

# A Instabilidade Causada pela Migração Dependente da Densidade em Redes de Populações Acopladas<sup>1</sup>

F.T. GIORDANI<sup>2</sup>, J.A.L. da SILVA<sup>3</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, analisamos os efeitos causados pela migração dependente da densidade em redes de populações acopladas (metapopulações), modelada como um sistema de  $n$  sítios discretos no tempo e no espaço. A análise é feita utilizando vizinhanças simétricas e a condição onde o modelo isolado é estável. Observamos que padrões mais irregulares e complexos aparecem de forma mais intensa quando a dinâmica local é dada pelo mapa exponencial logístico. Além disso, para este caso, determinamos a região onde a migração dependente da densidade induz padrões caóticos. Esta região cresce conforme ocorre crescimento na fração migratória máxima. Através do cálculo do espectro de Lyapunov concluímos que os padrões encontrados são caóticos classificando-os como caos espaço temporal completamente desenvolvido e supressão de caos.

## 1. Introdução

O interesse em estudos sobre os efeitos da migração em modelos de dinâmica de metapopulações (redes de populações acopladas) tem apresentado um crescimento considerável nos últimos anos. Por exemplo, Rohani [12] demonstrou que o movimento migratório com taxa constante não tem nenhuma influência na estabilidade do equilíbrio homogêneo, para uma população de uma única espécie com gerações que não se entrelaçam e interação simétrica entre os fragmentos. Rohani e Ruxton [13] investigaram o efeito da migração sobre o equilíbrio estável de populações locais num modelo de metapopulação hospedeiro-parasitóide e mostraram que assimetrias extremas nas frações de migração entre as duas espécies podem desestabilizar o equilíbrio estável. Jang e Mitra [6] consideraram um modelo de uma única espécie, permitindo assimetrias nas ligações entre os sítios e mostraram que sob certas condições a migração dependente da densidade pode exercer um papel desestabilizador da população. A dispersão também pode simplificar a dinâmica de uma órbita caótica transformando-a em uma órbita periódica simples como podemos ver em Doebeli [1], Hastings [5], Lloyd [10] e Silva et al. [16].

---

<sup>1</sup>Pesquisa realizada com suporte da CAPES.

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

<sup>3</sup>jaqx@mat.ufrgs.br

Neste trabalho, abordamos a influência da migração dependente da densidade em modelos de metapopulações espacialmente explícitos, que, por sua vez, é uma continuação dos estudos desenvolvidos por Silva et al. [15].

## 2. O Modelo

Consideramos uma coleção de  $n$  sítios numerados por  $1, 2, \dots, n$ . Em cada um destes sítios existe uma população de uma única espécie que chamamos de população local ou subpopulações. Os sítios são fragmentos de habitat onde estão distribuídas as populações locais, freqüentemente denominados de “patches”. Estes sítios ou “patches” estão cercados por um ambiente hostil e inadequado para a sobrevivência e persistência da espécie e possuem recursos necessários para a reprodução e sobrevivência da população.

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 [3] e [11]. Fenômenos como cascata de bifurcações e caos já foram estudados para escolhas de  $f$  (ver [11]).

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: processo de reprodução e sobrevivência (dinâmica local) 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 [4]. O processo de migração é de curta duração e, portanto, é razoável supor que o processo é 100% bem sucedido. 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,  $\mu$  depende apenas da densidade local  $x$  dada por uma função crescente e de classe  $C^1$  definida em  $[0, \infty)$  tal que  $0 \leq \mu(x) \leq 1, \forall x \geq 0$  e  $\mu(0) = 0$ .

Consideramos o modelo onde a dinâmica local precede a migração. Assim a dinâmica da metapopulação é a composição de dois processos distintos: dinâmica local (reprodução e sobrevivência) e migração dada por

$$x_{t+1}^k = [1 - \mu(f(x_t^k))]f(x_t^k) + \sum_{j=1}^n c_{jk}\mu(f(x_t^j))f(x_t^j), \quad \forall k = 1, 2, \dots, n, \quad (2.2)$$

onde  $\mu(x^k)$  é a fração de indivíduos que deixou o sítio  $k$ , isto é, que migrou para sítios vizinhos,  $c_{jk}$  é, daqueles indivíduos que saem do sítio  $j$ , a proporção que migra para o sítio  $k$ . Segue que  $0 \leq c_{jk} \leq 1$  para todo  $j, k = 1, 2, \dots, n$ , e  $c_{jj} = 0$ . Claramente, ao considerarmos todos os indivíduos que migram a partir do sítio  $j$ , teremos que  $\sum_{k=1}^n c_{jk} = 1$  para todo  $j = 1, 2, \dots, n$ .

