
Modelos de metapopulação

DOUGLAS F. M. GHERARDI

Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais – INPE, Divisão de Sensoriamento Remoto, São Paulo, Brasil.
e-mail: douglas@ltd.inpe.br

RESUMO

O conceito de metapopulação é definido como uma rede formada por populações espacialmente estruturadas em agrupamentos, cujos indivíduos se reproduzem localmente e onde a migração entre as populações pode influenciar a dinâmica local. São apresentados o modelo clássico de Levins (1969), seguido pelo modelo de metapopulação espacialmente implícito de Roughgarden (1997) e pelo modelo de metapopulação espacialmente estruturado de Ovaskainen & Hanski (2001).

ABSTRACT

Metapopulation is defined as a network of spatially structured local populations that reproduce locally and where migration of individuals influence population dynamics. Three different models are presented: the classic Levins model (1969), the spatially implicit metapopulation model proposed by Roughgarden (1997), and the spatially structured metapopulation model proposed by Ovaskainen & Hanski (2001).

INTRODUÇÃO

O conceito de metapopulação tem feito parte de publicações especializadas desde o final da década de 80, muito embora as idéias centrais ao conceito já fossem apresentadas na forma de biogeografia de ilhas. Uma metapopulação pode ser grosseiramente definida como uma rede formada por populações espacialmente estruturadas em agrupamentos, cujos indivíduos se reproduzem localmente e onde a migração entre as populações pode influenciar a dinâmica local, incluindo a possibilidade de uma população se restabelecer após uma extinção (Hanski & Simberloff, 1997).

No centro do conceito de metapopulação está a idéia de que o espaço é discreto e composto por manchas

de habitat apropriadas ao desenvolvimento de uma espécie alvo. O espaço restante é geralmente chamado de matriz. As manchas de habitat devem ser grandes o suficiente para acomodar populações locais vivendo em pan-mixia, porém, não muito grandes. Estas premissas estão de acordo com o conceito original desenvolvido por Levins (1969), sendo que para uma metapopulação ideal devemos acrescentar mais três características: 1) as manchas devem ter áreas e isolamento iguais; 2) as populações locais devem ter dinâmica totalmente independente, ou não-correlacionadas; e 3) a taxa de troca de indivíduos entre as populações locais deve ser tão baixa a ponto de não influir na dinâmica local, isto é, a dinâmica local ocorre em uma escala de tempo mais rápida do que a dinâmica da metapopulação.

A prática tem demonstrado que não é possível encontrar metapopulações ideais na vida real, mas os conceitos apresentados acima podem ser aplicados com sucesso, afrouxando-se um pouco aquelas premissas. O que de fato importa para que o conceito possa ser aplicado de modo a gerar resultados cientificamente interpretáveis, é a noção de populações discretas que se reproduzem e são conectadas por migração. De qualquer forma, alguns cuidados devem ser tomados antes que se decida empregar essa teoria, caso contrário alguma outra abordagem deve ser utilizada que não a de metapopulação.

Condições para a aplicação dos conceitos de metapopulação

Mais importante do que tentar classificar as populações vivendo em ambientes fragmentados, é encontrar maneiras de compreender e prever suas dinâmicas. Isto porque as populações exibem variações em suas estruturas espaciais de uma maneira contínua. Por isso, sugere-se que o sistema seja avaliado de forma a satisfazer quatro condições indicativas de uma aplicação informativa dos conceitos de metapopulação (Hanski, 1997): (1) o hábitat considerado adequado deve ocorrer em manchas discretas e ser ocupado por populações locais que se reproduzam; (2) mesmo a maior população deve ter um risco de extinção significativo, caso contrário a metapopulação persistiria unicamente por causa desta população, se transformando em uma metapopulação do tipo continente-ilha; (3) as manchas de hábitat não devem estar muito isoladas, de forma a impedir a recolonização. Isto levaria uma metapopulação fora do equilíbrio, se encaminhando para uma extinção global; e (4) as populações locais não podem ter dinâmicas completamente sincronizadas. Isto levaria a metapopulação à extinção no espaço de tempo daquela população local com a menor probabilidade de extinção.

MODELOS DE METAPOPLAÇÃO

A modelagem de populações, que assume o espaço como entidade discreta, pode ser dividida em duas classes, desde que o modelo trate de duas populações da mesma espécie conectadas por migração, ou da interação de várias populações locais (Hanski & Simberloff, 1997). A primeira classe se aplica a estudos cujo interesse se concentra no efeito da migração sobre a dinâmica local, com ausência de extinção local. A segunda classe, mais indicada para o estudo de metapopulações, se aplica ao estudo de várias manchas de hábitat e populações locais, podendo ocorrer uma renovação das

populações. Dentro desta segunda classe, pode-se distinguir as abordagens espacialmente implícitas, as espacialmente explícitas e as espacialmente realistas. A seguir serão delineadas estas abordagens de maneira resumida para que, em seguida, se apresente algumas formulações específicas.

