

## Estabilidade do Estado Homogêneo em Redes de Populações Acopladas

J.A.L. SILVA<sup>1</sup>, M.L. CASTRO, D.A.R. JUSTO, Departamento de Matemática Pura e Aplicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, RS, Brasil.

**Resumo.** Nos últimos anos tem havido um crescente interesse pelo estudo da dinâmica de metapopulações. Há vários estudos visando demonstrar que a fração migratória não influencia na estabilidade do equilíbrio homogêneo. Neste trabalho obtemos uma versão completa deste resultado, incorporando a possibilidade de movimento dependente da densidade populacional local. Os resultados obtidos nos permitem concluir que para frações migratórias constantes, a estabilidade do modelo local é preservada, porém a metodologia usada nos permite construir exemplos onde a dependência da densidade local na fração migratória pode tornar o equilíbrio homogêneo instável mesmo que o sistema local desacoplado apresente estabilidade.

### 1. Introdução

Na última década foi notável o crescimento da pesquisa em modelos de dinâmica populacional com estrutura espacial. As revisões apresentadas em [5, 8] fornecem uma boa amostra do interesse pelo estudo de modelos de metapopulações. Uma prática bastante comum na modelagem de populações distribuídas em habitats fragmentados é o uso de modelos espacialmente explícitos. Nestes modelos a população, neste caso dita metapopulação, é tratada como um conjunto discreto de subpopulações localizadas em fragmentos de habitat que são adequados para a reprodução e sobrevivência. A conexão desses fragmentos é feita através de movimentos migratórios entre as populações locais mais próximas.

Vários trabalhos destacam a importância do movimento migratório como causador de efeitos estabilizadores e simplificadores na dinâmica da metapopulação [12, 16, 3, 22]. Em particular Rohani et al. [20] demonstraram que para uma metapopulação de uma única espécie com taxa migratória constante entre os fragmentos mais próximos o movimento migratório não tem nenhuma influência sobre a estabilidade do estado homogêneo. Ruxton [21] considerou a possibilidade da migração depender da densidade populacional local mas mesmo assim encontrou poucos indícios de que a dispersão pudesse causar efeitos desestabilizadores.

Neste trabalho propomos um tratamento mais geral e mais rigoroso para este tipo de modelo incluindo a possibilidade de dispersão dependente da densidade

---

<sup>1</sup>jaqx.mat.ufrgs.br

local. Além disso, os resultados obtidos permitem concluir que a dispersão pode ser causadora de instabilidades em certas circunstâncias.

## 2. O Modelo

Considere uma coleção de  $n$  fragmentos de habitats adequados para uma certa espécie. Cada um desses fragmentos está cercado por um meio hostil e totalmente inadequado para a reprodução e sobrevivência desta espécie. Em cada um desses fragmentos vive uma população desta espécie. Vamos supor por simplicidade que as gerações, sempre tomadas em tempos discretos  $t = 0, 1, 2, \dots$  jamais se entrelacem. Vários exemplos de populações naturais se enquadram nesta formulação [8].

Inicialmente vamos imaginar que não há conexão entre os sítios (fragmentos). Cada subpopulação florescerá de maneira independente das demais. Se denotamos por  $x_t$  o número de indivíduos num desses sítios no instante  $t$ , então a dinâmica da subpopulação deste sítio é dada por

$$x_{t+1} = f(x_t), \quad (2.1)$$

onde  $f$  é uma função suave. A equação acima incorpora os processos de reprodução e mortalidade de geração a geração de modo que estes processos dependem da densidade populacional do fragmento em questão através da função  $f$ . Vamos supor que  $f$  possua um único ponto fixo positivo,  $\bar{x}$ , isto é,

$$\bar{x} = f(\bar{x}), \quad \bar{x} > 0. \quad (2.2)$$

A equação (2.1) pode ser linearizada em torno do equilíbrio  $\bar{x}$  resultando no critério de estabilidade

$$\begin{aligned} |f'(\bar{x})| < 1 &\rightarrow \bar{x} \text{ estável}, \\ |f'(\bar{x})| > 1 &\rightarrow \bar{x} \text{ instável}. \end{aligned} \quad (2.3)$$

