

# Populações, Comunidades e Conservação







Fundação

**CECIERJ**

Consórcio **cederj**

Centro de Educação Superior a Distância do Estado do Rio de Janeiro

# Populações, Comunidades e Conservação

Volume 1

Marcus Vinícius Vieira

Ricardo Ferreira Monteiro



**GOVERNO DO  
Rio de Janeiro**

**SECRETARIA DE  
CIÊNCIA E TECNOLOGIA**

Ministério  
da Educação



Apoio:



**FAPERJ**

Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo  
à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro



**FUNDAÇÃO  
SANTA CABRINI**

Provedora de acesso à Cidadania

# Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Rua Visconde de Niterói, 1364 – Mangueira – Rio de Janeiro, RJ – CEP 20943-001

Tel.: (21) 2334-1569 Fax: (21) 2568-0725

## Presidente

Masako Oya Masuda

## Vice-presidente

Mirian Crapez

## Coordenação do Curso de Biologia

UENF - Milton Kanashiro

UFRJ - Ricardo Iglesias Rios

UERJ - Cibebe Schwanke

## Material Didático

### ELABORAÇÃO DE CONTEÚDO

Marcus Vinícius Vieira

Ricardo Ferreira Monteiro

### COORDENAÇÃO DE DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL

Cristine Costa Barreto

### DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL E REVISÃO

Janderson Lemos de Souza

Marta Abdala

Patrícia Alves

### COORDENAÇÃO DE LINGUAGEM

Maria Angélica Alves

Cyana Leahy-Dios

### COORDENAÇÃO DE AVALIAÇÃO DO MATERIAL DIDÁTICO

Débora Barreiros

### AVALIAÇÃO DO MATERIAL DIDÁTICO

Ana Paula Abreu-Fialho

Aroaldo Veneu

## Departamento de Produção

### EDITORA

Tereza Queiroz

### COORDENAÇÃO EDITORIAL

Jane Castellani

### COPIDESQUE

Cristina Maria Freixinho

### REVISÃO TIPOGRÁFICA

Luciana Nogueira Duarte

Patrícia Paula

### COORDENAÇÃO DE PRODUÇÃO

Jorge Moura

### PROGRAMAÇÃO VISUAL

Marcelo Silva Carneiro

### ILUSTRAÇÃO

Eduardo Bordoni

### CAPA

Eduardo Bordoni

### PRODUÇÃO GRÁFICA

Patricia Seabra

Copyright © 2005, Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Nenhuma parte deste material poderá ser reproduzida, transmitida e gravada, por qualquer meio eletrônico, mecânico, por fotocópia e outros, sem a prévia autorização, por escrito, da Fundação.

V658p

Vieira, Marcus Vinícius.

Populações, comunidades e conservação. v. 1/

Marcus Vinícius Vieira; Ricardo Ferreira Monteiro. 3ª. reimp.

- Rio de Janeiro: Fundação CECIERJ, 2010.

174p.; 19 x 26,5 cm.

ISBN: 85-7648-131-6

1. Ecologia. 2. Estudos de populações. 3. Estudos de comunidades. I. Monteiro, Ricardo Ferreira. II. Título.

CDD: 577

2010/1

Referências Bibliográficas e catalogação na fonte, de acordo com as normas da ABNT.

# Governo do Estado do Rio de Janeiro

**Governador**  
Sérgio Cabral Filho

**Secretário de Estado de Ciência e Tecnologia**  
Alexandre Cardoso

## Universidades Consorciadas

**UENF - UNIVERSIDADE ESTADUAL DO  
NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO**  
Reitor: Almy Junior Cordeiro de Carvalho

**UERJ - UNIVERSIDADE DO ESTADO DO  
RIO DE JANEIRO**  
Reitor: Ricardo Vieiralses

**UFF - UNIVERSIDADE FEDERAL FLUMINENSE**  
Reitor: Roberto de Souza Salles

**UFRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL DO  
RIO DE JANEIRO**  
Reitor: Aloísio Teixeira

**UFRRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL  
DO RIO DE JANEIRO**  
Reitor: Ricardo Motta Miranda

**UNIRIO - UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO  
DO RIO DE JANEIRO**  
Reitora: Malvina Tania Tuttman



# Populações, Comunidades e Conservação

Volume 1

## SUMÁRIO

<b>Aula 1</b> – Você sabe o que é uma população? _____	<b>7</b>
<i>Ricardo Ferreira Monteiro</i>	
<b>Aula 2</b> – Estimativa de tamanho populacional por captura, marcação e recaptura (estimador de Lincoln-Petersen) – Prática _____	<b>21</b>
<i>Ricardo Ferreira Monteiro</i>	
<b>Aula 3</b> – Técnicas mais usuais de amostragem de organismos para estudos de populações e comunidades _____	<b>29</b>
<i>Ricardo Ferreira Monteiro</i>	
<b>Aula 4</b> – Mais características das populações e as causas imediatas da variação no seu tamanho _____	<b>45</b>
<i>Marcus Vinícius Vieira</i>	
<b>Aula 5</b> – Prática sobre a distribuição espacial dos indivíduos de uma população – Prática _____	<b>65</b>
<i>Marcus Vinícius Vieira</i>	
<b>Aula 6</b> – Quando os parâmetros mudam com a idade dos indivíduos: tabelas de vida _____	<b>75</b>
<i>Ricardo Ferreira Monteiro</i>	
<b>Aula 7</b> – Formas simples de descrever o crescimento das populações: modelos em Ecologia e na Ciência _____	<b>99</b>
<i>Marcus Vinícius Vieira</i>	
<b>Aula 8</b> – Populações com crescimento limitado _____	<b>119</b>
<i>Marcus Vinícius Vieira</i>	
<b>Aula 9</b> – Prática sobre crescimento populacional _____	<b>145</b>
<i>Marcus Vinícius Vieira</i>	
<b>Aula 10</b> – O ambiente e seus efeitos sobre populações e seus indivíduos _	<b>153</b>
<i>Marcus Vinícius Vieira</i>	
<b>Referências</b> _____	<b>169</b>





## Você sabe o que é uma população?

### Metas da aula

Apresentar o conceito geral de população, discutir suas limitações e mostrar a necessidade de realização de amostragens para avaliar a abundância de uma população e a sua relação com outros parâmetros ecológicos.

## objetivos

Esperamos que, após o estudo do conteúdo desta aula, você seja capaz de:

- Definir o termo população.
- Analisar as suas limitações e abordagens na Ecologia.
- Definir metapopulação, relacionando-a aos efeitos da fragmentação dos habitats e à conservação das populações.
- Compreender a importância da medida de abundância de indivíduos em uma população e sua relação com outros parâmetros ecológicos.

### Pré-requisitos

Para você ter um aproveitamento melhor desta aula, são importantes os conteúdos das Aulas 3, 8, 9 e 10 de Elementos de Ecologia e Conservação e as Aulas 2, 3, 13 e 14 de Evolução.

Você encontrará mais detalhes sobre colônias e organismos sociais na disciplina Diversidade Biológica dos Protostomados, principalmente na Aula 22.

## **INTRODUÇÃO**

Como você viu na Aula 3 de Elementos de Ecologia e Conservação, uma das definições mais simples para população é a de que é um conjunto de indivíduos de uma mesma espécie vivendo em uma determinada área. Mas, como vamos ver daqui em diante, a diversidade de abordagens utilizadas e de organismos existentes torna muitas vezes complexa a delimitação desse nível de organização na natureza.

Iremos, no decorrer desta aula:

- 1) Detalhar e discutir esses limites, utilizando-se de alguns exemplos,
- 2) Mostrar que a abundância de uma população está relacionada com características biológicas de cada espécie,
- 3) Descrever alguns métodos utilizados para verificação da abundância em distintos organismos.

## **DELIMITANDO UMA POPULAÇÃO**

População, claramente, é uma entidade mais abstrata e fluida do que célula ou organismo, cujos limites são óbvios. Primeiro é preciso frisar que uma população é formada por indivíduos de apenas uma única espécie. Tais indivíduos guardam afinidades filogenéticas (de parentesco) bem próximas entre si, mantêm relações ecológicas bastante intensas e apresentam papel ecológico bem semelhante na comunidade. Agora, cada espécie possui, freqüentemente, várias populações distribuídas em toda a sua área de ocorrência. É por esse motivo que muitas vezes pode ser difícil a delimitação de onde termina uma população e começa uma outra.