### 3. A Instabilidade Causada pela Migração

Nesta seção apresentamos as condições estabelecidas por Silva et al. [15] para que a migração dependente da densidade cause instabilidades no sistema. Considerando o caso onde o modelo isolado é estável, ou seja,  $|f'(x^*)| < 1$ , uma condição necessária para que a migração dependente da densidade cause instabilidades no sistema é  $\phi'(x^*) > 1$ , onde  $\phi(x) = x\mu(x)$  é a quantidade de indivíduos que migra quando a população é  $x$  e  $x^*$  é o ponto de equilíbrio positivo do modelo isolado. Neste mesmo trabalho, foi provado, para três classes de configurações da rede, que é necessário que  $\phi'(x^*)$  (taxa de aumento do número de emigrantes de cada sítio no equilíbrio local) seja suficientemente grande em comparação a  $f'(x^*)$  (taxa de variação da função de dinâmica local no equilíbrio local) e satisfaça  $\phi'(x^*) > \frac{1}{\gamma} \left(1 + \frac{1}{|f'(x^*)|}\right)$  para que instabilidades causadas pela migração dependente da densidade possam ocorrer (ver Figura 1). Aqui  $\gamma = \max \alpha_i$ ,  $i = 0, \dots, n-1$ , e  $\alpha_i$ 's são os autovalores da matriz jacobiana associada ao sistema (2.2).

Neste trabalho, estendemos os resultados obtidos em Silva et al. [15], no sentido que, a região de instabilidade causada pela migração dependente da densidade é válida para um caso mais geral, isto é, para toda forma de vizinhanças simétricas. Isso é uma consequência do seguinte teorema.

**Teorema 3.1.** *Seja um sistema da forma (2.2) tal que  $c_{ij} = c_{ji}$  (vizinhanças simétricas) e  $x^*$  é o ponto de equilíbrio positivo do modelo isolado. Se  $\lambda_i$ ,  $i = 0, \dots, n-1$  são os autovalores da matriz jacobiana associada a esse sistema e  $\gamma = \max_{i=0, \dots, n-1} \alpha_i(N, n)$ , onde  $\alpha_i = -\lambda_i$ ,  $i = 0, \dots, n-1$ , então  $|f'(x^*)| < 1$  e  $\phi'(x^*) < \frac{1}{\gamma(N, n)} \left(1 + \frac{1}{|f'(x^*)|}\right)$  caracterizam a região de estabilidade do sistema (2.2) em função dos parâmetros  $f'(x^*)$  e  $\phi'(x^*)$ .*

**Demonstração.** Seja  $X^* = (x^*, x^*, \dots, x^*)^T$  o ponto de equilíbrio homogêneo positivo do sistema (2.2). A matriz jacobiana associada ao sistema (2.2) pode ser escrita na forma  $J(X^*) = f'(x^*)M$ , onde  $M$  é a matriz com entradas  $a_{ij}$  dada por

$$a_{ij} = \begin{cases} 1 - \phi'(x^*), & i = j \\ c_{ij}\phi'(x^*), & i \neq j. \end{cases}$$

Claramente,  $M = I + \phi'(x^*)B$ , onde  $I$  é a matriz identidade e  $B$  é a matriz dada por

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

onde  $\sum_{j=1}^n b_{ij} = \sum_{i=1}^n b_{ji} = 0$ . Pelo teorema de Geršgorin (ver [9]) aplicado em  $B$ , segue-se que  $\lambda_i \in \{z \in \mathbb{C} : |z+1| \leq 1\}$  são os autovalores de  $B$ . Podemos facilmente verificar que  $\lambda_0 = 0$  é autovalor associado ao autovetor  $(1, 1, \dots, 1)^T$  de  $B$ .