A dinâmica da equação (2.1) já foi alvo de vários estudos. Fenômenos de grande interesse como cascata de bifurcações e caos já foram observados para várias escolhas de mecanismos representando a dependência da densidade, isto é, escolhas para a função  $f$  [17, 18, 19, 6]. Talvez o mais célebre destes exemplos seja o da aplicação logística (ver Figura 1):

$$f(x) = rx(1-x), \quad 0 < r \leq 4, \quad 0 \leq x \leq 1.$$

Agora vamos estabelecer ligações entre as subpopulações. A cada geração um processo migratório ocorre entre os sítios. Para cada sítio, uma fração  $\mu$  de indivíduos deixa o dado sítio e migra para os sítios mais próximos. Certos aspectos devem ser classificados:

- I O processo migratório é de curta duração (comparado à escala de tempo usada no modelo que é o tempo entre duas gerações consecutivas) e portanto é razoável supor que o movimento migratório é 100% bem sucedido, isto é, não ocorrem mortes durante o movimento. Além disso, ocorre apenas um movimento migratório a cada geração.

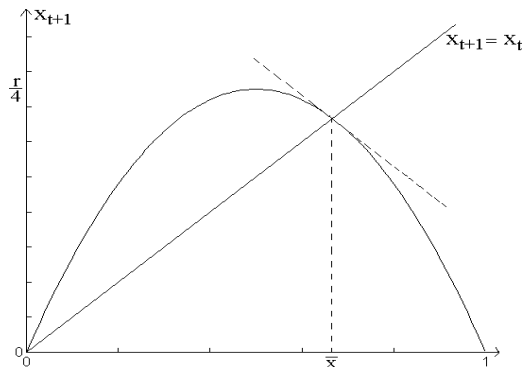


Figura 1: Gráfico de  $x_{t+1} = rx_t(1 - x_t)$ . A estabilidade do ponto fixo  $\bar{x}$  depende da declividade da linha pontilhada conforme equação (2.3).

- II Deve ser estabelecida uma ordem para os eventos: migração e dinâmica local (reprodução e mortalidade). A falha na separação destes dois processos integralmente distintos pode acarretar em resultados fantasiosos (ver [10]).
- III A fração migratória  $\mu$  de indivíduos que deixam uma dado sítio pode depender da densidade local (sítio em questão) e também da densidade dos sítios vizinhos (candidatos a receptores dos imigrantes). No presente artigo apenas a dependência local será incluída no modelo. Assim, supomos que  $\mu$  é uma função crescente e de classe  $C^1$ . Além disso, por ser uma proporção,  $0 \leq \mu(x) \leq 1, \forall x \geq 0$ . Para exemplos ver [21].
- IV A topologia deve ser definida, isto é, devemos estabelecer quem é vizinho de quem. Metapopulações naturais podem ter topologias bastante complexas (ver [8]) já que não apenas a proximidade geográfica é relevante mas também a capacidade de movimento entre 2 sítios quaisquer. Vamos supor que as vizinhanças são simétricas, ou seja, se um certo sítio  $i$  é vizinho de outro sítio  $j$ , então o sítio  $j$  é vizinho do sítio  $i$ . Podemos dispor os  $n$  sítios em reticulados unidimensionais ou bidimensionais [14].