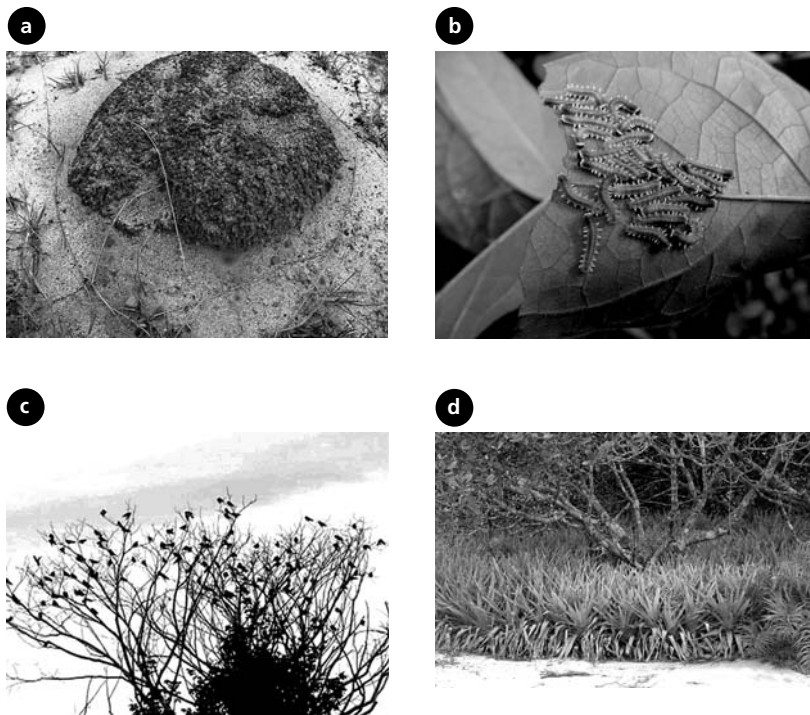
Tanto em termos ecológicos quanto genéticos, cada população é formada por grupos de organismos dentro dos quais as chances de cruzamento são maiores do que com organismos de uma outra população (geralmente mais distante ou com algum grau de isolamento espacial). Ainda dentro de uma população existiriam, geralmente, vários grupos menores (populações mendelianas ou demes) onde estaria ocorrendo um fluxo gênico intenso.

## **E QUANTO ÀS ESPÉCIES QUE SE REPRODUZEM ASSEXUADAMENTE?**

Como fica evidente, o conceito que acabamos de ver refere-se a espécies de reprodução sexuada e, dessa forma, segundo este conceito, organismos que se reproduzem assexuadamente não formariam

populações verdadeiras, pois não haveria fluxo gênico ou cruzamento entre os indivíduos. Mesmo assim, tais espécies formam um conjunto de organismos com muitos atributos (vamos falar sobre eles mais adiante, nas Aulas 3, 4 e 6) das espécies sexuadas e, assim, são reconhecidas e estudadas no nível de populações.

Vamos ver agora na **Figura 1.1** alguns exemplos de grupos de indivíduos em algumas espécies na natureza. Podemos chamar de população esse grande aglomerado de cupins (**Figura 1.1.a**) ou de larvas de borboleta em uma folha (**Figura 1.1.b**), ou ainda um bando de andorinhas (**Figura 1.1.c**)? De modo similar, podemos considerar que a mancha de bromélias que cobre uma moita de vegetação de restinga (**Figura 1.1.d**) constitui uma população? Bom, vamos falar um pouco sobre cada um desses grupos de indivíduos.



**Figura 1.1:** (a) Termiteiro ou cupinzeiro; (b) grupo ou agregado de lagartas de uma borboleta; (c) bando de andorinhas e (d) mancha de bromélias em uma restinga fluminense. (Fotos de Ricardo F. Monteiro.)

Os cupins, como as abelhas e formigas, são **INSETOS SOCIAIS** e se organizam em **COLÔNIAS**, e estas, no caso dos cupins, constroem estruturas denominadas termiteiros ou simplesmente cupinzeiros, como se vê na **Figura 1.1.a**.

### INSETOS SOCIAIS

São insetos que interagem com outros membros da sua própria espécie, apresentando, geralmente, comportamento cooperativo na alimentação e reprodução (ex.: formigas, cupins, abelhas).

Os insetos verdadeiramente sociais possuem divisão de trabalho, sistema de castas, cooperação e sobreposição de gerações. Suas populações, freqüentemente, possuem densidades altíssimas, chegando a atingir algumas centenas de milhões de indivíduos em poucos quilômetros de área.

### COLÔNIA

Agrupamento de indivíduos ligados por parentesco próximo que ocupam determinado local onde geralmente se reproduzem.

Muitas espécies de moluscos, insetos, poríferos, celenterados etc. se organizam em colônias como resultado de reprodução sexuada ou assexuada.

#### **FORRAGEAMENTO**

Atividade de um organismo na busca de seu alimento. A seleção natural atua sobre a interação do organismo com seus recursos de tal maneira a maximizar o seu rendimento energético, no que se diz que ele realizou um forrageamento ótimo.

#### **RIZOMAS**

São caules subterrâneos que podem servir para acúmulo de reservas e, freqüentemente, funcionam como órgão de propagação vegetativa.

#### **ESTOLÕES**

São caules superficiais com gemas esparsas que podem produzir novos indivíduos.

As larvas da borboleta estão se alimentando de uma folha, de forma agrupada, e nasceram a partir de uma desova de ovos agregados. Essas larvas podem permanecer gregárias ao longo de todo o seu estágio de vida ou se dispersarem. Contudo, as borboletas adultas sobreviventes terão comportamento bem distinto. As fêmeas visitarão flores de espécies distintas de plantas e em áreas diferentes, em busca de alimento e reprodução. Já os machos, além da busca por alimento, voarão também à procura de fêmeas, provavelmente de outros grupos, para acasalar.

A cena tão comum de um bando de andorinhas em revoada e, em seguida, empoleiradas se deve a um comportamento de agregação entre os indivíduos graças ao seu tipo de **FORRAGEAMENTO**. Essas aves são insetívoras e capturam em vôos coletivos as suas presas. Como são, em geral, migrantes, formam populações móveis, quebrando-se em vários grupos na época da migração. Quando do retorno à terra natal, os indivíduos normalmente se misturam e acasalam com indivíduos oriundos de outros bandos.

Finalmente, as bromélias (plantas da família Bromeliaceae) possuem muitas espécies que comumente se reproduzem assexuadamente, por meio de **RIZOMAS** ou **ESTOLÕES**, formando manchas de indivíduos, muitos deles geneticamente idênticos (clones). Estes últimos indivíduos estão também produzindo frutos e sementes que irão germinar e crescer dentro ou próximo de outras manchas.

Como você já deve ter percebido, cada um desses aglomerados de indivíduos, sozinho, não constitui uma população. Um indivíduo de um grupo, seja ele de uma colônia de cupins, de um agregado de lagartas, de um bando de pássaros ou mesmo da mancha de bromélias, pode deslocar-se e cruzar com um indivíduo de outro grupo, e esse fluxo gênico entre grupos diferentes caracteriza ou indica que eles pertencem a uma mesma população. Portanto, respondendo à pergunta inicial, cada um desses agrupamentos de indivíduos da **Figura 1.1** é parte de uma população da mesma forma que no caso de o indivíduo ocorrer isoladamente.

Assim, podemos chegar a um conceito de população como sendo um conjunto de indivíduos, potencialmente inter cruzáveis, separados geograficamente de outros indivíduos da mesma espécie. Contudo, nem sempre existem barreiras naturais separando duas ou mais populações de uma espécie, e por isso, em geral, a delimitação é feita de modo

arbitrário pelo próprio investigador. Cabe então a este, utilizando-se das características da espécie estudada (como, por exemplo, mobilidade e densidade) e do seu tempo disponível no campo, definir ou delimitar a área para investigação da sua população-alvo. Quanto maior a mobilidade de um indivíduo, maior a área que ele percorre durante a sua vida e mais facilmente trocas genéticas ou misturas com outros indivíduos mais distantes podem ocorrer. Nesse caso, então, o investigador deverá escolher uma área de maior tamanho possível para seu estudo. Da mesma forma, para populações de baixa densidade, a área amostrada também deverá ser grande o suficiente para conter um número representativo de indivíduos. Mesmo considerando tal população, o investigador não conta ou observa todos os indivíduos. Em vez disso, estudos populacionais são, em sua grande maioria, realizados por amostragem, ou seja, o pesquisador coleta os dados de um subconjunto da população, denominado amostra, e a partir das características dessa amostra são tiradas conclusões sobre a população como um todo.



