

# Sincronização em Metapopulações com Migração Dependente da Densidade

F.T. GIORDANI<sup>1</sup>, J.A.L. da SILVA<sup>2</sup>, Programa de Pós-Graduação em Matemática Aplicada, Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, 91509-900 Porto Alegre, RS, Brasil.

**Resumo.** Neste trabalho investigamos a possibilidade de órbitas caóticas oscilarem de forma sincronizada em modelos metapopulacionais de uma única espécie submetidos a migração dependente da densidade. Obtemos uma condição necessária para a estabilidade de órbitas caóticas sincronizadas, e constatamos, analítica e numericamente que a migração dependente da densidade induz menos sincronização que no caso migração constante (independente da densidade).

## 1. Introdução

Vários trabalhos dão ênfase ao estudo de modelos populacionais que levam em conta a distribuição espacial de indivíduos. Em particular, os modelos metapopulacionais espacialmente explícitos.

Nestes modelos, a população total (metapopulação) está dividida em sítios ou patches (subpopulação). Cada sítio ou patch é um fragmento de habitat que possui as condições necessárias para a reprodução e persistência da espécie. Estes fragmentos estão cercados por um ambiente hostil e inadequado para a conservação da população. A comunicação entre os sítios é feita através de movimentos migratórios.

Os efeitos da migração na dinâmica da metapopulação também tem recebido bastante atenção. Por exemplo, Rohani et al. [17], Jang e Mitra [13], Silva et al. [19] concluíram que a estabilidade do estado homogêneo não é afetada quando a migração é independente da densidade. Mas o estado homogêneo pode perder a estabilidade quando a migração é dependente da idade (Hastings [11]), em sistemas do tipo hospedeiro-parasitóide (Rohani e Ruxton [18]) e no caso da migração dependente da densidade (ver Silva et al. [19]).

Além disso, a dispersão (migração) também é destacada pelo seu efeito estabilizador, no sentido que a dinâmica da metapopulação pode ser simplificada. Isto pode ser visto em Doebeli [5], Hastings [11], Lloyd [15] e Silva et al. [20].

Nos últimos anos, alguns trabalhos têm dado significativa importância para a relação entre a taxa de migração e a possibilidade de órbitas caóticas oscilarem de forma sincronizada. A sincronização é um importante conceito, pois a probabilidade de extinção da população cresce (ver Allen et al. [1] e Heino et al. [12]).

---

<sup>1</sup>flavia@mat.ufrgs.br - Bolsista do CNPq, Brasil.

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

Dmitriev et al. [6] determinaram algumas condições simples para sincronização caótica. Além disso, mostrou que o comportamento do sistema é determinado apenas por dois parâmetros de ordem: o maior expoente de Lyapunov do sistema e a matriz de interação. Ding e Yang [4] mostraram para um sistema  $n$  dimensional que quando o caos sincronizado torna-se instável, o sistema exibe intermitência on-off. Solé e Gamarra [21] obtiveram, para um sistema de 2 patches, uma condição bastante simples para a estabilidade do estado sincronizado envolvendo apenas a fração migratória entre os sítios e a taxa local de separação entre as órbitas próximas (expoente de Lyapunov da população local). Silva et al. [20] generalizaram este resultado para uma metapopulação de  $n$  sítios em forma de anel e incluíram na condição de estabilidade do sistema o tamanho da metapopulação,  $n$ , reforçando os resultados numéricos de Hassel et al. [9] e Commins [3] que relacionam a persistência da metapopulação com o seu tamanho. Earn et al. [7] identificaram condições gerais sobre as quais as populações podem ou não oscilar de forma sincronizada, relacionando as mesmas com a probabilidade de extinção local e global.

Neste artigo, estudamos a possibilidade de órbitas caóticas oscilarem de forma sincronizada, estendendo assim os resultados de Solé e Gamarra [21] e Silva et al. [20] para qualquer tipo de rede de populações acopladas.

## 2. O Modelo

Consideramos uma população de uma única espécie distribuída em  $n$  fragmentos de habitat. Estes fragmentos de habitat são denominados de sítios ou “patches” e estão numerados  $1, 2, \dots, n$ . A população existente em cada um destes sítios é chamada de população local ou subpopulação. Cada fragmento de habitat possui condições necessárias para a sobrevivência e persistência da espécie e está cercado por um ambiente hostil e inadequado para a conservação da espécie.