**Redes 1D** Enumeramos os sítios de 1 a  $n$ . Cada sítio  $k, k = 1, 2, \dots, n$ , tem como vizinhos os  $N$  mais próximos sítios à direita e os  $N$  mais próximos à esquerda. Desta forma definimos o conjunto  $Viz(k) = \{k + i : i = -N, \dots, N, i \neq 0\}$  para cada  $k = 1, 2, \dots, n$ . O conjunto  $Viz(k)$  é o conjunto dos sítios vizinhos ao sítio  $k$  (ver Figura 2).  $Viz(k)$  é chamado de vizinhança de ordem  $N$  do sítio  $k$ . Denotamos por  $|Viz(k)|$  a cardinalidade deste conjunto, temos  $|Viz(k)| = 2N$ .

**Redes 2D** Enumeramos os  $n$  sítios com um par de índices  $(k, l), k = 1, 2, \dots, m$  e  $l = 1, 2, \dots, m', mm' = n$ , formando assim uma rede retangular. Podemos ter agora vários tipos de vizinhanças simétricas. Citamos apenas os mais usados (ver Figura 2).

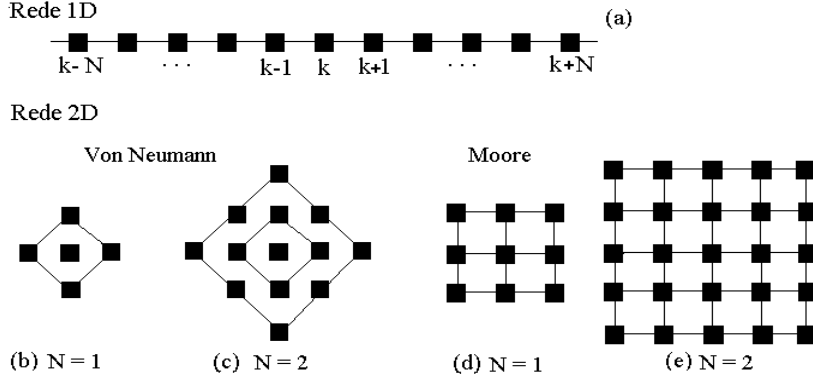


Figura 2: (a) Vizinhança do sítio  $k$  em uma rede unidimensional. (b) Vizinhança do tipo Von Neumann com  $N = 1$  e (c)  $N = 2$  em uma rede bidimensional. (d) Vizinhança do tipo Moore com  $N = 1$  e (e)  $N = 2$  em uma rede bidimensional.

- Vizinhanças de Von Neumann: definimos os vizinhos do sítio  $(k, l)$  através de

$$Viz(k, l) = \{(k + i, l + j) : 0 < |i| + |j| \leq N; (i, j)\}.$$

Neste caso  $|Viz(k, l)| = 2N(N + 1)$ .

- Vizinhanças de Moore: os vizinhos de ordem  $N$  do sítio  $(k, l)$  forma o conjunto

$$Viz(k, l) = \{(k + i, l + j) : -N \leq i, j \leq N; (i, j) \neq (0, 0)\}.$$

Conseqüentemente temos  $|Viz(k, l)| = 4N(N + 1)$ .

O objetivo deste trabalho é determinar a importância do movimento migratório na estabilidade do sistema como um todo. Vamos comparar o sistema global com um de seus fragmentos agindo independentemente. Para isto devemos isolar os efeitos causados pelo movimento migratório. Assim devemos considerar  $n$  populações absolutamente idênticas. Mais precisamente, na ausência de migração, cada subpopulação seguiria uma dinâmica temporal dada pela equação (2.1). Mesmo considerando a mesma dinâmica local para todos os sítios, a condição de igualdade entre as subpopulações ainda não está garantida. Isto se deve ao fato de vizinhos mais próximos à fronteira podem ter menos vizinhos em certas direções. Por exemplo em uma rede unidimensional com  $N = 1$ , o primeiro sítio teria apenas 1 vizinho à direita e nenhum à esquerda. Para evitar tais assimetrias, impomos condições de fronteira periódicas, isto é, identificamos as extremidades. Deste modo uma rede unidimensional será realizada como um anel cíclico e uma rede bidimensional será realizada como uma superfície toroidal.