Abordagens espacialmente implícitas

Encarar a modelagem de populações, a partir de uma simplificação crítica de um problema naturalmente complexo, pode permitir que se intuem aspectos importantes do problema atacado. Assim, em vez de se tentar modelar a dinâmica de várias populações conectadas por migração, pode-se modelar a mudança no número de manchas ocupadas, sem se preocupar com o que acontece em cada mancha, ou com a sua localização. Esta é a essência do modelo proposto por Levins (1969), que não considera a posição de cada mancha e assume o espaço de maneira implícita. Será visto mais adiante que esse tipo de abordagem pode revelar aspectos esclarecedores sobre a ecologia de populações. A vantagem desses modelos é que facilitam a análise conceitual e matemática, e a desvantagem é que só podem investigar uma parcela reduzida de aspectos relevantes à dinâmica de metapopulações.

As restrições impostas por modelos espacialmente implícitos levaram pesquisadores a levantar questões importantes. Em particular, sobre quais seriam as consequências do posicionamento realista das populações locais. Poderia uma taxa de migração ser alta o suficiente para resgatar populações locais da extinção? Se os tamanhos das manchas apresentarem diferenças muito grandes, isto poderia influenciar nas probabilidades de extinção local? De que maneira? Estas questões, que demandam a incorporação de informações sobre tamanho e posição relativa das manchas, têm sido investigadas com o uso de modelos espacialmente explícitos.

Abordagens espacialmente explícitas

A incorporação explícita do espaço aos modelos produziu algumas estruturas distintas de modelagem, como o autômato celular (Caswell & Etter, 1993) e os modelos baseados em mapas de grades acopladas (Hassel *et al.*, 1991). Nestes casos, assume-se que as populações locais (ou indivíduos) estão organizados em células dispostas em uma grade regular e seus tamanhos são modelados como variáveis discretas ou contínuas.

Esta categoria de modelos permite que se defina um tamanho e espaçamentos regulares das células, facilitando a construção de regras matemáticas mais simples que governam o comportamento local. É este comportamento local que separa as abordagens implícitas

tas e explícitas, uma vez que aqui as populações interagem apenas com aquelas de células vizinhas. Esta condição gera conseqüências dinâmicas interessantes, como a necessidade de um intervalo de tempo longo para que uma metapopulação alcance um estado estacionário, e a ocorrência de dinâmica espacial caótica.

A principal desvantagem é computacional, uma vez que se torna necessário o emprego de todo o vetor de presenças e ausências, ao invés da simples proporção de células ocupadas. Entretanto, os modelos baseados em grades e aqueles baseados em descrições do ambiente em formato raster dentro de um sistema de informações geográficas (*cf.* Akçakaya, 1994), como os utilizados em ecologia de paisagem, guardam muitas semelhanças entre si. Há um vasto campo de investigação a se explorar, buscando acoplar as características da paisagem às regras dinâmicas que regem populações vivendo em agrupamentos de “células” localizadas em um ambiente matricial (*raster*).

Abordagens espacialmente realistas

Os modelos realistas estão preocupados em associar a dinâmica de metapopulações reais a partir da incorporação das características geométricas das manchas pertencentes a uma rede. Neste ponto, os modelos buscam em geral fazer previsões sobre a dinâmica das manchas frente às alterações de forma, número e localização, dependendo fortemente de dados coletados *in situ*. Talvez o modelo mais simples desta categoria seja aquele baseado na função de incidência (IF model, Hanski 1994, 1997), que se assemelha a uma cadeia de Markov simples. Ele é derivado do modelo de Levins, com a diferença de não ser determinístico, mas estocástico. Assim, as manchas de hábitat podem variar em área e possuir posições específicas. Isto permite que se associem diferentes probabilidades de extinção local a diferenças de área das manchas, e que diferenças nas probabilidades de recolonização sejam associadas às distâncias entre as manchas.