Denotamos por  $x_t^i$  a população no sítio  $i$  no tempo  $t$ . Na ausência de migração entre os sítios assumimos que a dinâmica local é descrita por

$$x_{t+1}^i = f(x_t^i), \quad t \geq 0, \quad i = 1, 2, \dots, n, \quad (2.1)$$

onde  $f$  é uma função suave definida em  $[0, \infty)$ . Vários exemplos para  $f$  foram apresentados em [8] e [16]. Fenômenos como cascata de bifurcações e caos já foram estudados para determinadas escolhas de  $f$  (ver [16]).

Estabelecemos ligações entre as subpopulações, ou seja, a possibilidade dos indivíduos migrarem de um sítio a outro. Assumiremos que, em cada geração, os indivíduos passam por dois processos distintos, o processo de reprodução e sobrevivência (dinâmica local) descrito por (2.1) e o processo de dispersão (migração). A separação entre estes dois processos é importante, pois a falha na separação dos mesmos pode acarretar em resultados que são considerados improváveis do ponto de vista biológico, de acordo com [10]. Supomo, também, que o processo de migração é de curta duração e, portanto, é razoável supor que o processo é 100% bem sucedido, e consideramos o caso onde o processo de dinâmica local precede o processo de migração.

Em cada geração, após o processo de dinâmica local, uma fração  $\mu$  de indivíduos deixa um dado sítio e migra para os sítios mais próximos. Esta fração migratória

$\mu$  pode depender da densidade local (sítio em questão) ou da densidade dos sítios vizinhos (possíveis receptores dos emigrantes). Neste trabalho, supomos que  $\mu$  depende apenas da densidade local  $x$  e é dada por uma função crescente e suave por partes definida em  $[0, \infty)$  tal que  $0 \leq \mu(x) \leq 1, \forall x \geq 0$  e  $\mu(0) = 0$ .

Supomos que o operador que descreve a dinâmica local é dado por

$$F : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n, \\ (x^1, x^2, \dots, x^n) \mapsto (f(x^1), f(x^2), \dots, f(x^n)), \quad (2.2)$$

e o que descreve o processo de migração é dado por

$$M : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n, \\ (x^1, x^2, \dots, x^n) \mapsto (M_1(x^1, \dots, x^n), \dots, M_n(x^1, \dots, x^n)), \quad (2.3)$$

onde

$$M_k(x^1, \dots, x^n) = (1 - \mu(x^k))x^k + \sum_{j=1}^n c_{jk}\mu(x^j)x^j, \quad k = 1, 2, \dots, n. \quad (2.4)$$

Aqui  $c_{jk}$  é a proporção de indivíduos que migra do sítio  $j$  para o sítio  $k$ . Claramente,  $\sum_{k=1}^n c_{jk} = 1, \forall j = 1, 2, \dots, n$  (conservação), e  $c_{jj} = 0$ .

Dessa forma, temos que a dinâmica da metapopulação é

$$x_{t+1}^k = [1 - \mu(f(x_t^k))]f(x_t^k) + \sum_{j=1}^n c_{jk}\mu(f(x_t^j))f(x_t^j), \quad \forall k = 1, 2, \dots, n, \quad (2.5)$$

onde  $\mu(x^k)$  é a fração de indivíduos que deixou o sítio  $k$ , isto é, que migrou para sítios vizinhos,  $c_{jk}$  é a daqueles indivíduos que saem do sítio  $j$  à proporção que migram para o sítio  $k$ .

De acordo com [19],  $\sum_{j=1}^n c_{jk} = 1$ , isto garante que o estado síncrono  $x_t^i = x_t, i = 1, 2, \dots, n$ , seja solução do sistema (2.5).

Seja  $X_t = (x_t^1, x_t^2, \dots, x_t^n)^T$  o vetor populacional. Assim, o sistema (2.5) pode ser escrito na forma matricial por

$$X_{t+1} = f(X_t) + C\phi(f(X_t)), \quad (2.6)$$

onde

$$C = \begin{pmatrix} -1 & c_{12} & c_{13} & \dots & c_{1n} \\ c_{21} & -1 & c_{23} & \dots & c_{2n} \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & \\ c_{n1} & c_{n2} & \dots & c_{n,n-1} & -1 \end{pmatrix} \quad (2.7)$$

é a matriz de conectividade do sistema (2.5), e  $\phi(x) = x\mu(x)$  é a quantidade de indivíduos que migra quando a população é  $x$ .