A dinâmica da metapopulação será dada pela composição de dois processos distintos: a dinâmica local (reprodução e mortalidade) e a dispersão.

## – Dinâmica Local

$$F : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$$

$$(x^1, \dots, x^n) \mapsto (f(x^1), \dots, f(x^n)).$$

## – Dispersão

$$M : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$$

$$(x^1, \dots, x^n) \mapsto (M_1(x^1, \dots, x^n), \dots, M_n(x^1, \dots, x^n)),$$

onde

$$M_k(x^1, \dots, x^n) = (1 - \mu(x^k))x^k + \sum_{j \in \text{Viz}(k)} \frac{\mu(x^j)x^j}{|\text{Viz}(j)|}.$$

Como usamos vizinhanças simétricas,  $|\text{Viz}(j)|$  é constante e assim podemos suprimir o índice  $j$  e escrever simplesmente  $|\text{Viz}|$ . Podemos considerar dois modelos globais inteiramente distintos. O primeiro onde a cada geração a dinâmica local precede à migração. Para isto, definimos  $G : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  dada por  $G = M \circ F$ . Definindo o vetor populacional  $x_t = (x_t^1, \dots, x_t^n)^T$ , onde  $x_t^k$  é o número de indivíduos no sítio  $k$  no instante  $t$ , a dinâmica da metapopulação é dada por

$$x_t = G(x_t). \quad (2.4)$$

No segundo modelo a migração precede a dinâmica local. Assim definimos  $\tilde{G} = F \circ M$  e a dinâmica global é dada por

$$x_t = \tilde{G}(x_t). \quad (2.5)$$

### 3. O Estado Homogêneo e sua Estabilidade

A homogeneidade da população é atingida se o equilíbrio homogêneo  $\bar{X} = (p, \dots, p)^T$ ,  $p > 0$  é estável. É fácil verificar que para ambas equações (2.4) e (2.5) existe apenas um equilíbrio homogêneo positivo. Além disto suas  $n$  componentes coincidem com o equilíbrio do modelo local (sistema desacoplado - equação (2.1)). Resumimos estas informações no seguinte teorema.

**Teorema 1** *Para ambos os sistemas dados pelas equações (2.4) e (2.5) existe apenas um equilíbrio homogêneo não trivial,  $\bar{X} = (\bar{x}, \dots, \bar{x})^T$ ,  $\bar{x} > 0$  onde  $\bar{x} = f(\bar{x}) > 0$ .*

*Demonstração:* Segue imediatamente das definições que  $M \circ F(X) = X \leftrightarrow X = (\bar{x}, \dots, \bar{x})^T$  e de maneira análoga  $F \circ M(X) = X \leftrightarrow X = (\bar{x}, \dots, \bar{x})^T$ . ■

A análise da estabilidade de  $\bar{X}$  dada pelo Teorema 1 será feita via linearização dos sistemas (2.4) e (2.5) em torno de  $\bar{X}$ . Os jacobianos  $DG(\bar{X})$  e  $D\tilde{G}(\bar{X})$  são obtidos no lema a seguir. Definindo a função  $\phi$  por  $\phi = x\mu(x)$  temos o seguinte lema.

**Lema 1** *Seja  $\bar{X}$  dado pelo Teorema 1. Então  $DG(\bar{X}) = D\tilde{G}(\bar{X}) = [C_{ij}]_{n \times n}$ , onde*

$$C_{ij} = \begin{cases} f'(\bar{x})(1 - \phi'(\bar{x})), & i = j \\ \frac{f'(\bar{x})\phi'(\bar{x})}{|Viz|}, & j \in Viz(j) \\ 0, & c.c. \end{cases}$$

