TEMA Tend. Mat. Apl. Comput., **7**, No. 2 (2006), 201-208.

Migração e Sincronismo em certos Modelos Populacionais

J.A. BARRIONUEVO, J.A. SILVA, Departamento de Matemática - UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500 - Agronomia, 91509-900 Porto Alegre, RS, Brasil.

Resumo. Neste trabalho obtemos condições suficientes para a estabilidade das órbitas sincronizadas de sistemas dinâmicos acoplados provenientes de modelos populacionais com a migração dependente da densidade.

1. Introdução

Na última década observou-se um crescente interesse em pesquisas relacionadas a fragmentação de habitats e ao papel da dispersão (movimento migratório) na dinâmica das populações naturais ([6], [19]). Em particular, o problema da sincronização da evolução espaço temporal em metapopulações (rede de populações acopladas via dispersão) tornou-se relevante em estudos sobre conservação de espécies uma vez que no caso em que a rede de populações oscila de forma sincronizada, um distúrbio ambiental de caráter global coincidindo com o período de baixas amplitudes pode causar a extinção ([2]). Numa série de experimentos numéricos ([1], [2], e [6]) observa-se que, de fato, existe um correlação positiva entre o grau de sincronização das oscilações e a probabilidade de extinção da metapopulação. Earn et al. também estabeleceram um resultado analítico sobre a estabilidade de atratores sincronizados em redes de populações acopladas. Mais precisamente, foi demonstrado que o número de Liapunov transversal é $L \cdot \Lambda$, onde L é o número de Liapunov de uma típica órbita (unidimensional) sincronizada e Λ é um número que depende apenas da conectividade da rede de populações (o autovalor sub dominante da matriz de interação). Este resultado generalizou estudos anteriores ([4], [17]) relacionando caos, migração e sincronismo em metapopulações. Apesar das muitas evidências de dependência da densidade na dispersão das espécies (por exemplo, [2], e [14]) a maior parte dos estudos sobre dinâmica de metapopulações não contempla essa hipótese fundamental (ver [20] e referências lá citadas). Dependência da densidade no movimento migratório implica em acoplamento não linear o que torna o tratamento analítico dos modelos muito mais difícil. Apesar dessa dificuldade, alguns resultados analíticos relacionando migração dependente da densidade e instabilidade de Turing foram desenvolvidos ([9], [10] e [18]). Com relação ao problema da sincronização de metapopulações Giordani & Silva ([5]) generalizaram os resultados de Earn et al.([2]) estudando um caso simples de migração dependente da densidade. Eles consideraram um processo migratório onde indivíduos não deixam o seu sítio local a não ser que a população local ultrapasse um valor crítico pré-estabelecido. Neste caso uma fração constante dos indivíduos em cada sítio se distribui para os sítios conectados. Para este caso especial de processo migratório, Giordani & Silva (2005) mostraram que o número de Liapunov transversal de um atrator sincronizado é $L.\Lambda$, onde L é o número de Liapunov de uma típica órbita sincronizada e $\Lambda = \sigma_{\text{sub}}(H_\mu)^{\rho(S)}$, onde H_μ é a matriz de interação da rede, $\sigma_{\text{sub}}(.)$ representa o módulo do autovalor sub dominante de uma matriz, e $\rho(S)$ é a medida invariante do conjunto de densidades populacionais que causam a migração. Neste artigo examinaremos analiticamente o problema da sincronização em redes de populações acopladas via migração dependente da densidade. Estudaremos um modelo metapopulacional bastante geral de uma única espécie submetida a um processo migratório dependente da densidade local dado por uma função qualquer $\mu(x)$, onde x é população local. Um critério de estabilidade para oscilações sincronizadas será obtido através de estimativas do número de Liapunov transversal do atrator sincronizado, estendendo os resultados de [2] e [5].