Supomos que a matriz  $C$  é irredutível, isto é, todos os sítios estão interligados através do processo de migração e que  $\phi'(x_t) < 1, \forall t = 0, 1, 2, \dots$

### 3. Estabilidade do Estado Sincronizado

Uma órbita referente ao sistema (2.5) é dita estar em estado sincronizado se  $x_t^i = x_t^1 \equiv x_t, \forall i = 1, 2, \dots, n$ . Isso significa que o sistema está em estado sincronizado todas as subpopulações possuem o mesmo número de indivíduos, porém a densidade populacional não se mantém necessariamente constante ao longo da evolução do tempo. Além disso, uma órbita associada ao sistema (2.5) é dita caótica se for aperiódica e contiver pelo menos um número de Lyapunov maior que um.

O teorema a seguir mostra uma condição necessária para que o estado sincronizado seja estável para um sistema de  $n$  patches e qualquer tipo de vizinhança.

**Teorema 3.1.** *Considere o sistema (2.5) com a matriz de conectividade  $C$  irredutível. Suponha que  $\sum_{j=1}^n c_{kj} = 1, \forall k = 1, \dots, n$  e  $\phi'(x_t) < 1, \forall t = 0, 1, \dots$ . Seja  $(x_t, x_t, \dots, x_t)^T$  o equilíbrio sincronizado da população,  $L$  o número de Lyapunov de uma órbita qualquer do sistema local e  $\Lambda = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \|(I - \phi'(x_{\tau-1})A) \dots (I - \phi'(x_0)A)\|^{1/\tau}$ . Então,  $L\Lambda < 1$  é uma condição necessária para a estabilidade do estado sincronizado.*

**Demonstração.** Supomos que o estado sincronizado é estável.

Consideramos a matriz jacobiana associada ao sistema (2.5), calculada no ponto de equilíbrio sincronizado  $(x_t, x_t, \dots, x_t)^T$ . Seja  $X_{ts} = (x_t, x_t, \dots, x_t)^T$  então  $J(X_{ts}) = f'(x_t)M$ , onde  $M$  é uma matriz  $n \times n$  com entradas  $m_{ij}$  dada por

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

Claramente,  $M = I - \phi'(x_t)B$ , onde  $I$  é a matriz identidade, e  $B$  é a matriz dada por

$$B = \begin{pmatrix} 1 & -c_{12} & -c_{13} & \dots & -c_{1n} \\ -c_{21} & 1 & -c_{23} & \dots & -c_{2n} \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & & \ddots & -c_{n-1,n} \\ -c_{n1} & -c_{n2} & \dots & -c_{n,n-1} & 1 \end{pmatrix}, \quad (3.1)$$

onde  $\sum_{j=1}^n b_{ij} = \sum_{i=1}^n b_{ji} = 0$ . Pelo Teorema de Geršgorin (ver [14]) aplicado em  $B$ , segue-se que  $\lambda_i \in \{z \in \mathbb{C} : |z - 1| \leq 1\}$ ,  $\lambda_i$  são os autovalores de  $B$ . Podemos facilmente verificar que  $\lambda_0 = 0$  é autovalor de  $B$  associado ao autovetor  $(1, 1, \dots, 1)^T$ . Logo,  $1$  é autovalor de  $M$  associado ao autovetor  $(1, 1, \dots, 1)^T$ .

Pelo Teorema de Perron-Frobenius (ver [14]) segue que  $1$  é autovalor simples de  $M$ . Logo  $0$  é autovalor simples de  $B$ . Então existe uma base do  $\mathbb{R}^n$  tal que nesta base a matriz  $B$  pode ser escrita da seguinte forma

$$B = \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & A \end{pmatrix}, \quad (3.2)$$

onde  $A$  é uma matriz de dimensão  $(n - 1) \times (n - 1)$ .

Nesta base  $M = I - \phi'(x_t)B$  é dada por

$$M = \begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & & & \\ \vdots & & I - \phi'(x_t)A & \\ 0 & & & \end{pmatrix}. \quad (3.3)$$

Novamente, usando o Teorema de Perron-Frobenius, vemos que  $1 \notin \sigma(A)$ , então existe um subespaço  $V$  de dimensão  $(n - 1)$  que é transversal à diagonal  $X_t = (x_t, \dots, x_t)$ . A existência de  $V$  garante a sincronização caótica no sistema.