OS MODELOS

Serão apresentadas as linhas gerais de três modelos de metapopulação, seguindo uma sequência cronológica e estrutural de desenvolvimento. O primeiro a ser apresentado é o modelo clássico de Levins (1969), que ao longo dos anos foi expandido para investigar importantes processos ecológicos, como dispersão (Ruxton *et al.*, 1997; Parvinen, 1999, Silva *et al.*, 2001), competi-

ção (Garret & Dixon, 1997; Lehman & Tillman, 1997; Buttel *et al.*, 2002), estabilidade (Neuhauser, 2002), conservação (Man *et al.*, 1995), destruição de hábitat e extinção (Tilman & Lehman, 1997). Em seguida será apresentado o modelo de metapopulação espacialmente implícito para a função de produção de invertebrados sésseis proposto por Roughgarden (1997). Este modelo será ilustrado por um experimento numérico simulando um ecossistema recifal costeiro brasileiro. Finalmente, será apresentado o modelo de metapopulação espacialmente estruturado proposto por Ovaskainen & Hanski (2001), que propõe algumas medidas da capacidade de uma rede de manchas de hábitat suportar uma metapopulação viável.

Antes, entretanto, cabe uma nota de esclarecimento quanto ao propósito e validade do modelo ecológico simples, em geral mal compreendido (Hanski, 1997). Seu propósito não é o de recriar tantos detalhes das populações reais quanto possível. Seu propósito é o de isolar algum aspecto de interesse, para um estudo teórico. As diferenças entre a vida real e um modelo simplificado podem não ter maiores conseqüências sobre a sua capacidade de incorporar variáveis críticas e processos que afetem o fenômeno em estudo.

O modelo de Levins (1969)

Este modelo assume a existência de um grande número de manchas de hábitat discretas, preferencialmente de mesmo tamanho, e todas conectadas umas às outras via migração. O fato de na vida real haverem restrições à migração de indivíduos não compromete os resultados do modelo quando em estado estacionário, a menos que a heterogeneidade seja muito acentuada. As condições ideais de aplicação do modelo são aquelas em que a dinâmica da população local ocorre em uma escala de tempo menor do que a da metapopulação. Isto pode ocorrer se as manchas de hábitat forem menores e as populações locais alcançarem a capacidade de suporte rapidamente, ou se a taxa de colonização for lenta. As populações devem apresentar a mesma probabilidade de extinção, a taxa de colonização c deve ser proporcional ao número de manchas ocupadas p (fonte de colonizadores), dada por cp , e à fração de manchas não ocupadas, $1-p$ (alvo da colonização). A taxa de extinção local deve ser proporcional ao número de manchas ocupadas, dada por ep , obtendo-se, assim, a dinâmica de ocupação no tempo contínuo,

$$\frac{dp}{dt} = cp(1-p) - ep \quad \text{Equação 1}$$

onde c é a taxa de colonização e e é a taxa de extinção. Quando $c > e$, a proporção de manchas ocupadas aproxima-se do equilíbrio, $dp/dt = 0$, obtendo-se:

$$\hat{p} = 1 - \frac{e}{c} \quad \text{Equação 2}$$

Este equilíbrio tem estabilidade global, ou seja, p irá se aproximar de \hat{p} para qualquer densidade inicial e qualquer perturbação, desde que $p > 0$. O modelo de ocupação apresenta algumas características importantes (Tilman *et al.*, 1997). O crescimento populacional tem o comportamento de uma curva logística, sendo que uma população persiste em um hábitat se $c > e$. Um dos aspectos mais interessantes deste modelo é que nenhuma espécie é capaz de preencher completamente seu hábitat em equilíbrio. É possível demonstrar facilmente que, sendo \hat{s} a proporção de todas as manchas de hábitat viáveis não ocupadas por uma única espécie em equilíbrio, então,

$$\hat{s} = 1 - \hat{p} = \frac{e}{c} \quad \text{Equação 3}$$

O resultado inevitável de se viver tendo o espaço como uma variável importante é que uma proporção das manchas sempre estará vazia, uma vez que, em termos ecológicos, e não pode ser zero. Quanto maior a taxa de mortalidade de uma espécie relativamente à sua taxa de colonização, maior será a proporção de espaço não ocupado.

Para que a metapopulação persista, é necessário que a recolonização ocorra a uma taxa suficientemente alta para compensar as extinções e para permitir que pequenas metapopulações se desenvolvam. Em outras palavras, $e/c < 1$ ou $c/e > 1$, isto é, uma população cercada de manchas de hábitat não ocupadas deve ser capaz de estabelecer pelo menos uma nova população ($1/e$) durante sua existência.

A simplicidade matemática e a facilidade de se manipular analiticamente este modelo vêm do fato da dispersão ser tratada considerando-se que todos os propágulos estão dispersos aleatoriamente ao longo de todo o hábitat. Isto elimina os efeitos da dispersão local sobre a dinâmica da metapopulação, causada pela heterogeneidade espacial (mas veja Doebeli, 1995; Ruxton *et al.*, 1997).