Mas cuidado ao fazer uma amostragem. Você é capaz de perceber os riscos que isso tem e as precauções que você deve tomar durante uma amostragem? A avaliação que você faz por meio dessa amostragem, tais como a abundância e vários outros parâmetros, é dada por aquela parte da população amostrada pelo método que você escolheu. Se esta parte não é representativa, nas características avaliadas da população em questão o retrato que vai sair dela não será fiel à população que você está estudando. Para se ter uma idéia dessas dificuldades, basta saber que indivíduos machos de muitas espécies têm comportamento diferente de fêmeas, indivíduos jovens também, em geral, diferem de adultos no seu comportamento.

## OUTRAS CONSIDERAÇÕES IMPORTANTES SOBRE POPULAÇÕES

### Conexão espacial e temporal dos indivíduos de uma população

Uma população representa um conjunto de indivíduos que tem uma conexão temporal e espacial com outros indivíduos. Cada grupo de indivíduos descende de outros sobreviventes que o antecederam (a sobrevivência e reprodução diferenciais são conceitos fundamentais da seleção natural – ler atentamente detalhes desta teoria, principalmente, nas Aulas 2, 3, 13 e 14 de Evolução). Da mesma forma, quanto mais distantes entre si os indivíduos são, maior a tendência a terem também ancestrais mais remotos, ou seja, possuírem parentesco mais distante.

Esses aspectos são muito importantes quando você está estudando genética ou ecologia de populações e no momento em que você está planejando ou realizando uma amostragem no campo.

Quantas populações tem uma espécie? A resposta, é claro, é que esse número varia (e bastante) de espécie para espécie. Existem espécies com uma ou bem poucas populações e outras espécies com dezenas, centenas ou talvez milhares de populações espalhadas ao longo de sua distribuição geográfica. Bom, então o número de populações depende da distribuição geográfica da espécie? Certo. Uma espécie com uma distribuição espacial muito restrita pode possuir, apenas, uma única população. Possivelmente existiriam barreiras de difícil transposição no entorno de sua área de distribuição que levariam a espécie a ficar limitada a uma determinada área, isto é, a ser endêmica da região. Espécies endêmicas, pela própria natureza de sua distribuição, são extremamente suscetíveis à extinção, pois o desaparecimento local da população determina, freqüentemente, a extinção da espécie, já que esta possui apenas uma ou poucas populações.

A constante fragmentação e destruição de parcelas consideráveis de nossos biomas tem provocado a redução de habitats e destruição de áreas de ocorrência de muitas espécies. Pensem, por exemplo, no caso da Mata Atlântica, onde restam, apenas, cerca de 5 a 8% de áreas de matas naturais. Tal parcela diminuta de floresta está na verdade dividida em fragmentos de mata de diferentes tamanhos cercados por matrizes de campos abandonados, pastos, plantações ou áreas urbanas, que seriam tipos de barreiras antrópicas. Os fragmentos da vegetação original (uma ilha ecológica com flora e fauna) estão agora isolados em maior ou menor grau uns dos outros (**Figura 1.2**). Para espécies que originalmente viviam no interior da mata, os indivíduos de cada fragmento podem ser considerados uma parte da população da área ou uma população local. Entretanto, estas populações locais não estariam totalmente isoladas, já que a cada geração alguns indivíduos são capazes de cruzar a matriz e dispersar para outros fragmentos. Mesmo não sendo populações verdadeiras pelo conceito genético, poderiam ser consideradas populações pelo conceito ecológico, já que neste caso sua área é arbitrária. Entretanto, como estas populações locais estão interligadas, suas dinâmicas no tempo e espaço também estão. Assim, costuma-se denominar o conjunto destas populações locais com graus variados de conexão como uma metapopulação.

Pesquisas desenvolvidas por um ecólogo da UFRJ, Dr. Fernando Fernandez, indicam que algumas espécies de mamíferos, incluindo primatas, se deslocam entre alguns desses fragmentos e destes para a mata contínua da Reserva Biológica de Poço das Antas. Mas, para outras espécies de mamíferos e invertebrados, a matriz que envolve tais fragmentos pode representar de fato uma barreira intransponível à sua dispersão, isolando tais populações dentro de cada uma daquelas ilhas de vegetação.



**Figura 1.2:** Fragmentos ou ilhas de vegetação existentes na Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim (RJ). Os fragmentos possuem no seu entorno uma vegetação herbácea com características gerais bem distintas e que sofrem, freqüentemente, incêndios, isolando e empobrecendo cada vez mais a biota dessas matas. (Foto de Ernesto B. Viveiros de Castro.)

Quantas espécies de animais e plantas (e vejam que é enorme a biodiversidade deste bioma) não estarão com suas distribuições reduzidas e às vezes com suas populações remanescentes separadas por barreiras antrópicas intransponíveis (endêmicas secundárias)? Quantas espécies já foram extintas sem que sequer soubéssemos que elas existiram? Bom, quanto mais cedo respondermos estas perguntas e implementarmos medidas para conter o desmatamento e o processo de degradação ambiental será melhor, mas vamos voltar a falar sobre fragmentação, endemismo e extinção, em uma outra aula.



### ATIVIDADE

1. Populações são muitas vezes interligadas, formando metapopulações. Pense como a construção de estradas cortando áreas naturais, a criação ou expansão de uma cidade, o desmatamento, os incêndios etc. podem afetá-las. Que tipos de organismos seriam mais sensíveis?

---

---

---

---

---

### RESPOSTA COMENTADA

*Eles podem provocar a modificação ou destruição de habitats, fragmentação dos ambientes e isolamento das populações.*

*Os organismos mais sensíveis seriam animais de grande porte, plantas ou animais endêmicos, animais pequenos e com sensibilidade a mudanças e/ou com pouco movimento, animais especialistas etc.*

## A RELAÇÃO ENTRE DISTRIBUIÇÃO E ABUNDÂNCIA

Será que espécies de ampla distribuição são também mais abundantes? Qual será a relação entre a distribuição geográfica de uma espécie e sua abundância? De fato, existem evidências de que há correlação positiva entre distribuição e abundância em grupos distintos como mariposas (**Figura 1.3**), aves ou plantas. O porquê de tal relação parece ter a ver com as características comportamentais/fisiológicas (movimento, dispersão etc.) ou ecológicas (especialista ou generalista) das espécies. Existem três hipóteses principais que procuram explicar essa relação, como veremos a seguir.

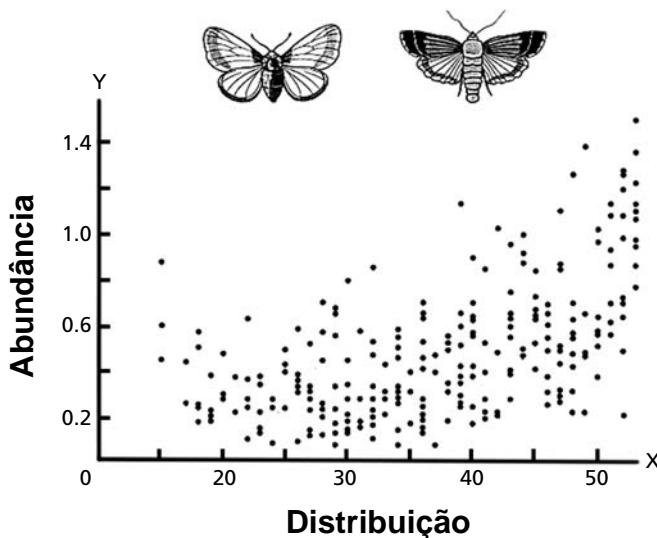
**Correlação positiva** – Diz-se quando uma determinada variável quantificável possui um comportamento que é dependente diretamente de outra variável, de modo que, quando esta aumenta ou diminui, da mesma forma, a primeira variável também tende a aumentar ou diminuir os seus valores. A probabilidade de essas variáveis apresentarem ou não correlação pode ser testada estatisticamente.

O modelo de especialização ecológica propõe que espécies que conseguem explorar uma faixa ampla de recursos, chamadas generalistas, tendem a ampliar sua distribuição e abundância. Por outro lado, existem espécies que exploram, apenas, uma estreita faixa de recursos, chamadas especialistas, e que por isso, freqüentemente, possuem distribuição restrita e abundância relativamente baixa.