*Demonstração:* Pela regra da Cadeia  $DG(X) = DM(F(X)) \cdot DF(X)$  e  $D\tilde{G}(X) = DF(M(X)) \cdot DM(X)$ . Pelas definições de  $M$  e  $F$  podemos escrever  $DM(\bar{X}) = [a_{ij}]_{n \times n}$ , onde

$$a_{ij} = \begin{cases} 1 - \phi'(\bar{x}), & i = j \\ \frac{\phi'(\bar{x})}{|Viz|}, & j \in Viz(j) \\ 0, & c.c. \end{cases} \quad (3.1)$$

e  $DF(\bar{X}) = \text{diag}(f'(\bar{x}), \dots, f'(\bar{x}))_{n \times n}$ . Note também que  $M(\bar{X}) = \bar{X} = F(\bar{X})$ . Logo  $DG(\bar{X}) = DM(\bar{X}) \cdot DF(\bar{X})$  e  $D\tilde{G}(\bar{X}) = DF(\bar{X}) \cdot DM(\bar{X})$ . Mas as matrizes  $DF(\bar{X})$  e  $DM(\bar{X})$  comutam, pois  $DF(\bar{X})$  é diagonal com  $n$  entradas idênticas. Assim  $DG(\bar{X}) = D\tilde{G}(\bar{X}) = DF(\bar{X}) \cdot DM(\bar{X})$  e o resultado segue imediatamente. ■

**Teorema 2** *Do ponto de vista da estabilidade do equilíbrio homogêneo positivo dado pelo Teorema 1, os dois sistemas dados pelas equações (2.4) e (2.5) são idênticos, isto é, a ordem dos eventos dinâmica local e migração não afeta a estabilidade do estado homogêneo.*

*Demonstração:* Consequência imediata do Lema 1, já que a estabilidade do equilíbrio homogêneo depende apenas das magnitudes dos autovalores dos Jacobianos no equilíbrio. ■

O seguinte teorema estabelece alguns resultados importantes na direção do entendimento do papel do acoplamento na estabilidade do equilíbrio homogêneo.

**Teorema 3** *Se  $\phi'(\bar{x}) \leq 1$ , então o autovalor dominante de  $DG(\bar{X})$  (ou de  $D\tilde{G}(\bar{X})$ ) é  $f'(\bar{x})$ .*

*Demonstração:* Pelo Teorema 2 é suficiente considerar o sistema dado pela equação (2.4). Pela demonstração do Lema 1, podemos escrever  $DG(\bar{X}) = f'(\bar{x})DM(\bar{X})$ . Portanto os autovalores de  $DG(\bar{x})$  são  $f(\bar{x})\lambda_1, \dots, f(\bar{x})\lambda_n$ , onde  $\lambda_1, \dots, \lambda_n$  são os autovalores de  $DM(\bar{x})$ . Escrevendo  $DM(\bar{X}) = [a_{ij}]_{n \times n}$ , os coeficientes  $a_{ij}$  são dados pela equação (2.6). Observe que

$$\sum_{j=1}^n a_{ij} = 1 - \phi'(\bar{x}) + \sum_{j \in Viz(i)} \frac{\phi'(\bar{x})}{|Viz|} = 1, \quad \forall i = 1, 2, \dots, n.$$

A hipótese  $\phi'(\bar{x}) \leq 1$  garante que  $a_{ij} \geq 0 \quad \forall i, j = 1, 2, \dots, n$ . Assim  $DM(\bar{X})$  é uma matriz estocástica e portanto  $\lambda = 1$  é o seu autovalor dominante. Logo  $f'(\bar{x})$  é o autovalor dominante de  $DG(\bar{x})$ . ■