Dessa forma o estudo da estabilidade do estado sincronizado fica reduzido à estabilidade da origem do sistema

$$Y_{t+1} = f'(x_t)(I - \phi'(x_t)A)Y_t. \quad (3.4)$$

Logo, para que o estado sincronizado seja estável é necessário que  $V$  seja atraído para  $X_t$ . Isso ocorre se, e somente se, existe

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} (I - \phi'(x_t)A)f'(x_t) \right\| = 0. \quad (3.5)$$

Segue, de (3.5), que

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} (I - \phi'(x_t)A)f'(x_t) \right\|^{\frac{1}{\tau}} < 1. \quad (3.6)$$

Assim,

$$\lim_{\tau \rightarrow \infty} \left\| \prod_{t=0}^{\tau-1} (I - \phi'(x_t)A)f'(x_t) \right\|^{\frac{1}{\tau}} = L\Lambda < 1,$$

onde

$$L = \lim_{\tau \rightarrow \infty} |f'(x_{\tau-1}) \dots f'(x_1)f'(x_0)|^{\frac{1}{\tau}}$$

e

$$\Lambda = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \left\| (I - \phi'(x_{\tau-1})A) \dots (I - \phi'(x_1)A)(I - \phi'(x_0)A) \right\|^{\frac{1}{\tau}}.$$

□

A condição não é suficiente, pois podem existir órbitas atípicas (ciclos instáveis) tais que  $L(x_0)\Lambda(x_0) > 1$  enquanto que  $L\Lambda < 1$ . Se a órbita não for caótica então a condição é também suficiente e neste caso  $L = |f'(\bar{x})|$  no caso de  $\bar{x} = f(\bar{x})$  ponto fixo, e  $L = |f'(x_p) \dots f'(x_1)|$  se considerarmos um ciclo,  $\{x_1, x_2, \dots, x_p\}$ , de período  $p$  (ver Alligood et al. [2]).

### 3.1. Dependência e Independência da Densidade

Nesta seção mostraremos, como consequência do Teorema 3.1, condições necessárias para a estabilidade do estado sincronizado nos casos onde a migração é dependente da densidade e no caso onde a migração independe da densidade.

### 3.1.1. Migração Independente da Densidade

Seja  $\mu$ , a função de migração dada por  $\mu(x) = \mu$ , onde  $\mu$  é constante. A quantidade de indivíduos que migra no sistema é  $\phi(x) = x\mu(x)$ . Logo, neste caso,  $\phi(x) = x\mu \implies \phi'(x) = \mu$ .

Assim,

$$\begin{aligned} \Lambda &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| (I - \phi'(x_{\tau-1})A) \dots (I - \phi'(x_1)A) (I - \phi'(x_0)A) \|^{1/\tau} \\ &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| \underbrace{(I - \mu A) \dots (I - \mu A)}_{\tau \text{ vezes}} \|^{1/\tau} \\ &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| (I - \mu A)^\tau \|^{1/\tau} = \sigma(I - \mu A). \end{aligned} \quad (3.7)$$

Portanto,  $\Lambda = \sigma_{sub}(I - \mu B)$  é o raio espectral determinado pelo autovalor subdominante.

Logo, a condição necessária para a estabilidade do estado sincronizado neste caso é  $L\sigma_{sub}(H_\mu) < 1$ , onde  $H_\mu = I - \mu B$ .

### 3.1.2. Migração Dependente da Densidade

Seja  $\mu$  função de migração dada por

$$\mu(x) = \begin{cases} \mu, & x > a \\ 0, & 0 \leq x < a \end{cases},$$

onde  $\mu(x)$  é uma função suave por partes,  $\mu \in [0, \infty)$  e  $a \in \mathbb{R}^+$ .

Assim,

$$\begin{aligned} \Lambda &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| (I - \phi'(x_{\tau-1})A) \dots (I - \phi'(x_1)A) (I - \phi'(x_0)A) \|^{1/\tau} \\ &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| \underbrace{(I - \mu A) \dots (I - \mu A)}_{k \text{ vezes}} \|^{1/\tau} \\ &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| (I - \mu A)^k \|^{1/\tau}, \end{aligned} \quad (3.8)$$

onde  $k$  é o número de vezes que  $x_t > a$ ,  $t = 0, 1, 2, \dots, \tau - 1$ . Observe que  $k$  depende de  $\tau$  e  $\lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{k(\tau)}{\tau} = \rho(\delta_a)$ , onde  $\delta_a = \{x \in D; x > a\}$  e  $\rho$  é a medida natural gerada pela órbita.