Como  $c_{ij} = c_{ji}$ , isto é, as vizinhanças simétricas, segue-se que  $B$  tem autovalores reais. Assim,  $-2 \leq \lambda_j \leq 0$ , para  $j = 0, \dots, n-1$ . Dessa forma,  $\sigma_j = (1 - \phi'(x^*)\lambda_j)f'(x^*)$ ,  $j = 0, 1, \dots, n-1$ , são os autovalores de  $J(X^*)$ . Portanto, o equilíbrio homogêneo  $X^*$  será instável (quando o modelo de 1-patch é estável), se e somente se,  $|f'(x^*)| < 1$  e  $\max_{j=1, \dots, n-1} |\sigma_j| > 1$ . Assim,  $|f'(x^*)| \max_{j=1, \dots, n-1} |1 - \alpha_j \phi'(x^*)| > 1$ , onde  $\alpha_j = -\lambda_j$  e  $0 \leq \alpha_j \leq 2$ .

Como  $\gamma(N, n) = \max \alpha_j(N, n) \Rightarrow \gamma \geq \alpha_j$ . Então, podemos escrever

$$\max_{i \in I} |1 - \alpha_j(N, n)\phi'(x^*)| = \begin{cases} 1, & \text{se } \phi'(x^*) \leq 2/\gamma \\ \gamma\phi'(x^*) - 1, & \text{se } \phi'(x^*) > 2/\gamma. \end{cases}$$

Portanto,

$$\begin{aligned} |f'(x^*)| < 1, & \quad \text{se } \phi'(x^*) \leq \frac{2}{\gamma}; \\ |f'(x^*)(\gamma\phi'(x^*) - 1)| < 1, & \quad \text{se } \phi'(x^*) > \frac{2}{\gamma}. \end{aligned}$$

E, assim, o critério de estabilidade pode ser reescrito na forma

$$|f'(x^*)| < 1 \text{ e } \phi'(x^*) < \frac{1}{\gamma(N, n)} \left( 1 + \frac{1}{|f'(x^*)|} \right).$$

□

A região de instabilidade causada pela migração, dada por

$$|f'(x^*)| < 1 \text{ e } \phi'(x^*) > \frac{1}{\gamma(N, n)} \left( 1 + \frac{1}{|f'(x^*)|} \right),$$

é consequência imediata do Teorema 3.1 (observe a Figura 1).

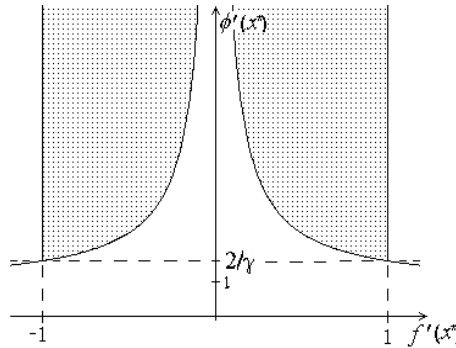


Figura 1: Região de estabilidade e de instabilidade causada pela migração dependente da densidade. A região sombreada é onde ocorre instabilidade causada pela migração e a outra região é onde a população permanece estável.

Podemos verificar facilmente que a condição  $\phi'(x^*) > \frac{2}{\gamma(N, n)}$  deve ser satisfeita para que o estado homogêneo perca sua estabilidade. Esta condição na maioria das

vezes é maior que 1 pela limitação de  $\gamma$  ( $0 \leq \gamma(N, n) \leq 2$ ), como pode ser visto na Figura 1.

Por exemplo, se considerarmos os aspectos topológicos da rede, podemos determinar, a partir dos autovalores associados ao sistema (2.2), a região de instabilidade causada pela migração dependente da densidade.

- (i) Para o caso unidimensional, isto é, quando os sítios estão numerados de 1 a  $n$  com a vizinhança de um dado sítio definida como em Silva et al. ([14], [15]) por  $Viz(k) = \{1 + [(k + i - 1) \bmod n] : i = -N, \dots, N; i \neq 0\}$ . Os autovalores da matriz jacobiana associada ao sistema (2.2) calculados, em [15], são da forma

$$\lambda_j = a + b \left( D_N \left[ \frac{2\pi j}{n} \right] - 1 \right), \quad j = 0, 1, \dots, n-1, \quad (3.2)$$

onde

$$a = f'(x^*)(1 - \phi'(x^*)),$$

$$b = \frac{f'(x^*)\phi'(x^*)}{2N}$$

e  $D_N$  é o núcleo de Dirichlet usual, definido por

$$D_N[x] = \begin{cases} 2N + 1, & x = 0 \\ \frac{\sin(x(N + \frac{1}{2}))}{\sin(\frac{x}{2})}, & x \neq 0. \end{cases}$$

