\ &= [(P \otimes Df(\mathbf{x}_t^s)) - PB \otimes D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))Df(\mathbf{x}_t^s)](P^{-1} \otimes I)Y_t \\ &= [I \otimes Df(\mathbf{x}_t^s) - \Lambda \otimes D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))Df(\mathbf{x}_t^s)]Y_t. \end{aligned} \quad (3.3)$$

Portanto, como $\Lambda = \text{diag}(\lambda_0, \lambda_1, \dots, \lambda_{n-1})$, onde os λ_i são os autovalores de B , temos o resultado desejado. \square

4. Exemplo - Dinâmica Local com Hierarquia

Neste trabalho, consideramos a dinâmica local com hierarquia. Cada espécie depende somente daqueles que estão acima do seu nível, ou seja, f_1 depende da espécie 1, f_2 depende das espécies 1 e 2 e assim sucessivamente de tal forma que cada f_i depende de i espécies. A forma hierárquica pode ser caracterizada por vários fatores, entre eles o clima, quantidade de recursos para a sobrevivência, habilidades competitivas (primeira espécie é a melhor competidora, enquanto que a última espécie envolvida apresenta o pior comportamento competitivo). Este comportamento hierárquico está presente na natureza em espécies de cracas (crustáceos), onde os indivíduos menos fortes são eliminados.

Dessa forma a matriz jacobiana Df associada ao modelo desacoplado proposto é dada por uma matriz triangular inferior $k \times k$

$$Df = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1} & 0 & \dots & \dots & 0 \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1} & \frac{\partial f_2}{\partial x_2} & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & & \ddots & 0 \\ \frac{\partial f_k}{\partial x_1} & \frac{\partial f_k}{\partial x_2} & \dots & \dots & \frac{\partial f_k}{\partial x_k} \end{pmatrix}. \quad (4.1)$$

Modelos desta natureza foram investigados por Best et al. [2] para competição. A evolução do sistema com hierarquia apresentado por eles é dada por

$$x_k(t+1) = x_k(t)g_k \left(\sum_{j=1}^k \alpha_{kj}x_j(t) \right), \quad k = 1, 2, \dots, n,$$

onde $x_k(t)$ representa a densidade populacional da espécie k na geração t , α_{kj} mede a taxa do efeito competitivo da espécie k para a espécie j e $g_i : [0, +\infty) \rightarrow [0, +\infty)$ função estritamente crescente, positiva e diferenciável que representa o crescimento da espécie i .

5. Estabilidade do Estado Sincronizado

Nesta seção analisamos a estabilidade do estado sincronizado do sistema (2.5). Para isso consideramos o sistema linearizado (ver Teorema 3.1) de (2.5)

$$Y_{t+1} = \bigoplus_{j=0}^{n-1} [I - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s) Y_t. \quad (5.1)$$

Supomos que cada fração de migração μ_i depende apenas da densidade da espécie i . Assim, a matriz $D\Phi$ é uma matriz diagonal $k \times k$ da forma

$$D\Phi = \text{diag} \left(\frac{\partial \mu_1}{\partial x_1} f_1 + \mu_1, \dots, \frac{\partial \mu_k}{\partial x_k} f_k + \mu_k \right).$$

Seja $T = \bigoplus_{j=0}^{n-1} [I - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)$ a matriz diagonal por blocos associada ao sistema (3.1). Cada j -bloco $[I - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s)$ será denominado por T_j . Por hipótese $D\Phi$ é diagonal. Logo, $I - \lambda_j D\Phi$ é diagonal. O produto das matrizes $I - \lambda_j D\Phi$ (diagonal) por $D\mathbf{f}$ (triangular inferior) é uma matriz triangular inferior⁴. Portanto, cada j -bloco é uma matriz triangular inferior.

A órbita caótica sincronizada vive ao longo do subespaço S do espaço de fase que é invariante sobre a dinâmica. Como $\sum b_{ij} = 0$, então $\lambda_0 = 0$ é autovalor de B associado ao autovetor $(1, 1, \dots, 1)^T$. Logo, o bloco T_0 está exatamente sobre o subespaço S invariante. Portanto, o critério para estabilidade local do estado sincronizado do sistema (2.2), será obtido investigando apenas as perturbações transversais ao sistema, e está descrito no teorema a seguir.