Modelo de metapopulação espacialmente implícito (Roughgarden, 1997)

O modelo de metapopulação desenvolvido por Roughgarden (1997) tem sua formulação baseada em uma função de produção biológica de invertebrados limita-

dos espacialmente, como é o caso dos invertebrados bentônicos. Ele é um modelo de metapopulação de uma espécie que apresenta um ciclo de vida consistindo de ovo, larva pelágica e adulto de vida bentônica. Portanto, é uma formulação adequada para a modelagem da produção natural de populações de corais e da influência de diferentes parâmetros na performance da população.

A formulação assume que as larvas estão contidas em um reservatório de larvas não estruturado e que os adultos residem em um substrato bentônico. As larvas deverão recrutar sobre um substrato não ocupado. Assume-se, também, que o reservatório de larvas se mistura rapidamente no sentido da costa para o mar aberto (note a semelhança com o modelo anterior, do tipo Levins). O espaço livre na formulação de metapopulação é definido como a área não ocupada por organismos,

$$F = A - aB \quad \text{Equação 4}$$

onde A é a área do hábitat bentônico, a é a área basal de um indivíduo e B é o número de organismos adultos. O assentamento de larvas (recrutamento) sobre o espaço não ocupado é dado pelo termo cLF , incluído na dinâmica do ponto de assentamento em questão. Assim, a dinâmica no hábitat bentônico é:

$$\frac{dB}{dt} = cLF - \mu B \quad \text{Equação 5}$$

onde c é o coeficiente de assentamento de larvas, L é o número de larvas no reservatório de larvas, e μ é a taxa de mortalidade no hábitat bentônico. Assume-se que o recrutamento seja proporcional à quantidade de espaço vazio e ao número de larvas. A dinâmica do reservatório de larvas responde à reprodução dos indivíduos adultos, à perda por mortalidade larval e ao recrutamento. Para se obter a função de produção para os adultos, deve-se assumir que a população de larvas alcança equilíbrio relativamente ao número de indivíduos adultos (o estoque). Isto leva à dinâmica de indivíduos adultos expressa como:

$$\frac{dB}{dt} = \left[\frac{m}{1 + \nu/c (A - aB)} - \mu \right] B \quad \text{Equação 6}$$

onde m é a taxa de fecundidade dos adultos e ν a taxa de mortalidade do reservatório de larvas.

As equações para r_0 , taxa intrínseca de crescimento, e r , o crescimento quando a população alcança a capacidade de suporte (K) são:

$$r_0 = \frac{cA(m - \mu) - \mu v}{cA + v} \quad \text{Equação 7}$$

$$r = \frac{(m - \mu)[cA(m - \mu) - \mu v]}{mv} \quad \text{Equação 8}$$

EXEMPLO DE APLICAÇÃO

A seguir são apresentados alguns resultados de experimentos numéricos, usando como exemplo os recifes mapeados da área de proteção ambiental (APA) Costa dos Corais, localizada entre os estados de Alagoas e Pernambuco. Apenas alguns dos parâmetros empregados pelo modelo podem ser encontrados na literatura

que trata dos ambientes recifais brasileiros (calculados com base em Maida & Ferreira, 1995). Para suprir esta falta, serão utilizados dados obtidos na literatura internacional, coletados por pesquisadores trabalhando em outros recifes. Como exemplos destes parâmetros podemos citar a fecundidade dos corais (*m*) e a taxa de mortalidade no reservatório de larvas (*v*).

Resultados dos experimentos numéricos executados mostram o comportamento da produção de indivíduos de uma espécie hipotética de coral para recifes agrupados em dez municípios (Figuras 1, 2 e 3). Um cenário padrão é comparado a outro, onde fecundidade e recrutamento foram reduzidos em 50%, e a mortalidade de adultos e larvas foi aumentado na mesma proporção.