2. Análise do Modelo

Vamos considerar uma rede de populações de uma mesma espécie acopladas via movimento migratório. Os sítios onde vivem essas populações são numerados da forma $1, 2, \ldots, d$. Seja x_t^j a densidade populacional do sítio j no instante t. Na ausência de migração a dinâmica populacional deste sítio é dada por

$$x_{t+1}^j = f(x_t^j), \quad t = 0, 1, 2, \ldots$$

onde f é uma função suave em $[0, \infty)$. Esta função descreve a dinâmica local em cada sítio, isto é, f descreve os processos vitais como reprodução e sobrevivência. Seja $\mu(x_t^j)$ a fração da densidade populacional que abandona o sítio j no instante t. A fração migratória, μ, definida em $[0, \infty)$, satisfaz $0 < \mu(x) < 1$ para todo $x > 0$. Supomos que os processos da dinâmica local mais migração não são concomitantes, mais precisamente, supomos que a dinâmica local precede o movimento migratório. Então a densidade de indivíduos que deixa o sítio i no final do instante t é $\mu(f(x_t^i))f(x_t^i)$. Destes indivíduos uma proporção c_{ji} migra para o sítio j e lá se estabelece no início do instante $t+1$ e um novo ciclo inicia. Supomos que não existam perdas durante o processo migratório, então temos necessáriamente $\sum_{j=1}^d c_{ji} = 1$ e que $c_{ii} = 0$ para todo $i = 1, 2, \ldots, d$.

Levando em conta essas considerações podemos escrever as equações que descrevem a dinâmica da metapopulação. Seja φ uma função definida em $[0, \infty)$ dada por $\varphi(x) = x\mu(x)$. $\varphi(f(x_t^i))$ é a densidade de indivíduos que deixam o sítio i no final do instante t. Logo o sistema acima pode ser escrito como

$$x_{t+1}^j = f(x_t^j) - \varphi(f(x_t^j)) + \sum_{i=1}^d c_{ji}\varphi(f(x_t^i)), \tag{2.1}$$

onde f representa a dinâmica local, unidimensional. A matriz $C = [c_{ij}]$ é duplamente estocástica, isto é, $\forall i, j, \displaystyle\sum_{i=1}^d c_{ij} = \sum_{j=1}^d c_{ij} = 1$ e $c_{ii} = 0$. A função φ satisfaz apenas uma condição de integrabilidade proveniente do teorema ergódico de Oseledec. Neste caso é fácil verificar que a órbita sincronizada, $x_t^j = x_t^i = x_t$, é solução de (2.1), onde cada x_t^j obedece $x_{t+1}^j = f(x_t^j)$.

Estamos interessados na estabilidade assintótica das soluções sincronizadas, isto é, se órbitas que iniciam perto da órbita sincronizada, a diagonal no espaço de fase, serão atraídas para este conjunto invariante. Para isto linearizamos o sistema (2.1). Se $J_t = [\alpha_{ij}]$ representa o Jacobiano do sistema calculado na órbita sincronizada, então

$$\alpha_{ij} = \begin{cases} f'(x_t)(1-\varphi'(x_t)), & i = j \\ f'(x_t)\varphi'(x_t)c_{ij}, & i \neq j \end{cases} .$$

Temos que $J_t = f'(x_t)H_{\varphi'(x_t)}$, onde $H_{\varphi'(x_t)} = I - \varphi'(x_t)B$, e B é a matriz

$$B = \begin{bmatrix} 1 & -c_{12} & -c_{13} & \dots & -c_{1d} \\ -c_{21} & 1 & -c_{23} & \dots & -c_{2d} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ -c_{d1} & -c_{d2} & -c_{d3} & \dots & 1 \end{bmatrix}.$$

Vamos supor que a matriz C é irredutível. Neste caso o teorema de Perron-Fröbenius [8] mostra que $\lambda = 1$ é o autovalor simples dominante de C, associado ao autovetor $v = (1, \dots, 1)$. Assim podemos decompor $\mathbb{R}^d = \mathbb{R}v \oplus W$, onde W é subespaço $C-$invariante de dimensão $d-1$. Nessas condições a matriz B admite a seguinte representação

$$B = P^{-1}\begin{bmatrix} 0 & \\ & A \end{bmatrix}P,$$

onde P é a matriz da mudança de base apropriada.