O modelo de amostragem diz que a relação observada é um artefato de amostragem, uma vez que indivíduos de espécies raras são mais difíceis de serem encontrados do que os das espécies comuns. Assim, um estudo que faça uma amostragem pequena, superficial, encontrará poucos indivíduos em uma população de distribuição mais restrita e um número maior de indivíduos em espécies de maior distribuição.

O modelo de população local considera uma população dividida em vários grupos menores, manchas, entre as quais os indivíduos poderiam se movimentar. Como existem espécies que se movimentam mais ou menos entre essas manchas, espécies que se dispersam mais tenderiam a ser mais comuns e mais espalhadas do que espécies com menor mobilidade.



**Figura 1.3:** Relação entre distribuição e abundância para 263 espécies de mariposas britânicas. Distribuição é o número de sítios ao longo da Grã-Bretanha nos quais a espécie foi capturada. Abundância é uma média de indivíduos em todos os sítios. Cada ponto no gráfico representa uma espécie. (Retirado de GASTON, 1988.)

### ATIVIDADE



2. Analisando a **Figura 1.3** percebemos que, embora exista a tendência de espécies de distribuição mais ampla apresentarem maior abundância, muitas espécies com determinada distribuição apresentam abundâncias bem variáveis. Da mesma forma, espécies com uma dada abundância possuem amplitude de distribuições também bem variáveis. Como poderíamos explicar isto?

---



---



---



---



---

#### RESPOSTA COMENTADA

*A abundância e inúmeras outras variáveis ou parâmetros como a distribuição de uma população ou espécie estão relacionadas a vários fatores ou características, bióticas ou abióticas. Assim, uma espécie com ampla distribuição pode não ser, necessariamente, muito abundante devido a outros fatores que estariam restringindo muito mais a sua abundância do que a sua distribuição. Da mesma forma, é razoavelmente comum vermos espécies localmente muito abundantes mas com distribuição geográfica restrita.*

### COMO VARIA O TAMANHO DE POPULAÇÕES EM DIFERENTES ORGANISMOS

Bom, acho que já está claro aqui que uma medida importante que precisamos obter em um estudo de uma população é a sua abundância ou densidade (que é o número de indivíduos em relação a uma área ou volume). Vamos então ver agora como varia essa medida entre os diversos organismos na natureza e lembrar que, em geral, a delimitação de uma população ou de parte de uma população (chamada também deme) é uma decisão arbitrária do investigador. As características populacionais só podem ser medidas em relação a um grupo de organismos e nunca em relação a um indivíduo isoladamente e a densidade é uma das medidas mais importantes em um estudo de populações. Vamos ver nas próximas aulas outras características básicas de uma população, as quais influenciam e são influenciadas pela densidade, tais como: natalidade, mortalidade, emigração e imigração.

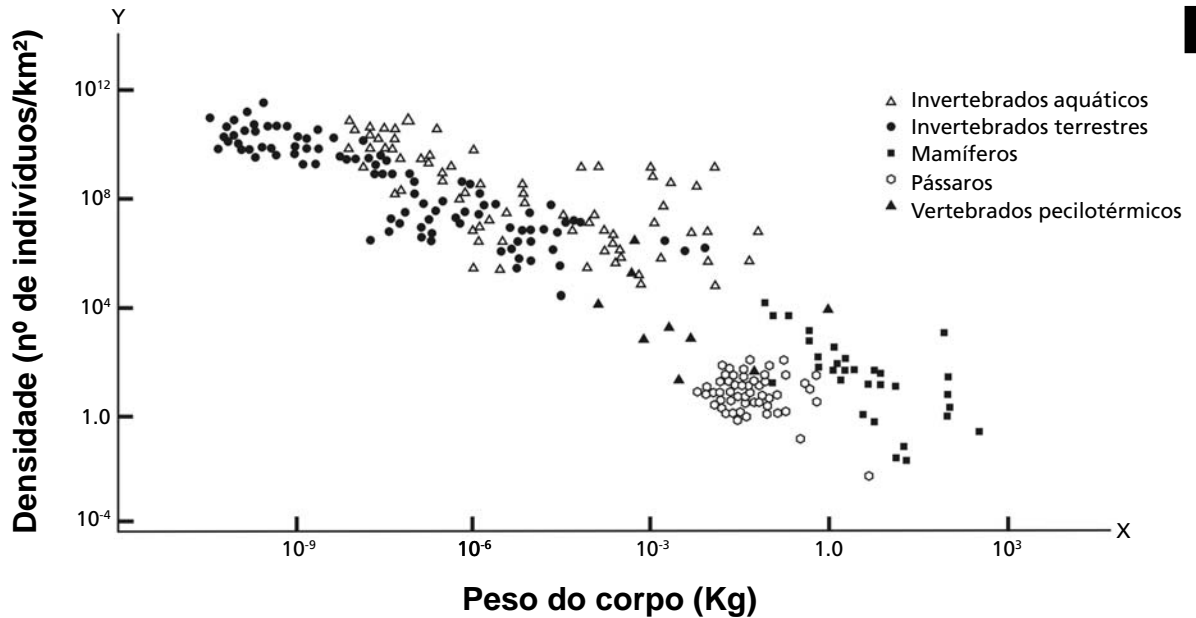
A densidade varia tremendamente entre os organismos na natureza e mesmo em uma espécie varia muito ao longo do tempo, notadamente entre estações do ano. Em um mesmo tamanho de área (por exemplo, 1km<sup>2</sup>) podemos ter alguns poucos animais de médio ou grande porte, dezenas ou centenas de pequenos mamíferos ou aves, ou ainda um número superior a milhões ou bilhões de artrópodes. Esse é um padrão bem geral, isto é, quanto maior o tamanho do corpo de uma espécie, menor tende a ser a sua densidade no ambiente (veja explicação mais detalhada sobre isto no capítulo sobre transferência de energia e biomassa na aula da disciplina Elementos de Ecologia e Conservação). A **Figura 1.4** mostra a relação bastante clara entre tamanho do corpo e abundância média de populações de 212 espécies de organismos **PECILOTÉRMICOS** e **HOMEOTÉRMICOS** da região temperada.

#### PECILOTÉRMICO (POIQUILOTÉRMICO)

Animais, geralmente de sangue frio, que não possuem capacidade de regular a sua temperatura corporal (ex.: répteis).

#### HOMEOTÉRMICO (ENDOTÉRMICO)

Animais, geralmente de sangue quente, que possuem a capacidade de manter temperatura corporal constante em face de variação no ambiente (ex.: mamíferos e aves).



**Figura 1.4:** Relação entre tamanho do corpo do animal e abundância média para 212 espécies de pecilotermos e homeotermos de região temperada. (Retirado de PETERS e WASSENBERG, 1983.)

#### ATIVIDADE



3. Observando a **Figura 1.4** é possível dizer que existe uma relação entre tamanho do corpo e abundância populacional nos organismos? Você tem uma explicação para este padrão?

---



---



---



---



---

#### RESPOSTA COMENTADA

*Sim. Vários organismos de grupos bem distintos apresentam essa relação, como é mostrada no gráfico. Tamanho do corpo possui relação com características bionômicas e ecológicas da espécie, tais como ciclo de vida, fecundidade, hábito alimentar etc. Basicamente, organismos pequenos tendem a apresentar potencial reprodutivo alto e requerem, individualmente, pequena quantidade de recursos, permitindo-lhes alcançar tamanhos populacionais grandes. Compare, por exemplo, esses parâmetros entre insetos, lagartos ou anfíbios e mamíferos.*



### ATIVIDADE

4. Faça a melhor correspondência dos termos de uma coluna com os da outra.

- |                        |   |
|------------------------|---|
| 1) Colônia e sociedade | ( ) Populações conectadas                 |
| 2) População           | ( ) Tipo de desova                        |
| 3) Bando               | ( ) Reprodução assexuada                  |
| 4) Metapopulação       | ( ) Grupos de indivíduos forrageando      |
| 5) Agregado            | ( ) Indivíduos organizados em castas      |
| 6) Clones              | ( ) Conjunto de indivíduos de uma espécie |

### RESPOSTA COMENTADA

4, 5, 6, 3, 1, 2. A coluna da esquerda mostra diferentes formas de arranjos de organismos como resultado do comportamento, organização ou reprodução desses organismos. Assim, um conjunto de indivíduos de uma mesma espécie vivendo em uma área forma uma população e quando existem populações em uma região onde ocorre movimentos ou fluxos de indivíduos entre elas, populações conectadas, trata-se então de uma metapopulação; muitas espécies têm um padrão de desova gregária, formando agregados de indivíduos; a reprodução assexuada produz indivíduos geneticamente idênticos, clones; muitos indivíduos de uma ou mais espécies, quando em atividade de forrageamento (busca de alimento), formam bandos; indivíduos organizados em castas, como formigas, abelhas, cupins (considerados insetos sociais), formam colônias muitas vezes densas (mas não se esqueça de que existem também muitas colônias que não possuem castas, isto é, não são espécies com organização social).