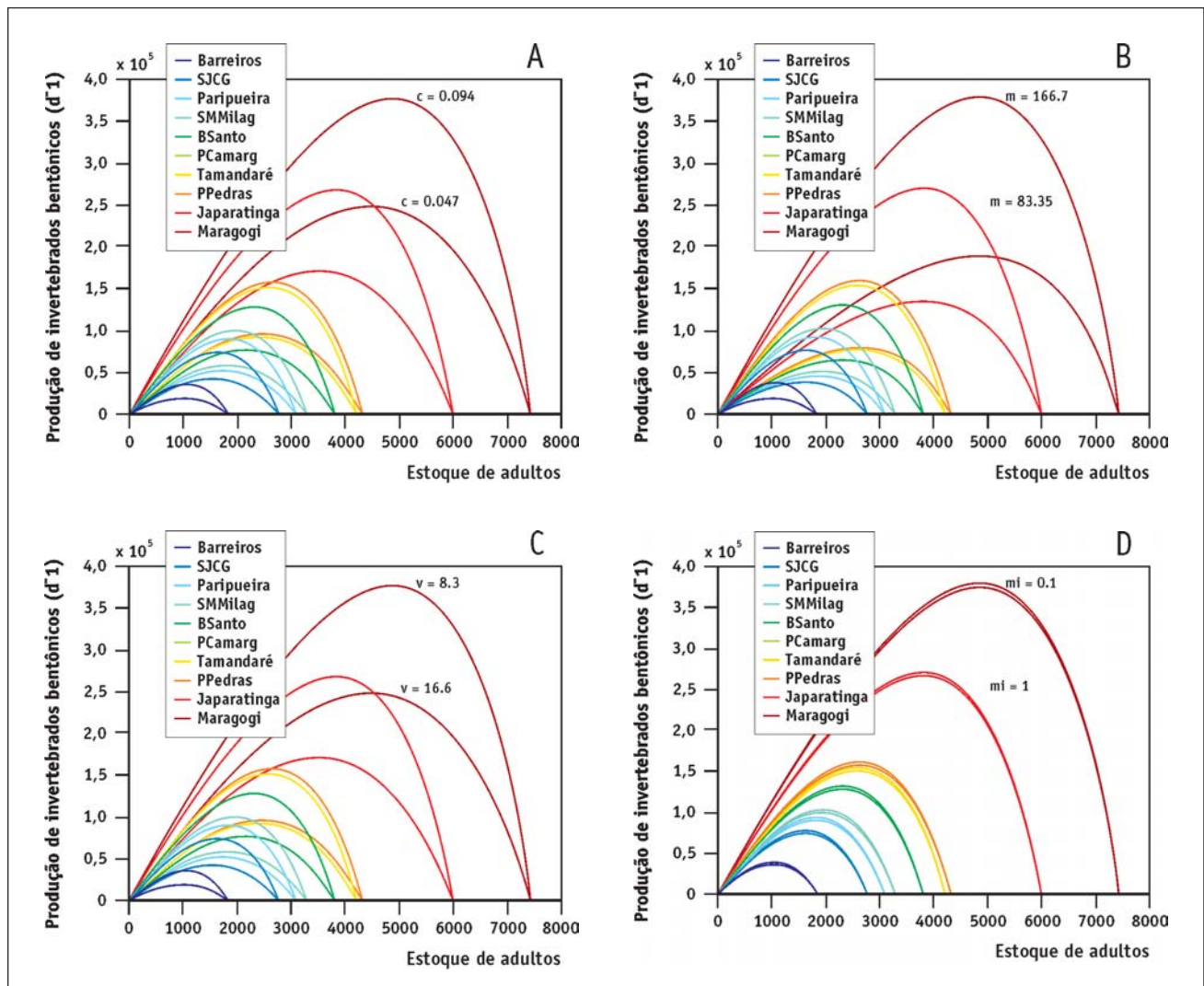


FIGURA 1 – Comportamento da função de produção comparando os cálculos feitos com os dados da literatura contra um cenário ambiental negativo. Cores quentes correspondem a áreas maiores de recife (o significado de cada parâmetro pode ser encontrado no texto). *m*=166,7; *c*=0,094; *n*=8,3; *a*=0,03; *m*_i=0,1.