Teorema 5.1. *Sejam C uma matriz $n \times n$ duplamente estocástica com $c_{ii} = 0$, $i = 1, 2, \dots, n$, $\mathbf{f} : \mathbb{R}^k \rightarrow \mathbb{R}^k$ uma função de classe C^1 , λ_j para $j = 0, \dots, n-1$ os autovalores da matriz $B = I - C$, e ρ a medida (ergódica) de probabilidade natural do sistema local (2.1). Então os $(n-1)k$ números transversais de Liapunov são dados pela expressão*

$$\tilde{\Lambda}_i^j = \exp \int_{\mathbb{R}^k} \ln \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}),$$

e o atrator do sistema (3.1) no conjunto sincronizado invariante é estável se

$$\Lambda < 1,$$

onde $\Lambda = \max_{i=1:k; j=1:n-1} \tilde{\Lambda}_i^j$.

Demonstração. Os expoentes de Liapunov são definidos como os autovalores da matriz $\Lambda_{\mathbf{x}} = \lim_{\tau \rightarrow \infty} (T_{\mathbf{x}}^{\tau*} T_{\mathbf{x}}^{\tau})^{\frac{1}{2\tau}}$, onde

$$T^{\tau} = \prod_{t=0}^{\tau-1} \bigoplus_{j=1}^{n-1} [I - \lambda_j D\Phi(\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s))] D\mathbf{f}(\mathbf{x}_t^s). \quad (5.2)$$

⁴Seja D matriz diagonal com entradas d_i , $i = 1, \dots, n$ e A matriz triangular inferior com entradas a_{ij} ($a_{ij} = 0$ se $j > i$), então a matriz produto $P = DA$ com entradas p_{ij} é tal que $p_{ij} = 0$ se $j > i$ e $p_{ij} = d_i a_{ij}$ para $j \leq i$.

A existência desse limite é garantida pelo Teorema Ergódico Multiplicativo de Oseledec (ver [10]).

A matriz T^τ é diagonal por blocos. Cada j -bloco é dado por $T_j^\tau = [I - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}_0^s)] Df(\mathbf{x}_0^s) \cdots [I - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x}_{\tau-1}^s)] Df(\mathbf{x}_{\tau-1}^s)$. A matriz $[I - \lambda_j D\Phi(\mathbf{x})] Df(\mathbf{x})$ é triangular inferior (ver início da seção 5.). Do fato que o produto de matriz triangular inferior resulta uma matriz triangular inferior segue que o j -ésimo bloco T_j^τ de T^τ é uma matriz triangular inferior com elementos da diagonal dados por $z_{ii} = \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}_0^s)\right) \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}_0^s) \cdots \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}_{\tau-1}^s)\right) \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}_{\tau-1}^s)$.

Como o sistema (3.1) no estado sincronizado é regular (ver [21] p. 465), e a matriz T é uma matriz triangular, segue que os expoentes transversais de Liapunov do sistema são dados por (ver [6])

$$\Lambda_i^j = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{1}{\tau} \sum_{i=0}^{\tau-1} \ln \left| \left(1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}_t^s)\right) \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}_t^s) \right|, \quad (5.3)$$

para $i = 1, \dots, k$, $j = 1, \dots, n-1$. Logo, pelo teorema ergódico de Birkoff (ver [28] p. 35 e [10]) tem-se que os expoentes transversais de Liapunov são da forma

$$\Lambda_i^j = \int_{\mathbb{R}^k} \ln \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}), \quad (5.4)$$

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

Definimos

$$\tilde{\Lambda}_i^j = \exp \int_{\mathbb{R}^k} \ln \left| 1 - \lambda_j \frac{\partial \phi_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| \left| \frac{\partial f_i}{\partial x_i}(\mathbf{x}) \right| d\rho(\mathbf{x}), \quad (5.5)$$

$i = 1, \dots, k$, $j = 1, \dots, n-1$ os números de Liapunov transversais associados ao sistema $Y_{t+1} = TY_t$.

Consideramos agora o máximo dos números de Liapunov de cada bloco,

$$\tilde{\Lambda}^1 = \max_{i=1, \dots, k} \tilde{\Lambda}_i^1, \quad \tilde{\Lambda}^2 = \max_{i=1, \dots, k} \tilde{\Lambda}_i^2, \quad \dots, \quad \tilde{\Lambda}^{n-1} = \max_{i=1, \dots, k} \tilde{\Lambda}_i^{n-1}. \quad (5.6)$$

e, finalmente o máximo desses, isto é, $\Lambda = \max_{j=1, \dots, n-1} \tilde{\Lambda}^j$.