Em relação ao Teorema 3, pode-se observar que

- (1) A hipótese  $\phi'(\bar{x}) \leq 1$  não é necessária para que  $\sum_{j=1}^n a_{i,j} = 1, \forall i = 1, 2, \dots, n$ . Portanto ela não é necessária para que  $f'(\bar{x})$  seja autovalor de  $DG(\bar{X})$ . Assim, de modo natural,  $f'(\bar{x})$  (o autovalor do sistema desacoplado) sempre é autovalor do sistema global. Podemos, portanto, afirmar que o movimento migratório por si só não pode estabilizar uma rede de populações instáveis e independentes.
- (2) Um caso particular relevante e freqüentemente estudado [20, 13, 14, 22, 25, 26] é o de fração migratória constante. Neste caso  $\phi(x) = \mu x$ , logo  $\phi'(x) = \mu \leq 1$  e conseqüentemente o Teorema 3 é válido.
- (3) Os resultados até aqui obtidos independem da dimensionalidade, ou seja é irrelevante a questão de dispormos os sítios como reticulados unidimensionais ou bidimensionais, além disto, no caso bidimensional é irrelevante se consideramos vizinhanças de Von Neumann, Moore ou outra similar. A única restrição é que elas sejam simétricas.

#### 4. A Instabilidade Causada pelo Movimento Migratório

Nesta seção mostraremos como a migração pode desestabilizar um sistema de subpopulações estáveis. Tendo em vista o Teorema 3, isto só poderá acontecer se  $\phi'(x) > 1$ . Com relação a esta perda da estabilidade via o aumento do valor do parâmetro  $\phi'(x)$ , a dimensão da rede e a geometria das vizinhanças são importantes. Vamos considerar um caso bastante geral: uma rede bidimensional quadrada  $n \times n$  com vizinhanças de Moore de ordem  $N$ . Usando as fórmulas dadas pelo lema, podemos expressar a matriz Jacobiana  $DG(\bar{X})$ , que neste caso é  $n^2 \times n^2$  com estrutura bloco circulante:

$$DG(\bar{X}) = \begin{bmatrix} A & B & \cdots & B & & B & \cdots & B \\ B & A & B & & \ddots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & B & \\ B & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & \\ & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & B \\ B & & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & & \ddots & & \ddots & \ddots & B \\ B & \cdots & B & & B & \cdots & B & A \end{bmatrix}, \quad (4.1)$$

onde A e B são matrizes circulares  $n \times n$

$$A = \begin{bmatrix} a & b & \cdots & b & & b & \cdots & b \\ b & a & b & & \ddots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & & b \\ b & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & \\ & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & b \\ b & & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & b \\ b & \cdots & b & & b & \cdots & b & a \end{bmatrix} \quad (4.2)$$

e

$$B = \begin{bmatrix} b & b & \cdots & b & & b & \cdots & b \\ b & b & b & & \ddots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & & b \\ b & & \ddots & \ddots & \ddots & & \ddots & \\ & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & & b \\ b & & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & b \\ b & \cdots & b & & b & \cdots & b & b \end{bmatrix}, \quad (4.3)$$

onde  $a = f'(\bar{x})[1 - \phi'(\bar{x})]$  e  $b = \frac{f'(\bar{x})\phi'(\bar{x})}{4N(N+1)}$ . Em cada linha da matriz  $DG(\bar{X})$  há  $2N$  matrizes  $B$  e as matrizes  $A$  e  $B$  possuem  $2N$  elementos  $b$  em cada uma de suas linhas. A estrutura peculiar de  $DG(\bar{X})$  pode ser usada para a determinação de seus autovalores. O teorema de Friedman [4] torna possível o cálculo dos  $n^2$  autovalores de  $DG(\bar{X})$  (para detalhes ver [23]),  $\lambda_{ij}$ ,

$$\lambda_{ij} = f'(\bar{x})[1 - \alpha_{ij}\phi'(\bar{x})], \quad i, j = 0, 1, 2, \dots, n-1, \quad (4.4)$$

onde

$$\alpha_{ij} = 1 - \frac{D_N[\frac{2\pi i}{n}]D_N[\frac{2\pi j}{n}]}{4N(N+1)} \quad (4.5)$$