A estabilidade da solução sincronizada é determinada pela estabilidade da solução trivial da componente transversal do sistema (2.1), w_t, que satisfaz

$$w_{t+1} = f'(x_t)\,(I - \varphi'(x_t)A)\,w_t. \tag{2.2}$$

A análise da estabilidade da solução $w_t \equiv 0$ de (2.2) é feita estimando-se os expoentes de Liapunov([12]). Definimos

$$K_n(x) = \prod_{k=0}^{n-1} f'(f^k(x))\left(I - \varphi'(f^k(x))A\right),$$

onde $f^0(x) = x$ e $f^k(x) = f(f^{k-1}(x))$ para $k > 0$. Para estimar $||K_n||^{1/n}$ observamos primeiro que

$$K_n(x) = L_n(x)\Lambda_n(x) = \left(\prod_{k=0}^{n-1} f'(f^k(x))\right)\left(\prod_{k=0}^{n-1} I - \varphi'(f^k(x))A\right).$$

$L_n(x)$ depende apenas da dinâmica local f enquanto que $\Lambda_n(x)$ considera também os efeitos da migração φ e da matriz de configuração C. Seja ρ uma medida invariante do sistema local. Seja $\ln^+(x) = \max(\ln(x), 0)$. Pelo teorema ergódico de Birkhoff, se $\ln^+|f'(x)| \in L^1(\rho)$ então existe $\lim_n \frac{1}{n}\sum_{k=0}^{n-1} \ln|f'(f^k(x))|$ para ρ-quase todo x. Para ρ ergódica ambos $L(x)$ e $\Lambda(x)$ são independentes de x. Sejam $\ln L$ o valor deste limite. L é o número de Liapunov do sistema local $x_{t+1} = f(x_t)$.

O teorema ergódico de Oseledec ([12]) implica que se tivermos $\int_0^\infty \ln^+ ||I - \varphi'(x)A||\ d\rho(x) < \infty$, então existe $\lim_n \frac{1}{n}\ln||\Lambda_n(x)|| = \ln \Lambda(x)$ para ρ-quase todo x. As observações acima permitem enunciar nosso primeiro resultado

Teorema 2.1. *Considere o sistema (2.1) onde f é contínua, φ' limitada, C duplamente estocástica, irredutível e primitiva tal que $\ln^+ ||I - \varphi'(x)A|| \in L^1(\rho)$, onde ρ é $f-$invariante ergódica. Sejam $L = \sup_x \lim_n |L_n(x)|^{1/n}$ e $\Lambda = \sup_x \lim_n ||\Lambda_n(x)||^{1/n}$. Se $L\cdot\Lambda < 1$, existe um conjunto E com $\rho(E) = 1$ tal que para todo $x \in E$, a solução trivial de (2.2) é assintóticamente estável.*

O teorema de Oseledec afirma existir um conjunto E com $\rho(E) = 1$ tal que para todo x de E existe $\lim_n ||\Lambda_n(x)||^{1/n} = \Lambda(x)$. Vamos mostrar que para todo x em E

$$\Lambda(x) \leq \exp\left(\int_0^\infty \ln^+ ||I - \varphi'(x)A||\ d\rho(x)\right). \tag{2.3}$$

Considerando a continuidade da norma matricial e da função $\ln(x)$, pelo teorema da convergência dominada basta mostrar (2.3) para φ' simples. Seja $\varphi'(x) = \sum_{k=1}^r a_k \chi_{E_k}(x)$, onde E_k são mensuráveis, disjuntos, com $\rho(E_k) > 0$ e tais que $E \subset \bigcup_k E_k$. Para $1 \leq k \leq r$, seja $\rho_{k,n}$ dado por