### CONCLUSÃO

Populações são definidas como um conjunto de indivíduos de uma espécie vivendo em uma determinada área. Os limites geográficos entre as populações ou grupos de indivíduos muitas vezes não são nítidos e, por isso mesmo, cabe ao investigador delimitar, arbitrariamente, a área de estudo de sua população. Quando dados empíricos de dispersão dos indivíduos e fluxo gênico entre os diferentes grupos de indivíduos são disponíveis essa delimitação fica mais realista. Algumas espécies reproduzem-se de maneira agregada, sexuada ou assexuadamente, formando colônias ou bandos, mas cada um desses grupos é, apenas, parte da população dessa espécie. Populações, em geral, são difíceis de terem todos os seus indivíduos contados e estudados. Tanto para fazer avaliações de seu tamanho quanto para estudos de outros parâmetros ecológicos precisamos fazer amostragens.

Existem espécies com distribuição bem restrita e outras que ocorrem em áreas mais extensas, às vezes cobrindo ambientes e regiões diferentes. Algumas dessas populações são isoladas geograficamente, enquanto outras são interligadas, isto é, possuem um fluxo (gênico) regular de indivíduos. Nesse último caso, chamamos ao conjunto dessas populações conectadas de metapopulações. O processo de fragmentação de nossos habitats isola cada vez mais grupos de indivíduos ou populações, reduzindo o fluxo entre eles e condenando-os à extinção.

## RESUMO

População é um nível de organização extremamente importante para o estudo da ecologia. Existem propriedades ou atributos que são próprios desse nível, como: densidade, natalidade, mortalidade, imigração e emigração. Existem organismos, com diferentes características ecológicas e reprodutivas, e às vezes é difícil a delimitação natural de uma população. Cabe então ao pesquisador estabelecer os limites, arbitrários, da população. A densidade de uma população é geralmente uma medida básica, calculada, freqüentemente, a partir de uma amostragem, e que varia bastante segundo características de cada organismo, bem como no espaço e no tempo.

## ATIVIDADES FINAIS

1. Por que é difícil definir espacialmente uma população ou uma metapopulação?

---



---



---

### RESPOSTA COMENTADA

*Porque os limites de distribuição entre elas são, as vezes, muito fluidos, isto é, difíceis de delimitar onde começa uma população e termina uma outra. Indivíduos de muitas espécies nascem em uma área, exploram outras áreas quando jovens e se acasalam e reproduzem não necessariamente nas mesmas áreas anteriores. Isso acarreta misturas ou fluxo de indivíduos de uma população para outra, tornando mais difícil a delimitação. Dessa forma, quando temos um grupo de indivíduos separado geograficamente de outros grupos da mesma espécie chamamos de população, e quando não existe uma barreira, isto é, ocorrem alguns deslocamentos de indivíduos de um grupo para o outro, consideramos que existe uma estrutura metapopulacional (populações conectadas).*

2. Por que precisamos, freqüentemente, utilizar amostragens para estudar a densidade entre outros parâmetros de uma população?

---

---

---

**RESPOSTA COMENTADA**

*São poucas as espécies em que é possível ao pesquisador observar, contar ou conhecer todos os indivíduos de uma população. Por isso, procura-se selecionar uma parte da população (amostra) para, por meio dela, conhecer os hábitos, o comportamento e a biologia dos seus indivíduos, bem como os habitats, a estrutura populacional e a densidade dessa população.*

3. Por que espécies endêmicas preocupam mais os especialistas em preservação de espécies?

---

---

---

**RESPOSTA COMENTADA**

*Como elas ocorrem apenas em áreas restritas, a fragmentação ou a destruição dessas áreas põem diretamente em risco a sobrevivência dessas espécies. Como elas só ocorrem em uma região, a extinção local dessas populações significa a extinção da espécie como um todo.*

## AUTO-AVALIAÇÃO

Você deve saber definir uma população, separando-a de outros níveis de organização, como comunidade, mas, ao mesmo tempo, compreender as dificuldades de delimitá-la na Natureza. Você poderia enumerar razões pelas quais a população é tão importante como unidade ecológica e evolutiva na Natureza? Você entendeu qual é a relação entre a densidade de uma população, o tamanho corporal dos indivíduos e a sua distribuição geográfica? Você entendeu por que essa relação ocorre? Se você compreendeu todos esses aspectos, muito bom, mas se você tem ainda muitas dúvidas, procure rever o assunto, inclusive com a ajuda do seu tutor, pois esses conceitos são muito importantes daqui para a frente.

# Estimativa de tamanho populacional por captura, marcação e recaptura (estimador de Lincoln-Petersen)\* – Prática

## AULA 2

### Meta da aula

Apresentar um método de estimativa de tamanho de uma população.

## objetivos

Ao final desta aula, você deverá ser capaz de:

- Estimar o tamanho de uma população pelo método de captura, marcação e recaptura.
- Avaliar as premissas e limitações de seu uso.

### Pré-requisitos

Você vai precisar conhecer bem o conteúdo da Aula 1 desta disciplina. Procure também reler a Aula 2 de Elementos de Matemática e Estatística, principalmente, a aplicação do teste t de Student.

\* Esta aula teve como base um exercício prático ministrado na disciplina Ecologia Básica do curso de Ciências Biológicas da UFRJ, organizado pelos professores Margarete Valverde de Macedo, Pedro R. Peres-Neto e Érica P. Caramaschi.

## **INTRODUÇÃO**

O estudo da dinâmica de uma população compreende, normalmente, a avaliação de vários parâmetros entre os quais a densidade é aquele mais básico e fundamental. Como raramente é possível fazer a contagem de indivíduos de toda a população, visto que isto envolve dificuldades e custo operacional muito grandes, esse parâmetro é obtido, normalmente, por meio de estimativas.

Existem vários métodos para se fazer uma estimativa do tamanho de uma população, mas o que é mais conhecido é o método de captura, marcação e recaptura (CMR). Todas as estimativas como esta são passíveis de erros (o que acontece, inclusive, com a contagem exaustiva). Assim, o pesquisador deve procurar entender com detalhes o método escolhido e aplicá-lo corretamente seguindo as suas premissas de modo a aumentar a confiabilidade e precisão de sua avaliação.

A utilização da CMR é mais adequada para organismos com relativa mobilidade, pois isso possibilita a mistura rápida dos indivíduos marcados no restante da população. Da mesma forma, as técnicas utilizadas na captura e marcação e o tempo para recaptura variam de acordo com o organismo e, por isso, a escolha dependerá da experiência e do conhecimento específico do pesquisador.

## **COMO FUNCIONA ESSA ESTIMATIVA?**

A idéia básica da estimativa é simples. Em uma primeira amostragem ( $n_1$ ), você captura, marca e solta os indivíduos e, momentos depois, faz uma segunda amostragem ( $n_2$ ). Caso nessa segunda amostragem grande parte dos indivíduos seja composta daqueles já marcados ( $m_2$ ), você deve ter amostrado uma grande proporção da população já na primeira amostragem. Por outro lado, caso nessa segunda amostragem você tenha encontrado uma pequena proporção de indivíduos já marcados, isto significa que aquela quantidade que você marcou é uma fração pequena da população total. Assim, o tamanho estimado de sua população deve estar bem acima da quantidade de indivíduos capturados na primeira amostragem.

$$\text{Assim,} \quad \frac{m_2}{n_2} = \frac{n_1}{N}$$

$$\text{Ou,} \quad N = \frac{n_1 \cdot n_2}{m_2}$$



Onde,

$N$  = estimativa do tamanho da população

$n_1$  = número de indivíduos capturados e marcados na primeira amostragem

$n_2$  = número de indivíduos capturados na segunda amostragem

$m_2$  = número de indivíduos recapturados

A estimativa feita por meio dessa fórmula recebe o nome de estimador (às vezes chamada de índice) de Lincoln-Petersen (FERNANDEZ, 1995). São necessárias três premissas básicas para que possamos usar com sucesso essa estimativa. São elas:

1. A população deve ser fechada para efeitos de sua estimativa, ou seja, o período entre as duas amostragens deve ser curto de modo a não ocorrerem nascimento, morte, emigração ou imigração de indivíduos. Portanto, teoricamente, a população não deverá sofrer variação numérica durante o período entre as amostragens.