Dessa forma, os autovalores em função dos parâmetros  $f'(x^*)$  e  $\phi'(x^*)$ , são dados por

$$\lambda_j = f'(x^*)[1 - \alpha_j(N, n)\phi'(x^*)], \quad \forall j = 0, 1, \dots, n-1, \quad (3.3)$$

onde

$$\alpha_j(N, n) = 1 - \frac{1}{2N} \left( D_N \left[ \frac{2\pi j}{n} \right] - 1 \right), \quad j = 0, 1, \dots, n-1.$$

- (ii) Para o caso bidimensional, consideramos uma rede quadrada enumerando os  $n^2$  sítios por  $(k, l)$  para  $k, l = 1, 2, \dots, n$ . Os autovalores, dados em [15], são para o caso da vizinhança de Moore

Os  $\lambda_{ij}$  são da forma

$$\lambda_{ij} = f'(x^*)[1 - \alpha_{ij}\phi'(x^*)], \quad i, j = 0, 1, \dots, n-1 \quad (3.4)$$

e

$$\alpha_{ij}(N, n) = \frac{D_N \left[ \frac{2\pi i}{n} \right] D_N \left[ \frac{2\pi j}{n} \right] - 1}{4N(N+1)}, \quad i, j = 0, 1, \dots, n-1.$$

Como  $|D_N(x)| \leq 2N + 1$ , segue que os coeficientes  $\alpha_j$  estão limitados por  $0 \leq \alpha_j(N, n) \leq 2$ ,  $\forall j = 0, 1, \dots, n-1$ . Pelo mesmo argumento, segue que  $0 \leq \alpha_{ij}(N, n) \leq 2$ ,  $\forall i, j = 0, 1, \dots, n-1$ .

## 4. Resultados Numéricos

Realizamos simulações numéricas com os parâmetros na região de instabilidade causada pela migração dependente da densidade, estabelecidas em Silva et al. [15] e apresentadas anteriormente, com a condição inicial escolhida aleatoriamente próxima ao ponto de equilíbrio

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

A função migratória  $\mu$  dependente da densidade que utilizamos é dada pela função de Hill

$$\mu(x) = \frac{\bar{\mu}x^c}{A + x^c}, \quad (4.1)$$

onde  $\bar{\mu}$  é a fração migratória máxima,  $c$  é o parâmetro que regula a forma de  $\mu$  ( $c$  qualquer valor maior do que 1),  $A$  é um valor positivo que será definido de tal forma que o ponto de inflexão de  $\mu(x)$  coincida com o ponto de equilíbrio do modelo isolado e  $A^{\frac{1}{c}}$  é a densidade populacional que força a fração migratória a ser metade do seu valor máximo. A dinâmica local é descrita pela função exponencial logística,  $f(x) = x \exp[r(1-x)]$ , com os valores do parâmetro  $r$  escolhidos onde o comportamento do modelo isolado apresenta-se estável.

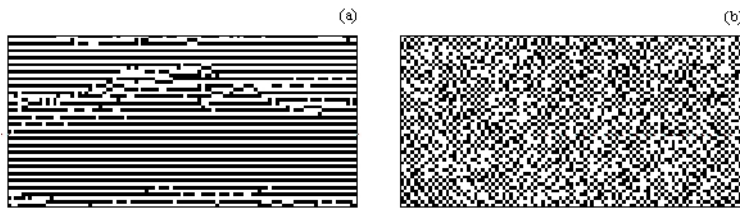


Figura 2: Gráfico espaço-tempo para o mapa exponencial logístico com uma população de 50 sítios,  $N = 1$ , em (a)  $r = 1.2$  e função migratória dependente da densidade com  $\bar{\mu} = 0.9$  e  $c = 65$ , (b)  $r = 0.95$  e função migratória dependente da densidade com  $\bar{\mu} = 1$  e  $c = 150$ . Em ambos os casos 100 passos de tempo são plotados após o descarte de 50000 transientes.