Portanto,

$$\begin{aligned} \Lambda &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| (I - \mu A)^k \|^{1/\tau} \\ &= \lim_{\tau \rightarrow \infty} \| (I - \mu A)^k \|^{1/\tau} \\ &= [\sigma(I - \mu A)]^{\rho(\delta_a)}. \end{aligned} \quad (3.9)$$

Segue que a condição de estabilidade do estado sincronizado é

$$L[\sigma_{sub}(H_\mu)]^{\rho(\delta_a)} < 1,$$

pois  $\sigma(I - \mu A) = \sigma_{sub}(H_\mu)$ .

Observe que, quando  $a = 0$ , então  $\rho(\delta_0) = 1$  e voltamos ao caso anterior.

Se  $\rho(\delta_a) < 1$ , então  $(\sigma_{sub}(H_\mu))^{\rho(\delta_a)} > \sigma_{sub}(H_\mu)$ , pois  $0 < \sigma_{sub}(H_\mu) < 1$ . Portanto, quando a migração é dependente da densidade ocorre redução da região de estabilidade sincronizada.

Além disso, podemos ter  $L\sigma_{sub}(H_\mu) < 1 < L(\sigma_{sub}(H_\mu))^{\rho(\delta_a)}$ , ou seja, a migração independente da densidade ocasionando sincronização estável enquanto que no caso da migração dependente da densidade a sincronização é instável. Sugerindo assim, que a migração dependente da densidade pode desestabilizar a sincronia favorecendo a persistência da população.

## 4. Conclusão

A chance de extinção da população global aumenta se as subpopulações oscilarem de forma sincronizada, pois a extinção da população global (metapopulação) ocorrerá se todas as subpopulações se extinguirem simultaneamente. Segue daí a importância de termos a dinâmica caótica.

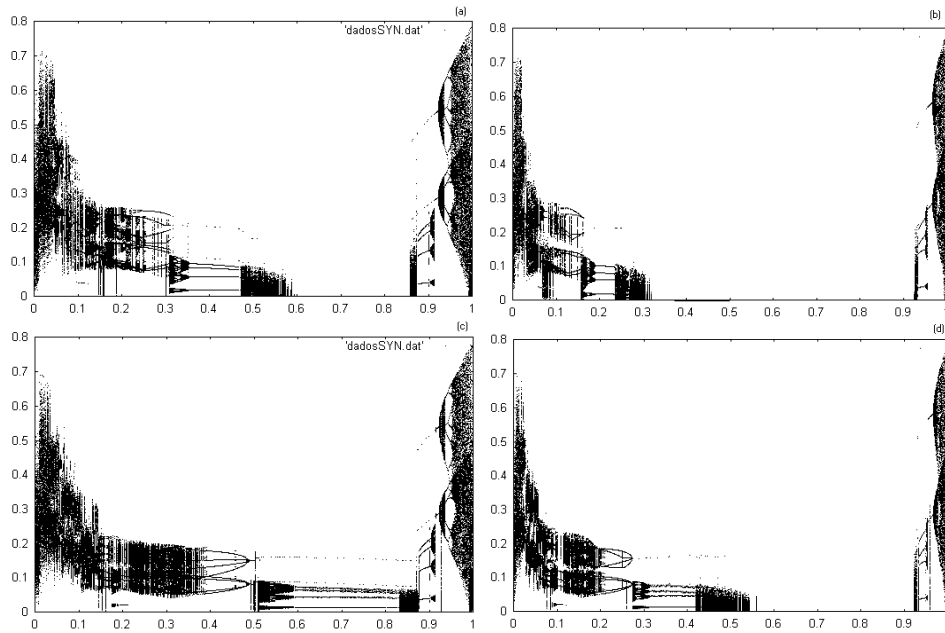


Figura 1: Diagrama de bifurcação para  $z_t = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n |x_t^k - x_t^{k+1}|$  versus  $\mu$ ,  $0 \leq \mu \leq 1$ , onde  $n$  é o tamanho da rede e a dinâmica local é dada pela exponencial logística. Em (a)  $n = 6$ ,  $r = 2.73$  e migração dependente da densidade; (b)  $n = 6$ ,  $r = 2.73$  e migração independente da densidade; (c)  $n = 8$ ,  $r = 2.73$  e dependência da densidade; e (d)  $n = 8$ ,  $r = 2.73$  e independência da densidade.

Nos experimentos numéricos que realizamos, utilizamos a condição inicial escolhida aleatoriamente próxima ao ponto de equilíbrio

$$x_o^i = x^* \pm 0.001\epsilon, \quad 0 < \epsilon < 1$$

e função de migração dependente e independente da densidade e dinâmica local dada pela exponencial logística  $f(x) = x \exp r(1 - x)$ ,  $r \in \mathbb{R}^+$ .