2. Deve haver igual capturabilidade dos indivíduos. A técnica de captura utilizada deve considerar a existência de possíveis variações no comportamento relacionadas, por exemplo, ao sexo, à idade ou ao tamanho dos indivíduos estudados.

3. Os animais marcados devem “diluir-se” aleatoriamente na população em estudo. Além disso, tanto a captura como o tipo de marcação escolhidos não podem alterar a sua probabilidade de captura.

As técnicas de marcação individual variam muito, mesmo dentro de um mesmo grupo de organismos. Para insetos, frequentemente são utilizadas canetas marcadoras, coloridas ou não, com as quais se escreve, em geral na asa, o número do indivíduo. Em alguns casos os insetos são pintados em posições e cores diferentes de modo a obter-se uma combinação de números de marcações adequadas ao tamanho amostral. Em outros animais podem ser utilizadas também anilhas (pássaros), inserção de placas numeradas (répteis e mamíferos), amputação de segmentos de dedos (mamíferos), entre outras técnicas. Em todas as técnicas utilizadas tanto de marcação como de captura deve-se obedecer ao princípio de não-interferência no comportamento e sobrevivência do organismo, de tal forma que as chances de uma nova captura deste sejam aproximadamente iguais às de qualquer outro indivíduo não marcado.

## VAMOS VER EM UM EXEMPLO COMO PODEMOS UTILIZAR ESSA ESTIMATIVA

Se capturarmos e marcarmos 300 animais na primeira amostragem ( $n_1$ ), e 250 na segunda amostragem ( $n_2$ ), dentre os quais 70 estavam marcados ( $m_2$  indivíduos recapturados), temos que o tamanho da população é:

$$N = \frac{300 \cdot 250}{70} = 1071,4$$

Como vimos anteriormente, em uma contagem exaustiva nós podemos cometer erros, e em se tratando de uma estimativa baseada em uma amostragem, é claro que a incerteza é ainda maior. Será que podemos medir o erro possível ao fazermos tais estimativas? Como podemos reduzir esse erro e assim aumentarmos nossa precisão? Bom, em primeiro lugar, devemos calcular o erro  $EP_n$  associado à estimativa de  $N$  da seguinte forma:

$$EP_n = \sqrt{\frac{n_1 \cdot n_2 \cdot (n_1 - m_2) \cdot (n_2 - m_2)}{m_2^3}}$$

Substituindo-se os termos pelos valores de nossa amostragem, temos:

$$EP_n = \sqrt{\frac{300 \cdot 250 \cdot (300 - 70) \cdot (250 - 70)}{70 \cdot 70 \cdot 70}} = 95,14$$

Observe que quanto maior o número de animais recapturados ( $m_2$ ), menor o erro da estimativa ( $EP_n$ ). A título de exemplo, imagine que obtivéssemos na segunda amostra 140 indivíduos marcados. Nesse caso,  $EP_n = 21,93$ . Desse modo, devemos tentar capturar o maior número possível de indivíduos na primeira amostra para maximizar o número de recapturas na segunda amostra e, assim, melhorar a nossa estimativa. Note que a probabilidade de captura de um animal marcado está associada ao número de indivíduos inicialmente marcados na primeira amostra. Assim, como é de se esperar, o erro associado é função inversa do tamanho da amostra.

A partir do erro padrão da estimativa de  $N$ , podemos calcular o intervalo de confiança  $IC_n$  para a estimativa do tamanho da população como:

$$IC_n = N \pm t \cdot EP_n$$

Nessa equação,  $t$  é o valor do  $t$  de Student para o intervalo de confiança desejado com grau de liberdade infinito ( $t = 1,96$  para um intervalo de confiança de 95%,  $t = 2,58$  para um intervalo de confiança de 99%). Veja mais explicações sobre este teste na Aula 2 de Elementos de Matemática e Estatística).

Considerando um intervalo de confiança de 95% temos:

$$IC_n = 1071,4 \pm 1,96 \cdot 95,14 = 1071,4 \pm 186$$

Desse modo, poderíamos dizer com 95% de chances de estarmos certos (ou com probabilidade  $P$  menor que 0,05 de estarmos errados) que o tamanho de nossa população deverá estar entre 885 e 1.258 indivíduos.

## CONCLUSÃO

Você percebeu que um dos métodos mais usuais para fazer estimativa do tamanho de uma população é o método de captura, marcação e recaptura, por meio do estimador de Lincoln-Petersen. Existem várias premissas para utilização do método, de maneira a se conseguir uma estimativa mais próxima possível do tamanho real da população. Podemos concluir que o esforço para maximizar as capturas nas duas séries de amostragens é importante para uma boa estimativa. Percebeu também que caso haja muitos nascimentos, mortes, imigrações ou emigrações e também problemas na marcação dos indivíduos, a sua estimativa vai refletir esses problemas e poderá produzir, muitas vezes, distorções nos seus resultados.

## RESUMO

O estimador de Lincoln-Petersen permite o conhecimento do tamanho aproximado de uma população. Para que sua estimativa seja bem-feita, é necessário atender a algumas premissas, entre as quais 1) captura e marcação cuidadosas para não alterar a probabilidade de captura dos indivíduos; e 2) mistura desses indivíduos na população. A partir do erro-padrão da estimativa pode-se calcular o intervalo

de confiança do tamanho de sua população. Por meio do exercício prático, você também pode verificar que a sua estimativa pode ser mais ou menos precisa, dependendo do tamanho de sua amostra.

### ATIVIDADE FINAL

1. Separar dois sacos plásticos de aproximadamente 15 x 20cm e, em um deles, colocar cerca de 300g de feijão-preto. No outro colocar 100g de feijão-carioquinha ou equivalente no tamanho ao feijão-preto, mas de cor diferente deste.
2. Retirar de um a três copinhos de café cheios de feijão-preto, contar os feijões -pretos dos copinhos e substituí-los por igual número de feijões-carioquinhas (ou outro escolhido). O feijão-carioquinha será utilizado nesta prática como se fosse o feijão-preto marcado.
3. Misturar os feijões agora marcados (carioquinha) ao recipiente com feijões -pretos, homogeneizando o conteúdo.
4. Retirar novamente o mesmo número de copinhos de feijão, contando o número de feijões-pretos e carioquinha (recapturados).
5. Estimar o tamanho da população (de feijões-pretos) no recipiente, calculando o seu erro-padrão e o intervalo de confiança.
6. Contar o número total de feijões (tamanho real da população) que havia no recipiente inicialmente.
7. Comparar a sua estimativa e intervalo de confiança com o tamanho real da população.
8. Discutir os resultados encontrados. Combinar com alguns de seus colegas para fazerem juntos esta prática. Dessa forma, cada um poderia fazer sua estimativa, utilizando amostras de tamanhos diferentes, por exemplo de 2, 3, 5 ou mais copinhos de feijão. Comparar e discutir os resultados encontrados com seus colegas, na plataforma, e com seu tutor.
9. O que aconteceria com sua estimativa caso houvesse a violação dos pressupostos que: a) a captura e a marcação não afetam a sobrevivência do indivíduo; b) não há nascimentos e imigração; c) não há mortes e emigração; d) há mistura dos indivíduos marcados.

**RESPOSTA COMENTADA DO ITEM 9**

- a) Se a captura ou marcação reduz a sobrevivência do indivíduo, então menores são as chances de recaptura daquele indivíduo. Logo, haverá uma superestimativa do tamanho da população, pois a proporção de recapturas será pequena.
- b) Caso ocorram nascimentos ou imigrações durante o período de capturas, estarão entrando na população muitos indivíduos novos, que não estavam presentes para a marcação na primeira captura. Isso aumenta a proporção de indivíduos não-marcados na segunda captura, ou seja, reduz a proporção de recapturas. Da mesma forma que na pergunta anterior, nascimento e imigração provocam a superestimativa do tamanho da população.
- c) Caso haja a violação desse pressuposto, isto é, ocorram mortes e emigração, a tendência da estimativa vai depender da proporção de indivíduos mortos ou que emigraram marcados. Se a proporção destes últimos indivíduos for maior do que a proporção de marcados existentes na população, então haverá uma superestimativa da população e, caso contrário, haverá uma subestimativa.
- d) Indivíduos marcados devem ter mesmas chances de recaptura do que a captura de indivíduos não-marcados. Se não ocorre mistura dos indivíduos marcados, as chances de captura desses indivíduos podem aumentar, produzindo uma subestimativa do tamanho da população.