Para o caso unidimensional observamos um comportamento sem regularidade (ver Figura 2<sup>4</sup>). Estes comportamentos são típicos de comportamentos caóticos. De fato, analisamos este comportamento através do cálculo dos números de Lyapunov<sup>5</sup>,

<sup>4</sup>Estes gráficos são conhecidos como espaço-tempo. Nestes, temos ao longo do eixo vertical os sítios numerados de 1 a  $n$  e no eixo horizontal os passos de tempo após o descarte dos transientes. O reticulado é organizado da seguinte forma: a célula  $(t, k)$  é pintada de preto se a densidade no sítio  $k$  no instante  $t$  for maior que a densidade do equilíbrio, isto é,  $x_t^k > x^*$ ; e a célula é pintada de branco se  $x_t^k < x^*$  (densidade no sítio  $k$  no tempo  $t$  menor que a densidade do equilíbrio).

<sup>5</sup>O  $k$ -ésimo número de Lyapunov  $L$  para um mapa em  $\mathbb{R}^n$  é dado por  $L_k = \lim_{n \rightarrow \infty} (r_k^n)^{\frac{1}{n}}$ , se este limite existe. Aqui  $r_k^n$  é o comprimento do  $k$ -ésimo eixo ortogonal do elipsóide  $J_n U$  para uma órbita de ponto inicial  $v_0$ , para todo  $k = 1, 2, \dots, n$ ,  $J_n = Df^n(v_0)$  matriz jacobiana e  $U$  esfera unitária com centro em  $v_0$ . Note que  $r_k^n$  mede a contração ou expansão de órbitas próximas de  $v_0$  durante as primeiras  $n$  iterações do sistema. Maiores detalhes ver [2].

e constatamos a presença de números de Lyapunov maiores que um, caracterizando o sistema como caótico. Padrões espaciais similares a estes apresentados aqui foram encontrados por [7] para um sistema discreto no tempo de  $i$  sítios com  $i = 1, 2, \dots, n$ ,  $f$  a função responsável pela dinâmica local dada pela função logística  $f(x) = 1 - ax^2$ , com o valor da taxa de crescimento intrínseca da população  $a$  pertencente à região onde o modelo isolado apresenta caoticidade, e função de migração constante.

Além de encontrarmos padrões espaciais caóticos, percebemos que aumentos na fração migratória máxima  $\bar{\mu}$ , isto é, uma quantidade crescente de indivíduos migrando no sistema, determinam uma região caótica mais significativa. Observe a Figura 3 (a), (b), (c) e (d) onde podemos perceber na região de instabilidade causada pela migração dependente da densidade, as regiões onde obtemos padrões espaciais caóticos. Observamos que conforme a quantidade de indivíduos migrando no sistema aumenta, a região onde os padrões espaciais apresentam dependência sensitiva às condições iniciais também aumenta.