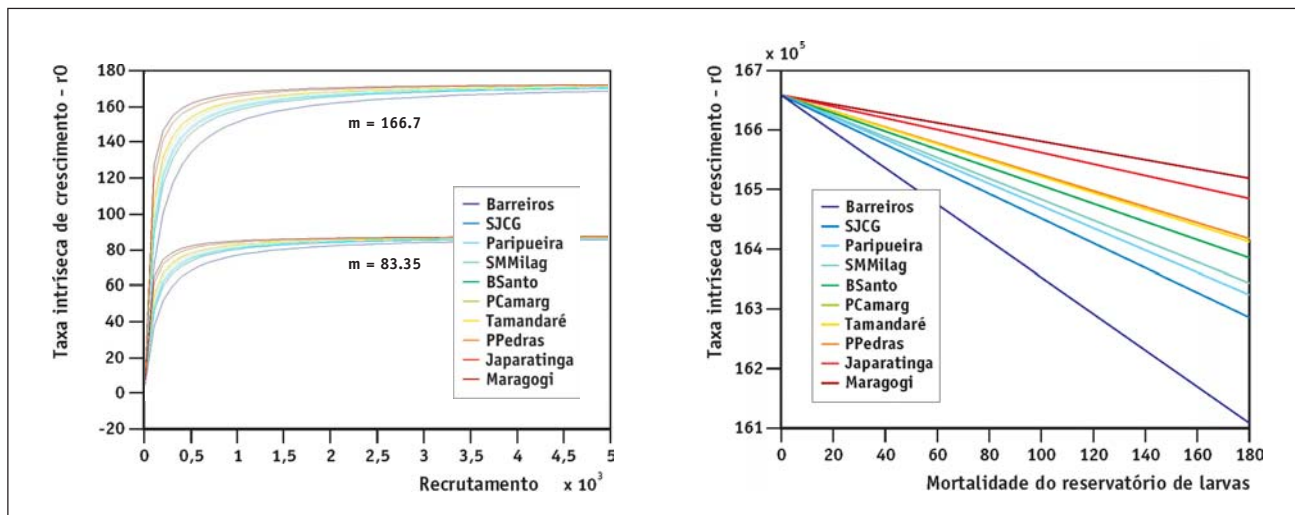


FIGURA 2 – Resultados dos experimentos numéricos usando a taxa intrínseca de crescimento. Note a diferença nos limites de estabilização para r_0 quando a fecundidade é reduzida (gráfico esquerdo); r_0 mostra uma tendência linear negativa em relação à taxa de mortalidade das larvas (gráfico direito).

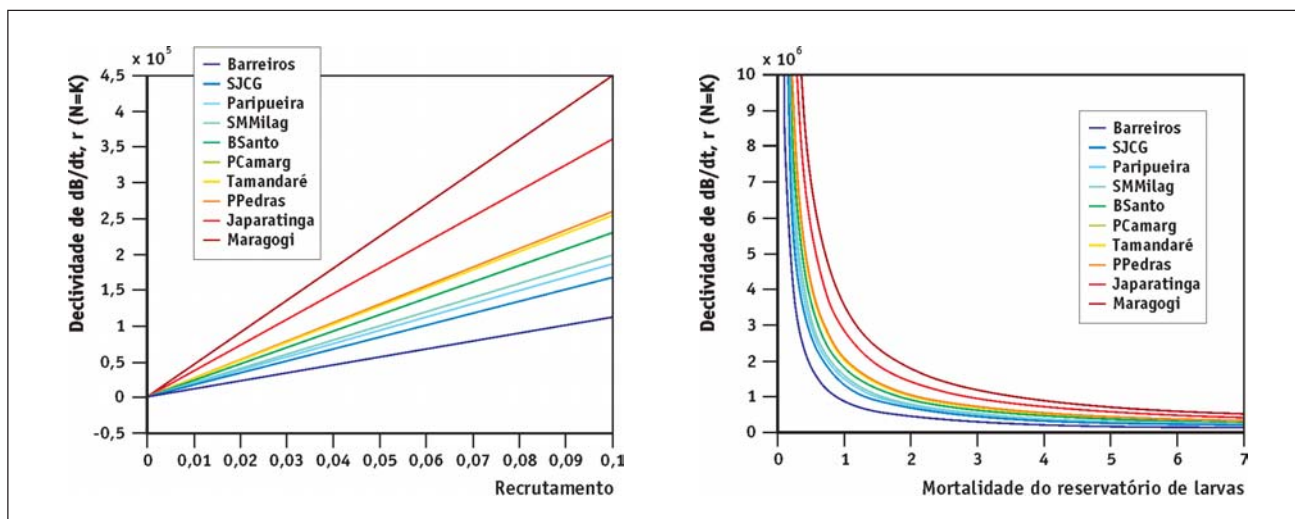


FIGURA 3 – Contrastando com os resultados mostrados na Figura 2, r aumenta linearmente com o aumento no recrutamento e cai exponencialmente com pequenos incrementos na mortalidade larval.

As mudanças mais marcantes na produção biológica foram observadas quando o recrutamento (Figura 1A) e a fecundidade (Figura 1B) foram reduzidos e a mortalidade de larvas aumentada (Figura 1C). A morte de adultos parece causar um impacto relativamente menor sobre a produção de indivíduos (Figura 1D). De todos os parâmetros, o recrutamento parece ser o mais crítico, e quanto maior for a área de hábitat bentônico, maior será a perda absoluta da produção natural. Assim, o modelo sugere que, nos esforços de conservação, deva ser dada atenção especial ao assentamento de larvas, juntamente com aqueles fatores que possam contribuir para a redução da acessibilidade do substrato às larvas.