Portanto, o critério de estabilidade do estado sincronizado é $\Lambda < 1$. \square

6. Conclusão

O fenômeno de sincronização em modelos biológicos acoplados tem recebido crescente interesse na literatura (ver [7], [24], [25]). Estudamos um modelo metapopulacional de k espécies com migração dependente da densidade estendendo os resultados de [15].

Vários exemplos podem ser considerados para a dinâmica local do sistema constituída de k espécies. Estas k espécies podem ser abordadas como k espécies distintas interagindo no sistema, é o caso do modelo geral para a interação hospedeiro-parasitóide considerado por Rohani et al. [20]

$$\begin{aligned} H_{t+1} &= \lambda H_t F(P_t) \\ P_{t+1} &= c H_t (1 - F(P_t)), \end{aligned}$$

onde H_t é a densidade dos hospedeiros no tempo t , P_t a densidade dos parasitóides no tempo t , λ a taxa de crescimento dos hospedeiros, $F(P_t)$ probabilidade do hospedeiro escapar do parasitismo e c número de parasitóides que emergem a partir de um hospedeiro parasitado. Outra forma de considerarmos k espécies no sistema são os modelos estruturados por classes etárias. Cada classe etária representa uma espécie. Neste caso, em cada sítio temos uma única espécie com suas k classes etárias. A dinâmica local para estes casos pode ser dada por $\mathbf{x}_{t+1} = F(\mathbf{x}_t) =$

$$\begin{pmatrix} f_1 & f_2 & \cdots & f_{k-1} & f_k \\ p_1 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & \cdots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & \cdots & \cdots & p_{k-1} & 0 \end{pmatrix} \mathbf{x}_t, \text{ onde } \mathbf{x}_t = (x_1^t, \dots, x_k^t), x_k^t \text{ população na classe etária}$$

k no tempo t e f_i taxa de fertilidade da classe etária i , p_i probabilidade de sobrevivência. Estes modelos são investigados desde os trabalhos pioneiros de Leslie. Em Levin & Goodyear [18], Silva & Hallam [26] e Wikan & Mjølhus [29] algumas questões fundamentais como estabilidade, bifurcações e oscilações para estes modelos com estrutura etária são discutidos. De Castro et al. [5] consideraram modelos com classes etárias, um modelo linear baseado no modelo clássico de Leslie e outro não linear adicionando recrutamento dependente da densidade. Em ambos os casos condições para a estabilidade da dinâmica local e global foram obtidas. Os modelos epidemiológicos, SIS, SIR, SEIR (ver [16] e [3]) onde, em cada sítio, existem vários estágios da doença para uma determinada população de única espécie, também podem ser considerados para esta forma de dinâmica local. Castillo-Chavez e Yakubu [3] analisaram o modelo S-I-S

$$S_{t+1} = f(T_t) + \gamma S_t G\left(\alpha \frac{I_t}{T_t}\right) + \gamma T_t (1 - \sigma)$$

$$I_{t+1} = \gamma [1 - G\left(\alpha \frac{I_t}{T_t}\right)] S_t + \gamma \sigma I_t,$$

onde S_t indivíduos suscetíveis, I_t indivíduos infectados, e $T_t = S_t + I_t$ população total. Além disso, γ é a probabilidade de sobrevivência dos indivíduos em cada geração ($1 - \gamma$ probabilidade de morte), $1 - \sigma$ probabilidade de recuperação de indivíduos infectados (σ não se recuperam), $1 - G$ probabilidade de suscetíveis tornarem-se infectados (G permanecem suscetíveis).

Neste trabalho a dinâmica local considerada foi a hierárquica. Para este caso, obtivemos uma expressão analítica para os números transversais de Liapunov associados ao sistema e, como consequência, um critério para a estabilidade local do estado sincronizado.

Abstract. In this paper we analyze the possibility of the existence of the synchronized oscillation of chaotic orbits for metapopulations models of k species under density-dependence migration. We consider the local dynamics in the hierarchical form and obtain a criterion for the stability of synchronized state of the chaotic synchronized orbits.