**AUTO-AVALIAÇÃO**

Se você compreendeu como o estimador de Lincoln-Petersen permite avaliar o tamanho de uma população e por que é necessário atender a suas premissas, já possui uma boa base teórica sobre o método de CMR. Se você fez o exercício e encontrou, em sua estimativa, valores bem próximos ao número efetivo de feijões na sua "população," então você utilizou corretamente esse estimador. Você agora está em condições de avaliar um dos parâmetros principais e mais básicos para estudo de uma população.



# Técnicas mais usuais de amostragem de organismos para estudos de populações e comunidades

## Meta da aula

Descrever as principais técnicas de amostragem para diferentes organismos.

Ao final desta aula, você deverá ser capaz:

- Identificar e descrever técnicas de amostragens mais utilizadas para os principais grupos de organismos.
- Aplicar algumas técnicas de amostragem de organismos.

## Pré-requisitos

É importante para um melhor aproveitamento desta aula que você tenha conhecimento dos conteúdos existentes nas disciplinas básicas de Zoologia, da Aula 3 de Elementos de Ecologia e Conservação e da Aula 1 desta disciplina.

## **INTRODUÇÃO**

Existem medidas de densidade absoluta quando você obtém um número que reflete diretamente o tamanho de sua população, ou que você pode estimá-lo através dele. Já densidade relativa da população é uma medida que serve para comparação com medidas obtidas de outras populações ou da mesma população em épocas distintas. Neste último caso, podemos dizer através da densidade relativa, apenas, que uma população é maior ou menor do que outra ou que aumentou ou reduziu sua densidade em uma dada magnitude. Em muitos casos, esta informação é suficiente para o propósito do estudo em questão.

A densidade absoluta pode ser obtida através da contagem total dos indivíduos ou utilizando-se de algum método de amostragem. Espécies de grande porte são mais facilmente visíveis e encontráveis e, geralmente, ocorrem em menor número em uma área. Por isso, os indivíduos dessas espécies podem muitas vezes ser contados diretamente. Isto significa contar integralmente os indivíduos de uma população em uma área. Mas são poucos os exemplos de espécies que podem ter a abundância total de sua população avaliada dessa forma. Entre esses podemos citar o caso de populações humanas que são submetidas a censos anuais e outros vertebrados tais como girafas, elefantes e leões que são facilmente contáveis por pesquisadores utilizando-se de viaturas terrestres ou mesmo aeronaves.

Contudo, para a imensa maioria dos organismos, o pesquisador tem acesso, apenas, a uma pequena parcela da população e, desta forma, deve usá-la como parâmetro de avaliação relativo ou, como amostra para estimar a população total (veja por exemplo o método de captura, marcação e recaptura na Aula 2). Em alguns casos os organismos são facilmente obtidos e contados em uma pequena área como no método dos quadrats. Em outros, o pesquisador tem que lançar mão de diferentes métodos de captura dos mesmos. Esses métodos são naturalmente bem diversos na medida da grande quantidade de espécies e enorme variedade de tamanhos e hábitos dos organismos. Em geral, tais métodos envolvem a obtenção/captura de indivíduos de diversas espécies, ao mesmo tempo, e por isso são apropriados, também, para estudos de comunidades. Por razões óbvias (existe, provavelmente, mais de uma centena de técnicas), vamos descrever a seguir, de acordo com o grupo taxonômico, apenas, algumas técnicas mais conhecidas e utilizadas.



### Armadilha de queda (*pitfall*)

Recipiente (colorido ou não) colocado no solo dentro do qual se põe uma solução com detergente dissolvido em água. Utilizam-se, em geral, potes cilíndricos (tipo garrafa pet cortada ao meio, pote de sorvete, ou mesmo, um balde) que são enterrados no chão, deixando-se a sua boca faceada com a superfície do solo de tal maneira que indivíduos caminhando pelo chão cairiam dentro do recipiente e, sem a tensão superficial da água, ficariam retidos ao fundo do mesmo. É aconselhável o uso de um recipiente de fácil padronização para que se possa relacionar os valores encontrados de abundância da espécie com a área do mesmo. Sobre o recipiente, opcionalmente, pode ser colocado uma tela, para que o animal possa alcançar a isca (existem modelos sem o uso de isca, onde a captura é mais casual, menos direcionada) e uma prancha de madeira para evitar o acúmulo de água ou a queda de detritos dentro do recipiente. A natureza da isca depende do grupo de invertebrados de interesse, sendo utilizados matéria orgânica de origem vegetal ou animal.

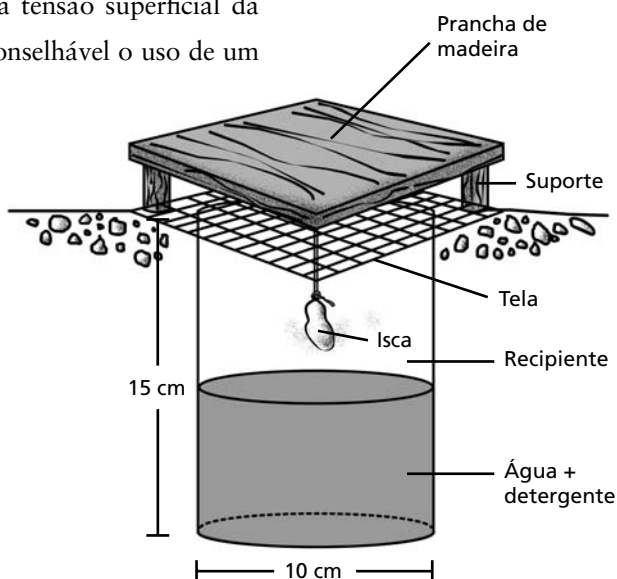


Figura 3.1

### Rede entomológica

Existem modelos de redes ou puçás adequados para captura de borboletas ou mariposas em voo ou ainda para arrasto em vegetação flexível (campo de gramíneas ou ervas anuais) para captura dos insetos. Pode-se avaliar a abundância de um organismo pelo número de lances de captura com a rede ou de acordo com o tempo utilizado na captura.

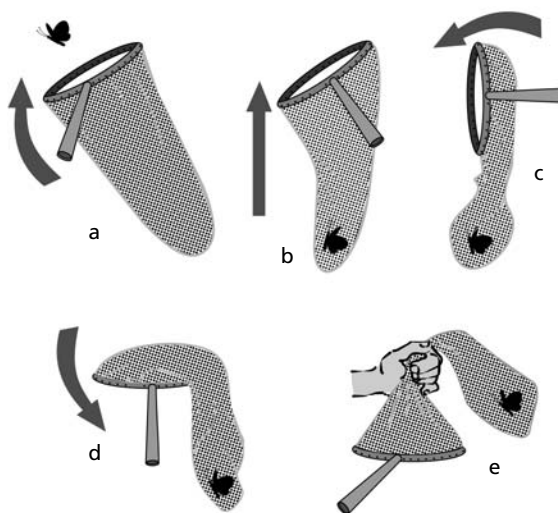


Figura 3.2

### Armadilha luminosa

Existem vários modelos, alguns dotados de artefatos para capturar os insetos, confinando-os em um frasco morteiro, e outros, semelhantes ao da

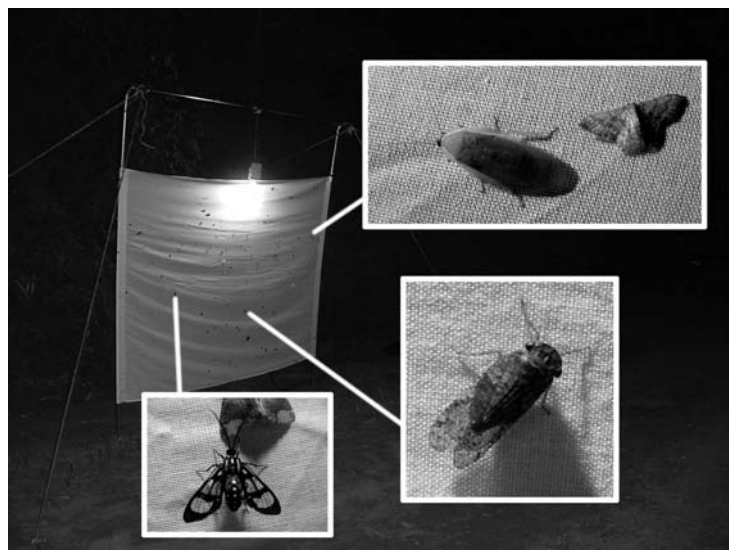


Figura 3.3

**Figura 3.2.** Este último consiste de um lençol iluminado por uma lâmpada mista que atrai os insetos, os quais deverão ser coletados manualmente e armazenados de acordo com o táxon de cada um. Existem outros modelos de armadilha luminosa nos quais os insetos atraídos pela luz atingem um recipiente contendo substância mortífera. Neste caso o pesquisador planeja a retirada dos animais capturados e mortos no recipiente da sua armadilha a cada período, por exemplo, de 12 ou 24 horas.