Modelo de metapopulação espacialmente estruturado: capacidade de metapopulação (Ovaskainen & Hanski, 2001)

O modelo espacialmente realista (estruturado) é capaz de incorporar, de maneira explícita, as áreas e a localização das manchas de hábitat, sendo isto tão mais importante quanto mais fragmentado for o hábitat. Esta seção se limitará a apresentar a versão baseada no modelo determinístico de Levins, onde o tempo é uma variável contínua. Esta escolha foi feita porque a formulação apresentada por Ovaskainen & Hanski (2001) para o tempo contínuo (modelo IF) exige que as estimativas de parâmetros relativos a cada mancha sejam mais arbitrárias.

A partir da versão determinística deste modelo, são derivadas medidas locais que dão a importância das manchas de hábitat, individualmente, para a persistência da metapopulação. Essas medidas podem ser estendidas para se ponderar a respeito da influência que a adição de novas manchas, em locais específicos, pode exercer sobre a persistência da metapopulação.

O ponto central da análise é $p_i(t)$, a probabilidade da mancha i estar ocupada no tempo t . Sendo então $p(t) = \{x \in \mathbb{R}^n \mid 0 \leq x_i \leq 1 \forall i\}$ o vetor com componentes $p_i(t)$, se buscará modelar a mudança de $p(t)$ no tempo contínuo (ou discreto) como

$$p_i(t) = C_i(p(t)) (1-p_i(t)) - E_i(p(t)) p_i(t) \quad \text{Equação 9}$$

Neste caso, $C_i(p(t))$ dá a probabilidade de colonização da mancha i quando ela está desocupada e $E_i(p(t))$ a probabilidade de extinção quando a mancha i está ocupada. Para incorporar os efeitos da área da mancha de hábitat sobre a extinção e da conectividade sobre a colonização, Ovaskainen & Hanski (2001) modificaram a Equação 9,

$$\frac{dp_i(t)}{dt} = C_i(p(t))(1-p_i(t)) - E_i p_i(t), \quad \text{Equação 10}$$

onde $C_i(p(t))$ dá as taxas de colonização das manchas desocupadas e E_i as taxas de extinção das populações restantes, agora independente do vetor $p(t)$. Pode-se, então, assumir que $E_i = e/A_i$, uma vez que manchas maiores (A) tendem a possuir populações maiores com menor risco de extinção (e). A contribuição das populações restantes para a conectividade da mancha i pode ser relacionada às áreas das manchas e suas distâncias da mancha i na forma

$$S_i(p(t)) = \sum_{j \neq i} A_j e^{-\alpha d_{ij}} p_j(t), \quad \text{Equação 11}$$

onde $1/\alpha$ é a distância média de migração, d_{ij} é a distância entre as manchas i e j , e p_j a probabilidade de j estar ocupada em t . O raciocínio associado à equação 11 é que a taxa de emigração da mancha j , quando ocupada, é proporcional à área da mancha, e a contribuição da mancha j para a imigração em direção à mancha i decresce exponencialmente com a distância d_{ij} . A taxa de colonização é então calculada por $C_i(p(t)) = cS_i(p(t))$. É importante observar que a notação matricial é $g_i(p) = G((Mp)_i)$, onde M é uma matriz irredutível e não negativa composta dos elementos $m_{ij} = A_i A_j e^{-\alpha d_{ij}}$ para $i \neq j$ e $m_{ii} = 0$. O importante aqui é

notar que M incorpora a influência da extinção local em i , com o termo A_i , e a influência de j na colonização de i , com o termo $A_j e^{-\alpha d_{ij}}$.

É possível agora definir a capacidade de persistência (λ_M) e de invasão (λ_i) da metapopulação. A medida λ_M dá a capacidade de suporte, ou o tamanho de uma população quando o sistema está em equilíbrio. Em outras palavras, é a possibilidade de uma metapopulação persistir no longo prazo, dada pela existência de um estado de equilíbrio estável não-trivial. A medida λ_i define a condição de invasão de uma rede de manchas de habitats vazios a partir de uma população local pequena quando $\lambda_i > e/c$. No modelo determinístico, o valor de $\lambda_M = \lambda_i = \lambda_i(M)$ onde $\lambda_i(M)$ é o primeiro autovalor da matriz M . Ovaskainen & Hanski (2001) também definiram uma medida para estimar a variação na importância de λ_M frente à remoção de uma mancha q , dada por:

$$V_q^r = \frac{A_q^2 [S_q(x)]^2}{\lambda_M^2} \quad \text{Equação 12}$$

onde A_q é a área de q , S é a conectividade e x é o autovetor direito de M .