e

$$D_N[x] = \frac{\sin x[N + \frac{1}{2}]}{\sin \frac{x}{2}} \quad (4.6)$$

é o núcleo de Dirichlet de ordem  $N$ . Como  $D_N[x] \leq 2N + 1$ , segue que  $0 \leq \alpha_{ij} \leq 2$ . O caso extremo  $\alpha_{ij} = 0$  é obtido quando  $i = j = 0$  assim  $\lambda_{00} = f'(\bar{x})$  que é o autovalor local como já era conhecido (ver observação 1 sobre o Teorema 3). Note que se  $\phi'(\bar{x}) \leq 1$  então  $|1 - \alpha_{ij}\phi'(\bar{x})| \leq 1$  pois  $0 \leq \alpha_{ij} \leq 2, \forall i, j = 0, 1, \dots, n-1$ . Da equação (4.4) seque que  $|\lambda_{ij}| \leq f'(\bar{x})$ . Como  $\lambda_{00} = f'(\bar{x})$ , temos que  $f'(\bar{x})$  é o autovalor dominante. Mas isto apenas confirma o Teorema 3 (válido em condições



mais gerais). A novidade é que se  $\phi'(\bar{x}) > 1$ , a expressão  $|1 - \alpha_{ij}\phi'(\bar{x})|$  pode tornar-se maior do que a unidade para algum par  $(i_{max}, j_{max}) \in 1, 2, \dots, n - 1$ . Portanto  $|\lambda_{i_{max}j_{max}}| > |f'(\bar{x})|$ , ou seja o autovalor local não é mais o dominante e além disto, dependendo da magnitude de  $|1 - \alpha_{i_{max}j_{max}}\phi'(\bar{x})|$ , podemos ter  $|\lambda_{i_{max}j_{max}}| > 1$  e  $|f'(\bar{x})| < 1$  simultaneamente. Isto quer dizer que a instabilidade da rede de subpopulações pode ser causada pelo acoplamento via movimento migratório. Por exemplo, se  $N = 1$  e  $n$  é par, podemos usar as equações (4.4), (4.5) para concluir que  $\max_{1 \leq j \leq n-1} |1 - \alpha_{ij}\phi'(\bar{x})| > 1$  se  $\phi'(\bar{x}) > \frac{4}{3}$ . Além disso,  $\frac{4}{3}$  é o valor mínimo que o parâmetro  $\phi'(\bar{x})$  deve ter para haver a possibilidade de instabilidade causada pelo acoplamento. O exemplo seguinte mostra que o Teorema 3 não pode ser melhorado sem um conhecimento maior da dimensão da rede. Considere uma rede unidimensional com  $N = 1$  e  $n$  par. Procedendo de maneira semelhante ao exemplo anterior podemos obter os autovalores de  $DG(\bar{X})$ ,

$$\lambda_{ij} = f'(\bar{x})[1 - \phi'(\bar{x})(1 - \cos \frac{2\pi j}{n})], \quad i, j = 0, 1, 2, \dots, n - 1.$$

Mas  $\max_{1 \leq j \leq n-1} (1 - \cos \frac{2\pi j}{n}) = 2$ , ocorrendo quando  $j = \frac{n}{2}$ . Assim o equilíbrio homogêneo é estável se e somente se  $|f'(\bar{x})| < 1$  e  $|1 - 2\phi'(\bar{x})||f'(\bar{x})| < 1$ . Logo, se  $\phi'(\bar{x}) > 1$  a condição  $|1 - 2\phi'(\bar{x})| > 1$  é satisfeita e portanto pode haver instabilidade causada pelo movimento migratório.