$$\rho_{k,n} = \frac{\sharp\{0 \leq j < n : f^j(x) \in E_k\}}{n}.$$

O teorema ergódico de Birkhoff aplicado a χ_{E_k} mostra que para todo $1 \leq k \leq r$, $\lim_n \rho_{k,n} = \rho(E_k)$. Podemos concluir então que dado $\epsilon > 0$ exite n_0 tal que para $n > n_0$, $||I - a_k A||^{\rho_{k,n}} \leq ||I - a_k A||^{(1\pm\epsilon)\rho(E_k)}$, onde o sinal $-$ é usado quando $||I - a_k A|| < 1$. Logo

$$\frac{1}{n}\ln||\Lambda_n(x)|| \leq (1+\epsilon)\sum_{k=1}^r \ln^+ ||I - a_k A||\rho(E_k) = (1+\epsilon)\int_0^\infty \ln^+ ||I - \varphi'(x)A||\ d\rho(x).$$

Como o lado direito da desigualdade acima é independente de x e como ϵ é arbitrário, (2.3) esta provada. Agora podemos estimar $||K_n(x)||^{1/n}$

$$||K_n(x)||^{1/n} \leq |L_n(x)|\ ||\Lambda_n(x)|| \leq (1+\epsilon)L\Lambda^{1+\epsilon}$$

e o Teorema 2.1 é conseqüência imediata dessa desigualdade.

Obs. 1: a hipótese da irredutibilidade de C é necessária, pois já no caso de 2 subpopulações desacopladas o sincronismo das mesmas pode ter probabilidade zero.

Obs. 2: se $E = [0, \infty)$, $L \cdot \Lambda << 1$ é também condição necessária para estabilidade da solução trivial de (2.2).

Obs. 3: nos casos em que A é diagonalizável, a norma $||I - \varphi(f^k(x))A||$ é simplesmente o raio espectral $\sigma_{-1}(H_t)$ da restrição ao subespaço W da decomposição acima. Assim, com as mesmas hipóteses sobre f, φ e C temos $\Lambda \leq \Lambda_1 =$

$\int_0^\infty \sigma_{-1}(H_{\varphi'(x)})\, d\rho(x)$ concluimos que $L\Lambda_1 < 1$ é condição suficiente para que a solução sincronizada seja assintoticamente estável.

Em algumas situações podemos aprimorar o resultado acima com o auxílio do cálculo funcional de [11] e [15]. A versão do teorema de Oseledec em [16] mostra que existe $\lim_n(\Lambda_n^*\Lambda_n(x))^{\frac{1}{2n}} = \Lambda(x)$ na topologia uniforme. A decomposição espectral de $\Lambda(x)$ determina os expoentes e subespaços de Liapunov. Vamos mostrar que no caso de A ser normal, isto é, $AA^* = A^*A$,

$$\Lambda(x) = \exp\left(\int_0^\infty \ln|I - \varphi'(x)A|\, d\rho(x)\right). \tag{2.4}$$

Vamos supor que para todo x em E temos que $I - \varphi'(x)A$ é não singular. A presença de autovalor nulo apenas acrescenta um passo extra de fatorar o auto espaço correspondente para aplicar a análise abaixo no espaço complementar. O teorema espectral para operadores normais limitados (teor. 12.23 em [15]), e a continuidade de $\ln|1 - \lambda\varphi'(x)|$ em $\lambda \in \sigma(A)$ permitem escrever

$$\begin{aligned} A &= \int_{\sigma(A)} \lambda\, dE(\lambda) \\ \ln|I - \varphi'(x)A| &= \int_{\sigma(A)} \ln|1 - \lambda\varphi'(x)|\, dE(\lambda), \end{aligned}$$

onde $dE(\lambda)$ são as projeções espectrais associadas a A. A hipótese sobre o espectro de $I - \varphi'(x)A$ e o teorema de Fubini implicam

$$\int_0^\infty \ln|I - \varphi'(x)A|\, d\rho(x) = \int_{\sigma(A)} \left(\int_0^\infty \ln|1 - \lambda\varphi'(x)|\, d\rho(x)\right)\, dE(\lambda)$$

e como essa última integral define um operador limitado,

$$\exp\left(\int_0^\infty \ln|I - \varphi'(x)A|\, d\rho(x)\right) = \exp\left(\int_{\sigma(A)} \left(\int_0^\infty \ln|1 - \lambda\varphi'(x)| d\rho(x)\right)\, dE(\lambda)\right).$$