Referências

- [1] J.C. Allen, W.M. Schaffer, D. Rosko, Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise, *Nature*, **364** (1993), 229-232.
- [2] J. Best, C. Castillo-Chavez, A-A. Yakubu, Hierarchical Competition in Discrete Time Models with Dispersal, *Fields Institutional of Communications*, **36** (2003), 59-86.
- [3] C. Castillo-Chavez, A-A. Yakubu, Discrete time S-I-S models with complex dynamics, *Nonlinear Analysis*, **47** (2001), 4753-4762.
- [4] H. N. Comins, The spatial dynamics of host-parasitoid systems, *J. Anim. Ecol.*, **61** (1992), 735-748.
- [5] M.L. de Castro, J.A.L. Silva, D.A.R. Justo, Stability in an-structured metapopulation model, *J. Math. Biology*, **52** (2006) 183-208.
- [6] L. Dieci, E.S. Van Vleck, Computation of a few Lyapunov exponents for continuous and discrete dynamical systems, *Appl. Numer. Math.*, **17** (1995), 275-291.
- [7] M. Ding, W. Yang, Stability of synchronous and on-off intermittency in coupled map lattices, *Physical Review E*, **56** (1997), 4009-4016.
- [8] A.S. Dmitriev, M. Shirokov, S.O. Starkov, Chaotic synchronization in ensembles of coupled maps, *IEEE Transactions on Circuits and Systems- : Fundamental Theory and Applications*, **44** (1997), 918-926.
- [9] D.J.D. Earn, S.A. Levin, P. Rohani, Coherence and conservation, *Science*, **290** (2000), 1360-1364.
- [10] J.P. Eckmann, D. Ruelle, Ergodic theory of chaos and strange attractors, *Am. Physical Society*, **57** (1985), 617-656.
- [11] A. Gonzalez, J. H. Lawton, F. S. Gilbert, T. M. Blackburn, I. Evans-Freke, Metapopulation dynamics, abundance, and distribution in a microsystem, *Science*, **281** (1998), 2045-2047.
- [12] M.P. Hassell, H.N. Comins, R.M. May, Spatial structure and chaos in insect population dynamics, *Nature*, **353** (1991), 255-258.
- [13] M. Heino, V. Kaitala, E. Ranta, J. Lindström, Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations, *Proc. Royal Soc. London B*, **264** (1997), 481-486.
- [14] R.A. Ims, H.P. Andreassen, Density-dependent dispersal and spatial population dynamics, *Proc. Roy. Soc. B*, **272** (2005) 913-918.
- [15] V.A.A. Jansen, A.L. Lloyd, Local stability analysis of spatially homogeneous solutions of multi-patch systems, *J. Math. Biol.*, **41** (2000), 232-252.

- [16] A.L. Lloyd, V.A.A. Jansen, Spatiotemporal dynamics of epidemics: synchrony in metapopulation models, *Math. Biosc.*, **188** (2004), 1-16.
- [17] P. Lancaster, M. Tismenetsky, "The Theory of Matrices", Academic Press, London, 1985.
- [18] S.A. Levin, C.P. Goodyear, Analysis of an age-structured fishery model, *J. Math. Biol.*, **9** (1980), 245-274.
- [19] A. Pikovsky, M. Rosenblum, J. Kurths, "Synchronization: a universal concept in nonlinear sciences", Cambridge University Press, Cambridge, 2001.
- [20] P. Rohani, R.M. May, M.P. Hassell, Metapopulation and equilibrium stability: the effects of spatial structure, *J. Theor. Biol.*, **181** (1996), 97-109.
- [21] G. Sansone, R. Conti, "Non-Linear Differential Equations", The Macmillan Company, New York, 1964.
- [22] J.A.L. Silva, J.A. Barrionuevo, F.T. Giordani, Synchronism in populations networks with non linear coupling, submetido, 2006.
- [23] J.A.L. Silva, M.L.D. Castro, D.A.R. Justo, Stability in a metapopulation model with density-dependent dispersal, *Bull. Math. Biol.*, **63** (2001), 485-506.
- [24] J.A.L. Silva, M.L.D. Castro, D. A. R. Justo, Synchronism in a metapopulation model, *Bull. Math. Biol.*, **62** (2000), 337-349.
- [25] J.A.L. Silva, F.T. Giordani, Density-dependent migration and synchronism in metapopulations, *Bull. Math. Biol.*, **68** (2006), 451-465.
- [26] J.A.L. Silva, T.G. Hallam, Compensation and stability in nonlinear matrix models, *Math. Bios.*, **31** (1992), 67-101.
- [27] R.V. Solé, J.P.G. Gamarra, Chaos, dispersal and extinction in coupled ecosystems, *J. Theor. Biol.*, **193** (1998), 539-541.
- [28] P. Walters, "An Introduction to Ergodic Theory", Springer, New York, 1982.
- [29] A. Wikan, E. Mjølhus, Periodicity of 4 in Age-structured population models with density dependence, *J. Theor. Biol.*, **173** (1995), 109-119.