## Referências

- [1] J.C. Allen, W. M. Schaffer and D. Rosko, Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise, *Nature*, **364** (1993), 229-232.
- [2] H. N. Commins, M. P. Hassel and R. M. May, The spatial dynamics of host parasitoid systems, *J. Anim. Ecol.*, **61** (1992), 735-748.
- [3] M. Doebeli, Dispersal and dynamics, *Theor. Pop. Biol.*, **47** (1995), 82-106.
- [4] B. Friedman, Eigenvalues of Composite Matrices, *Proc. Cambr. Phil. Soc.*, **57** (1961), 37-49.
- [5] M.E. Gilpin and I. Hanski, "Metapopulation dynamics: Empirical and Theoretical Investigations", Academic Press, London, 1991.
- [6] C. Grebogi, E. Ott and J. A. Yorke, Chaos, Strange Attractors and Fractal Basin Boundaries en Nonlinear Dynamics, *Science*, **238** (1987), 632-637.
- [7] I. Hanski, "Metapopulation dynamics: from concepts and observations to predictive models", Academic Press, 1997.
- [8] I. Hanski and M.E. Gilpin, "Metapopulation Biology: Ecology Genetics and Evolution", Academic Press, 1997.
- [9] M.P Hassel, H.N. Commins and R.M. May, The spatial dynamics of host - parasitoid systems, *J. Anim. Ecol.*, **61** (1992), 735-748.

- [10] M.P. Hassel, O. Miramontes, P. Rohani and R.M. May, Appropriate formulations for dispersal in spatially structured models: comments on Bascompte & Solé, *J. Anim. Ecol.*, **64** (1995), 662-664.
- [11] A. Hastings, Age dependent dispersal is not a simple process: density dependence, stability, and chaos, *Theor. Pop. Biol.*, **41** (1992), 388-400.
- [12] A. Hastings, Complex Interactions between dispersal and dynamics: lessons from coupled logistic equations, *Ecology*, **74** No.5 (1993), 1362-1372.
- [13] K. Kaneko, Pattern dynamics in spatiotemporal chaos, *Physica D*, **34** (1989), 1-41.
- [14] K. Kaneko, Spatiotemporal chaos in one- and two-dimensional coupled map lattices, *Physica D*, **37** (1989), 60-82.
- [15] K. Kaneko, "Theory and Applications of Coupled Map Lattices", Wiley & Sons, 1993.
- [16] A.L. Lloyd, The coupled logistic map: a simple model for the effects of spatial heterogeneity on population dynamics, *Theor. Pop. Biol.*, **173** (1995), 217-230.
- [17] R.M. May, Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles and chaos, *Science*, **186** (1974), 645-647.
- [18] R.M. May, Simple mathematical models with very complicated dynamics, *Nature*, **261** (1976), 459-469.
- [19] R.M. May and G.F. Oster, Bifurcations and dynamic complexity in simple ecological models, *Amer. Naturalist*, **110** (1976), 573-799.
- [20] P. Rohani, R.M. May and M.P. Hassel, Metapopulation and equilibrium stability: the effects of spatial structure, *J. Theor. Biol.*, **181** (1996), 97-109.
- [21] G.M. Ruxton, Density-dependent migration and stability in a system of linked populations, *Bull. Math. Biol.*, **58** (1996), 643-660.
- [22] G.M. Ruxton, Synchronization between individuals and the dynamics of linked populations, *J. Theor. Biol.*, **183** (1996), 47-54.
- [23] J.A.L. Silva, M.L. de Castro and D.A.R. Justo, Stability in a metapopulation model with density-dependent dispersal. Em preparação.
- [24] R.V. Solé and J.P.G. Gamarra, Chaos, dispersal and extinction in coupled ecosystems, *J. Theor. Biol.*, **193** (1998), 539-541.
- [25] R.V. Solé and J. Valls, Spiral waves, chaos and multiple attractors in lattice models of interaction populations, *Physics Letters A*, **166** (1992), 123-128.
- [26] R.V. Solé and J. Valls, On structural stability and chaos in biological systems, *J. Theor. Biol.*, **155** (1992), 87-102.