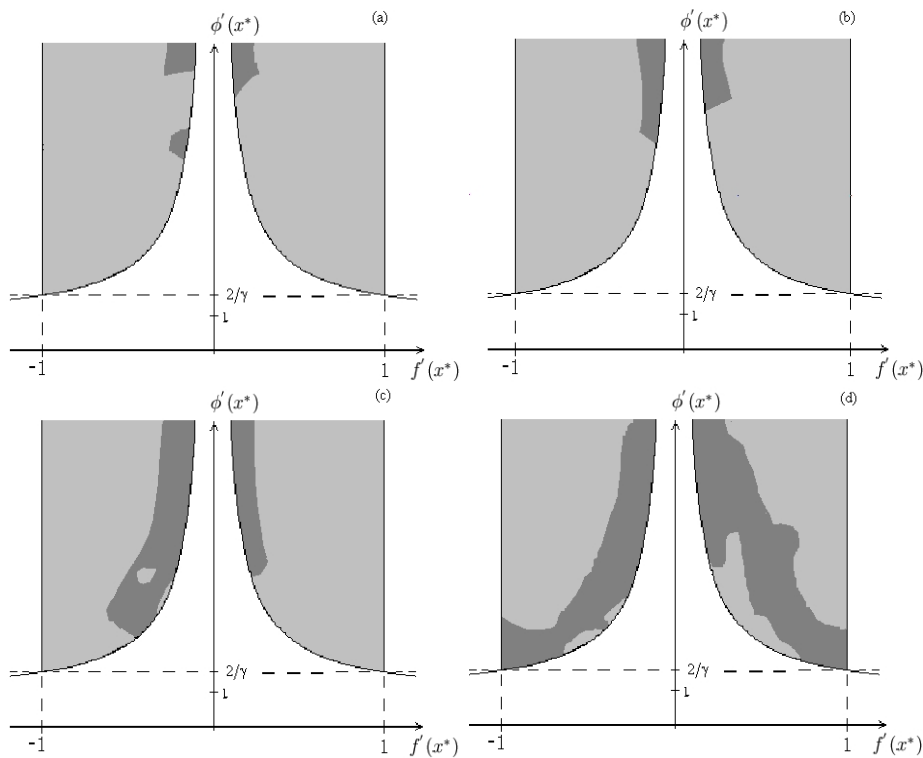


Figura 3: Gráfico da região de instabilidade causada pela migração dependente da densidade. A região cinza escuro é onde encontramos padrões caóticos induzidos pela migração dependente da densidade, para o caso (a)  $\bar{\mu} = 0.3$ , (b)  $\bar{\mu} = 0.4$ , (c)  $\bar{\mu} = 0.7$  e (d)  $\bar{\mu} = 0.9$ .

Para o caso bidimensional onde utilizamos a vizinhança de Moore, realizamos

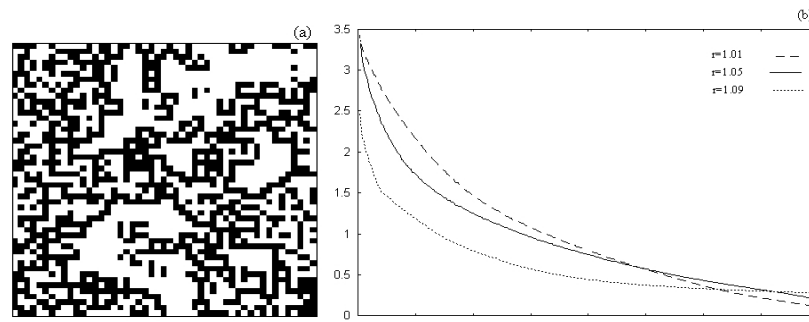


Figura 4: (a) Mapa instantâneo para uma população disposta numa rede bidimensional  $50 \times 50$ ,  $N = 1$ ,  $r = 1.05$  e função migratória dependente da densidade com  $\bar{\mu} = 0.95$  e  $c = 2000$ . (b) Espectro de Lyapunov para três valores distintos de  $r$ .

simulações em busca de padrões espaciais caóticos induzidos pela migração dependente da densidade. Observe a Figura 4 (a) onde temos o mapa instantâneo apresentando um comportamento bastante irregular. De fato, observe o espectro de Lyapunov <sup>6</sup> referente a este caso (ver Figura 4 (b)), para  $r = 1.05$  obtemos mais de 33% dos números de Lyapunov do sistema maiores que um. Analisando o comportamento do espectro de Lyapunov é possível ver que as funções que representam os números de Lyapunov possuem um comportamento totalmente suave que corresponde segundo [8] ao FDSTC, isto é, o sistema para este caso apresenta caos espaço temporal completamente desenvolvido.

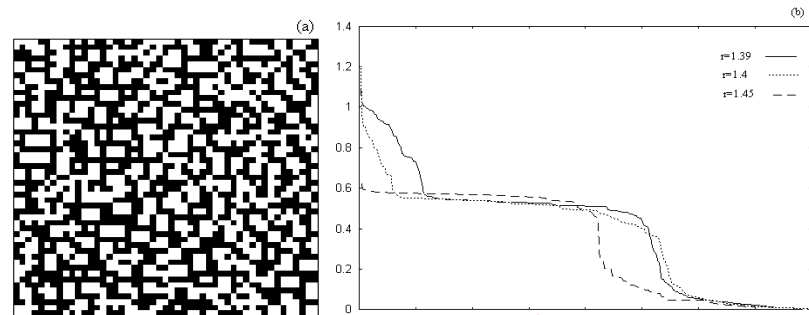


Figura 5: (a) Mapa instantâneo para uma população disposta numa rede bidimensional  $50 \times 50$ ,  $N = 1$ ,  $r = 1.4$  e função migratória dependente da densidade com  $\bar{\mu} = 0.8$  e  $c = 2000$ . (b) Espectro de Lyapunov para três valores distintos de  $r$ .