A formulação desenvolvida para este modelo espacialmente estruturado mostra que a principal variável de controle ambiental não é a quantidade de habitats, mas uma medida que integra os efeitos das áreas das manchas e suas conectividades na capacidade da rede de manchas de hábitat suportar uma metapopulação. Talvez a qualidade mais relevante deste modelo espacialmente estruturado é o seu potencial de aplicação na análise de paisagem para espécies ou grupo de espécies com disponibilidade de informação biológica limitada.

A unificação das vertentes de modelagem, quais sejam, a de ecologia de metapopulação (ou de baixa cobertura espacial) e a de ecologia de paisagem (ou de alta cobertura espacial) é a fronteira a ser ultrapassada para que se possa avançar na direção da efetiva gestão de mosaicos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akçakaya, H.R. 1994. RAMAS/GIS. Linking landscape data with population viability analysis. Applied Biomathematics, Setauket, New York.
- Buttel L.A., R. Durrett & S.A. Levin. 2002. Competition and species packing in patchy environments. Theoretical Population Biology 61: 265-276.
- Caswell, H. & R.J. Etter. 1993. Ecological interactions in patchy environments: from patch-occupancy models to cellular automata. In: S.A. Levin, T.M. Powell & J.H. Steele (eds). Patch Dynamics. pp 93-109. Springer Verlag, Berlin.

- Doebeli, M. 1995. Dispersal and dynamics. *Theoretical Population Biology* 47: 82-106.
- Garrett, K.A. & P.M. Dixon. 1997. Environmental pseudo-interaction: the effects of ignoring the scale of environmental heterogeneity in competition studies. *Theoretical Population Biology* 51: 37-48.
- Hanski, I.A. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63: 151-162.
- Hanski, I.A. 1997. Metapopulation dynamics: from concepts and observations to predictive models. In: I.A. Hanski & M.E. Gilpin (eds). *Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution*. pp 69-91. Academic Press, San Diego, California.
- Hanski, I.A. & D. Simberloff. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In: I.A. Hanski & M.E. Gilpin (eds). *Metapopulation biology: Ecology, genetics, and evolution*. pp 5-26. Academic Press, San Diego, California.
- Hassell, M.P., H.N. Comins & R.M. May. 1991. Spatial structure and chaos in insect population dynamics. *Nature* 353: 255-258.
- Lehman, C. L. & D. Tilman. 1997. Competition in spatial habitats. In: D. Tilman & P. Kareiva (eds). *Spatial Ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15: 237-240.
- Maida, M. & B.P. Ferreira. 1995. Estudo preliminar sobre o assentamento de corais em um recife na Baía de Tamandaré - PE. *Boletim Técnico e Científico do CEPENE/IBAMA* 3: 23-36.
- Man, A., R. Law & N.V.C. Polunin. 1995. Role of marine reserves in recruitment to reef fisheries: a metapopulation model. *Biological Conservation* 71: 197-204.
- Neuhauser, C. 2002. Effects of local interactions and local migration on stability. *Theoretical Population Biology* 62: 297-308.
- Ovaskainen, O. & I. Hanski. 2001. Spatially structured metapopulation models: global and local assessment of metapopulation capacity. *Theoretical Population Biology* 60: 281-302.
- Parvinen, K. 1999. Evolution of migration in a metapopulation. *Bulletin of Mathematical Biology* 61: 531-550.
- Roughgarden, J. 1997. Production function from ecological populations: a survey with emphasis on spatially implicit models. In: D. Tilman & P. Kareiva (eds). *Spatial Ecology*. pp 296-317. *Monographs in Population Biology* 30, Princeton University Press, Princeton.
- Ruxton, G.D., J.L. Gonzalez-Andujar & J.N. Perry. 1997. Mortality during dispersal and the stability of a metapopulation. *Journal of Theoretical Biology* 186: 389-396.
- Silva, J.A.L., M.L. Castro & D.A.R. Justo. 2001. Stability in a metapopulation model with density-dependent dispersal. *Bulletin of Mathematical Biology* 63: 485-505.
- Tilman, D. & C.L. Lehman. 1997. Habitat destruction and species extinctions. In: D. Tilman & P. Kareiva (eds). *Spatial Ecology*. pp 233-249. *Monographs in Population Biology* 30, Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D., C.L. Lehman & P. Kareiva. 1997. Population dynamics in spatial habitats. In: D. Tilman & P. Kareiva (eds). *Spatial Ecology*. pp. 3-20. *Monographs in Population Biology* 30, Princeton University Press, Princeton.