Concluimos que ocorre maior persistência da população quando a função responsável pela migração é dependente da densidade, reforçando assim os resultados demonstrados. Observe a Figura 1 onde relacionamos o tamanho da população  $n$  e a dependência ou não da densidade. Foi possível perceber que a migração dependente da densidade e o tamanho da população influenciam na extinção da população global.

Portanto, mostramos, tanto analítica como numericamente, que a possibilidade de extinção da população global diminui quando a rede de populações acopladas está submetida a migração dependente da densidade. Além disso, demonstramos uma condição necessária para a estabilidade do estado sincronizado para qualquer tipo de rede de populações.

**Abstract.** In this paper we analyze the possibility of existence of synchronized oscillation of chaotic orbits for metapopulations models of a single specie under density-dependence migration. We obtain a necessary condition for the stability of synchronized chaotic orbit and note that the density-dependence migration induces less synchronization than in the case of the migration does not depends on the density.

## Referências

- [1] J.C. Allen, W.M. Schaffer e D. Rosko, Chaos reduces species extinction by amplifying local population noise, *Nature*, **364** (1993), 229-232.
- [2] J.C. Alligood, T.D. Sauer e J.A. Yorke, “Chaos: an introduction to dynamical systems”, Springer, New York, 1997.
- [3] H.N. Comins, The spatial dynamics of host-parasitoid systems, *J. Anim. Ecol.*, **61** (1992), 735-748.
- [4] M. Ding e W. Yang, Stability of synchronous and on-off intermittency in coupled map lattices, *Physical Review E*, **56** (1997), 4009-4016.
- [5] M. Doebeli, Dispersal and dynamics, *Theor. Pop. Biology*, **47** (1994), 82-106.
- [6] A.S. Dmitriev, M. Shirokov e S.O. Starkov, Chaotic Synchronization in Ensembles of Coupled Maps, *IEEE Transactions on Circuits and Systems - Fundamental Theory and Applications*, **44** (1997), 918-926.
- [7] D.J.D. Earn, S.A. Levin e P. Rohani, Coherence and Conservation *Science*, **290** (2000), 1360-1364.



- [8] M.P. Hassell, Density-dependence in single-species populations, *J. Anim. Ecology*, **44** (1975), 283-295.
- [9] M.P. Hassell, H.N. Cominns e R.M. May, Spatial structure and chaos in insect population dynamics, *Nature*, **353** (1991), 255-258.
- [10] M.P. Hassell, O. Miramontes, P. Rohani e R.M. May, Appropriate formulations for dispersal in spatially structured models: comments on Bascompté and Solé, *J. Anim. Ecology*, **64** (1995), 662-664.
- [11] A. Hastings, Complex interactions between dispersal and dynamics: lessons from coupled logistic equations, *Ecology*, **74** (1993), 1362-1372.
- [12] M. Heino, V. Kaitala, E. Ranta e J. Lindström, Synchronous dynamics and rates of extinction in spatially structured populations, *Proc. Royal Soc. London*, **B264** (1997), 481-486.
- [13] S.R.J. Jang e A.K. Mitra, Equilibrium stability of single-species metapopulations, *Bull. Math. Biol.*, **62** (2000), 155-161.
- [14] P. Lancaster e M. Tismenetsky, "The Theory of Matrices", Academic Press, London, 1985.
- [15] 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.
- [16] R.M. May e G.F. Oster, Bifurcations and dynamics complexity in simple ecological models, *Am. Nat.*, **110** (1976), 573-599.
- [17] P. Rohani, R.M. May e M.P. Hassell, Metapopulation and equilibrium stability: the effects of spatial structure, *J. Theor. Biol.*, **181** (1996), 97-109.
- [18] P. Rohani e G.D. Ruxton, Dispersal-induced instabilities in host-parasitoid metapopulations, *Theor. Pop. Biol.*, **55** (1999), 23-36.
- [19] J.A.L. Silva, M.L.D. Castro e D.A.R. Justo, Stability in a metapopulation model with density-dependent dispersal, *Bull. Math. Biol.*, **63** (2001), 485-506.
- [20] J.A.L. Silva, M.L.D. Castro e D.A.R. Justo, Synchronism in a metapopulation model, *Bull. Math. Biol.*, **62** (2000), 337-349.
- [21] R.V. Solé e J.P.G. Gamarra, Chaos, dispersal and extinction in coupled ecosystems, *J. Theor. Biol.*, **193** (1998), 539-541.