<sup>6</sup>Gráficos desta natureza são determinados da seguinte maneira: ao longo do eixo vertical temos os números de Lyapunov, ordenados do maior para o menor e ao longo do eixo horizontal temos os  $n$  sítios que compõem o sistema. Os números de Lyapunov estão relacionados com o sistema determinando a presença ou não da dependência sensitiva às condições iniciais. Um sistema de  $n$  sítios possui  $n$  números de Lyapunov associados a ele.



A Figura 5 (a) apresenta um comportamento irregular. Este comportamento é menos irregular que o caso da Figura 4 (a). Uma análise mais específica para este caso pode ser vista no espectro de Lyapunov (ver Figura 5 (b)). Para o valor utilizado no mapa instantâneo (ver Figura 5 (a)) temos a presença de números de Lyapunov maiores que um. As funções que representam os números de Lyapunov não apresentam comportamento suave. Algumas das funções que representam os números de Lyapunov do espectro apresentam um decréscimo extremamente rápido de números maiores que um para valores do número de Lyapunov menores que um. O fenômeno que ocorre para este caso é descrito como supressão de caos, de acordo com [8].

## 5. Conclusão

Analisamos a influência da migração dependente da densidade em uma metapopulação de uma única espécie, modelada como um sistema discreto no tempo e no espaço. Dessa forma, determinamos a região onde a migração dependente da densidade instabiliza o sistema para toda forma de vizinhança simétrica. Várias evidências numéricas levaram a concluir a região onde a migração dependente da densidade induz padrões caóticos e a relação entre esta e a fração migratória máxima. Além disso, encontramos alguns padrões espaciais caóticos da forma FDSTC e supressão de caos.

Pretendemos analisar, em trabalhos futuros, a possibilidade de órbitas caóticas oscilarem de forma sincronizada em modelos de metapopulações de uma única espécie submetidas a migração dependente da densidade.

**Abstract.** In this work we analyze the density dependent migration effects in metapopulations (coupled map lattices) modelled as a discrete space-time system ( $n$  discrete patches). The analysis is done by the use of symmetric neighborhoods and the condition where the isolated model is stable. We observe that the irregular complex patterns appears intensively when the local dynamics process is described for logistic exponential function. Furthermore, in this case, we determine the region where the density dependent migration induces chaotic patterns in the system. This region increases as the maximal migratory fractions grows. By the calculation of the Lyapunov spectrum we confirm the chaotic patterns, and classify them as fully developed spatiotemporal chaos and suppression of chaos.

## Referências

- [1] M. Doebeli, Dispersal and dynamics, *Theor. Pop. Biology*, **47** (1994), 82-106.
- [2] F.T. Giordani, “A instabilidade causada pela migração dependente da densidade em metapopulações”, Dissertação de Mestrado, PPGMAp, UFRGS, Porto Alegre, RS, 2003.
- [3] M.P. Hassell, Density-dependence in single-species populations, *J. Anim. Ecology*, **44** (1975), 283-295.

- [4] M.P. Hassell, O. Miramontes, P. Rohani e R.M. May, Appropriate formulations for dispersal in spatially structured models: comments on Bascompté e Solé, *J. Anim. Ecology*, **64** (1995), 662-664.
- [5] A. Hastings, Complex interactions between dispersal and dynamics: lessons from coupled logistic equations, *Ecology*, **74** (1993), 1362-1372.
- [6] S.R.J. Jang e A.K. Mitra, Equilibrium stability of single-species metapopulations, *Bull. Math. Biol.*, **62** (2000), 155-161.
- [7] K. Kaneko, Pattern dynamics in spatiotemporal chaos, *Physica D*, **34** (1989), 1-41.
- [8] K. Kaneko, "Theory and applications of coupled map lattices", John Wiley Sons, Inglaterra, 1993, pp.1-49.
- [9] P. Lancaster e M. Tismenetsky, "The Theory of Matrices", Academic Press, London, 1985.
- [10] 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.
- [11] R.M. May e G.F. Oster, Bifurcations and dynamics complexity in simple ecological models, *Am. Nat.*, **110** (1976), 573-599.
- [12] 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.
- [13] P. Rohani e G.D. Ruxton, Dispersal-induced instabilities in host-parasitoid metapopulations, *Theor. Pop. Biol.*, **55** (1999), 23-36.
- [14] J.A.L. Silva, M.L.D. Castro e D. A. R. Justo, Estabilidade do estado homogêneo em redes de populações acopladas, *Tema*, **1** (2000b), 475-484.
- [15] 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.
- [16] 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.