Assim o teorema espectral estabelece que

$$\sigma\left(\exp\left(\int_0^\infty \ln|I - \varphi'(x)A|\, d\rho(x)\right)\right) = \left\{\exp\left(\int_0^\infty \ln|1 - \lambda\varphi'(x)|\, d\rho(x)\right) : \lambda \in \sigma(A)\right\}.$$

Teorema 2.2. *Sejam f, φ nas mesmas condições do Teorema 2.1. Seja Λ o raio espectral de (2.4). Então se $L \cdot \Lambda < 1$, valem as mesmas conclusões do Teorema 2.1.*

Para provar o teorema, após as considerações acima, precisamos apenas estabelecer (2.4). Para isso vamos primeiro provar (2.4) assumindo φ' uma função simples. Um processo limite naturalmente extende o resultado para φ' limitadas uma vez que essas são limites uniformes de funções simples. Seja $\varphi' = \sum_{k=1}^N \varphi_k \chi_{I_k}$ onde I_k

são disjuntos. Note que como φ' é limitada, a integral em (2.4) está bem definida. Como anteriormente definimos $\rho_{k,n} = \dfrac{\sharp\{0 \leq j > n : f^j(x) \in I_k\}}{n}$. Então

$$(\Lambda_n^* \Lambda_n)^{\frac{1}{2n}} = \prod_{k=1}^{N} |I - \varphi_k A|^{\rho_{k,n}} = \exp\left(\sum_{k=1}^{N} \rho_{k,n} \ln |I - \varphi_k A|\right).$$

A continuidade da função exponencial, o teorema da convergência dominada e o fato que para todo k, $\lim_n \rho_{n,k} = \rho(I_k)$ implicam

$$\lim_n \exp\left(\sum_{k=1}^{N} \rho_{k,n} \ln |I - \varphi_k A|\right) = \exp\left(\int_0^\infty \ln |I - \varphi'(x) A| \, d\rho(x)\right).$$

Assim (2.4) fica provada para φ' função escada concluindo a prova o Teorema 2.2.

Obs. 4: Como para todo $\lambda \in \sigma(A)$, $|1 - \lambda\varphi'(x)| \leq ||I - \varphi'(x)A||$, temos que $\Lambda \leq \exp\left(\int_0^\infty \ln^+(||I - \varphi'(x)A||) \, d\rho(x)\right)$, logo o Teorema 2.2 é mais preciso que o Teorema 2.1.

3. Discussão

Alguns casos particulares de interesse específico no estudo de fenômenos relacionados à dinâmica de metapopulações podem ser abordados aplicando-se a teoria aqui desenvolvida. Por exemplo, se o atrator sincronizado é um ponto fixo ou uma órbita periódica, o sistema pode apresentar instabilidade de Turing se $L < 1$ e $L \cdot \Lambda > 1$. Neste caso, se $\{p_1, p_2, \ldots, p_k\}$ é um ciclo de período k da aplicação f, temos que a medida invariante ρ é dada por $\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{k} \delta_{p_i}$, onde δ_x é o funcional de Dirac no ponto x e consequentemente $L = |f'(p_1)f'(p_2)\ldots f'(p_k)|$ e Λ é o raio espectral do operador $\prod_{l=1}^{k}(I - p_l A)$.

Outro caso particular interessante é o da migração independente da densidade estudado por Earn et al.([2]). Neste caso temos φ' constante e portanto Λ não depende da medida invariante, de fato, temos $\Lambda = \sigma_{-1}(I - \mu H_\mu)$. Esse resultado foi generalizado recentemente em ([5]) onde foi considerada a função $\mu(x) = \chi_S(x)$ onde S é tipicamente da forma (a, ∞). Neste caso tem-se $\Lambda = \int_0^\infty \sigma_{-1}(H_{\varphi'(x)}) \, d\rho(x) = \sigma_{-1}(H_\mu)^{\rho(S)}$.

Processos migratórios mais gerais são considerados em ([20]) onde simulações numéricas mostram o comportamento de Λ em função dos parâmetros considerados. O Teorema 2.2 fornece, em diversos casos, uma expressão para Λ. Supondo que ρ seja uma medida SRB (ver [12]), primeiro calculamos os autovalores $\lambda_1, \ldots, \lambda_d$ de C numericamente. Descartando o autovalor 1, aproximamos as integrais envolvidas no espectro de $\Lambda(x)$ acima para os demais autovalores usando o teorema ergódico de Birkhoff

$$\int_0^\infty \ln |1 - \lambda\varphi'(x)| \, d\rho(x) = \lim_n \frac{1}{n} \sum_{k=0}^{n-1} \ln |1 - \lambda\varphi'(f^k(x))|.$$

Abstract. We obtain sufficient conditions for the stability of the synchronized solutions of certain Metapopulation models with density dependent migration. This is accomplished by finding an analytical expression for the transverse Liapunov exponents through the use of functional calculus.

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] D.J.D. Earn, S. Levin, P. Rohani, Coherence and conservation, *Science*, **290** (2000), 1360-1364.

[3] Enfjäl, O. Leimar, Density-dependent dispersal in the Glanville fritillary, Melitaea cinxia, *Oikos*, **108** (2005), 465-472.

[4] R.V. Solé, J.P. Gamarra, Chaos, dispersal ans extintion in coupled ecosystems, *J. Theor. Biol.*, **193** (1998), 539-541.

[5] F. Giordani, J. Silva, Sincronização em metapopulações com migração dependente da densidade, submetido, 2005.

[6] I. Hanski, M. Gilpin, "Metapopulation Biology: Ecology Genetics and Evolution", Academic Press, London 1997.

[7] M. Heino, V. Kaitala, E. Ranta, Lindström, J., Synchronous dynamics and rates of extiction in spatially structured populations. *Proc. R. Soc. London B*, **264** (1997), 481-486.

[8] A. Householder, "The Theory of Matrices in Numerical Analysis", Dover, New York, 1964.

[9] Y. Huang, O. Diekmann, Interspecific influence on mobility and Turing instability, *Bull. Math. Biol.*, **65** (2003), 143-156.

[10] S.R.J. Jang, A.K. Mitra, Equilibrium stability of single species metapopulations, *Bull. Math. Biol.*, **62** (2000), 155-161.

[11] T. Kato, "Perturbation Theory for Linear Operators", Springer Verlag, New York, 1995.

[12] A. Katok, B. Hasselblatt, "Introduction to the Modern Theory of Dynamical Systems", Cambridge Univ. Press, New York, 1995.

[13] B. Kendall, G. Fox, Spatial Structure, Environmental Heterogenity, and Population Dynamics: Analysis of the Coupled Logistic Map, *Theoretical Population Biology*, **54**, 1998.

[14] E. Matthysen, Density-dependent dispersal in birds and mammals, *Ecography*, **28** (2005), 403-416.

[15] W. Rudin, “Functional Analysis”, McGraw-Hill, 1973. Cambridge Univ. Press, New York, 1995.

[16] D. Ruelle, Ergodic Theory of Differentiable Dynamical Systems, *Publ. Math. IHES*, **50** (1979), 27-58.

[17] J. Silva, M. Castro, D. Justo, Stability in a metapopulation model with density-dependent dispersal, *Bull. Math. Biol.*, **63** (2001).

[18] J. Silva, M. Castro, D. Justo, Synchronism in a metapopulation model, *Bull. Math. Biol.*, **62** (2000).

[19] D. Tilman, P. Kareiva, “Spatial Ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions”. Princeton University Press, 1997.

[20] J. Ylikarjula, S. Alaja, J. Laakso, D. Tesar, Effects of patch number and dispersal patterns on population dynamics and synchrony, *J. Theor. Biol.* **207** (2000), 377-387.