### Funil de Berlese

É um extrator de pequenos invertebrados (mesofauna de solo) que vivem no folhiço ou serapilheira. Consiste em um funil, com uma lâmpada

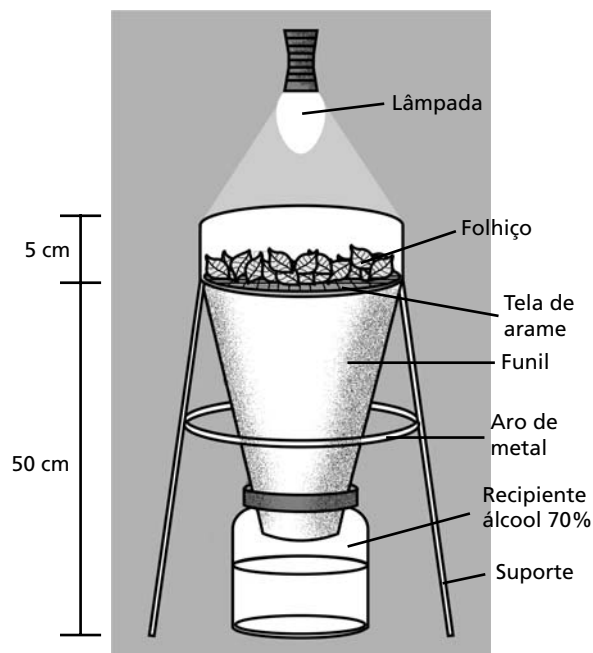
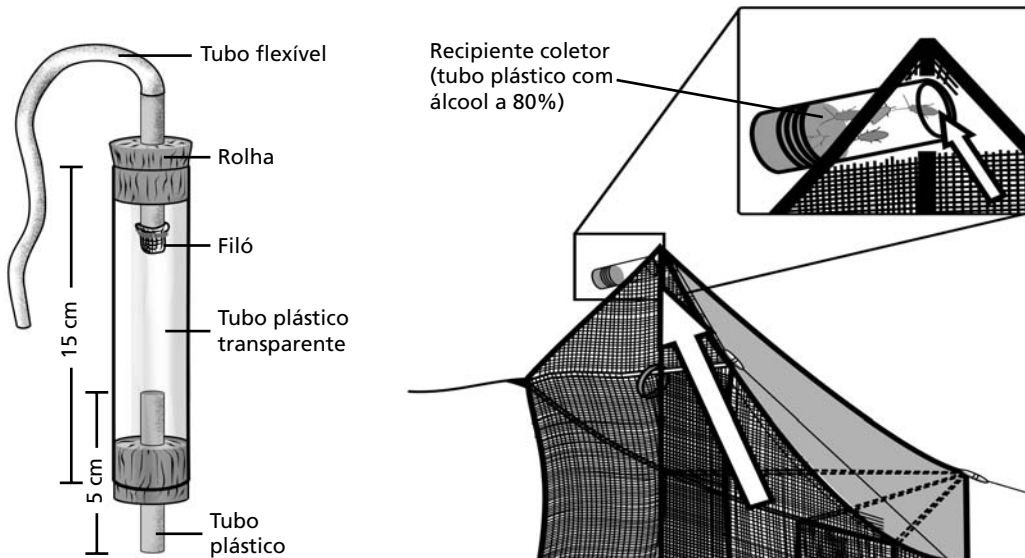


Figura 3.4

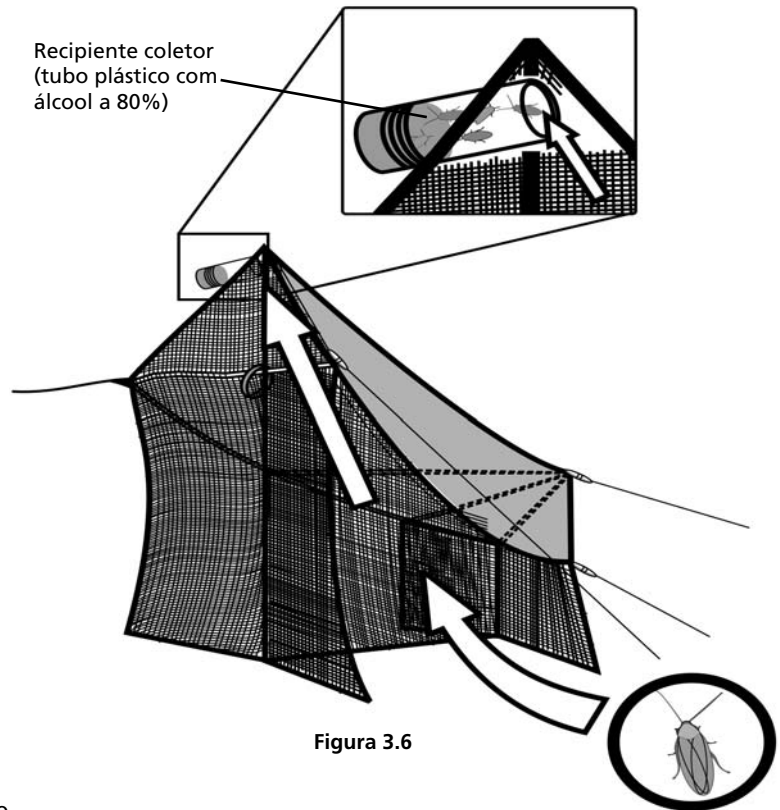
sobre ele, que, pelo efeito luminoso, aumento de temperatura e ressecamento do folhiço, provoca a migração dos organismos contidos no folhiço para o fundo do funil. Aí se coloca uma tela que, transposta pelos organismos, acarretará a queda dos mesmos em uma solução a base de álcool. Com esse método são obtidas muitas espécies de grupos bem distintos de invertebrados, o que os torna adequados também para estudos tanto de populações quanto de comunidades. A abundância de indivíduos obtida deverá ser relacionada com o volume, área ou biomassa de folhiço amostrado.

Como os invertebrados terrestres são os organismos amplamente mais diversificados do planeta, existem dezenas de técnicas, com inúmeras

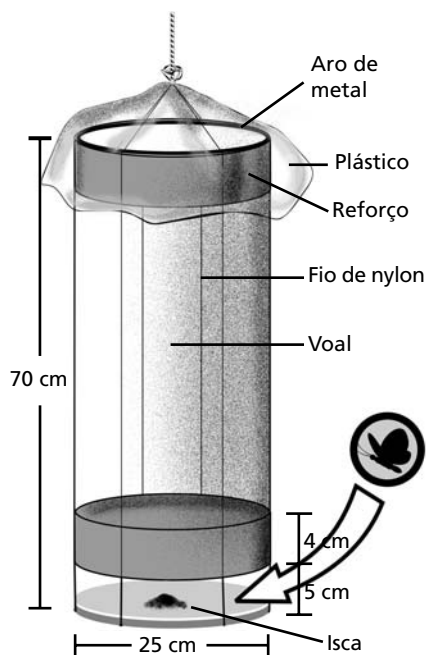
variações, para amostragem desses organismos. Em particular para os insetos, grupo mais representativo dos invertebrados terrestres, existem ainda outras técnicas bastante utilizadas, tais como: frasco aspirador (**Figura 3.5**, para pequenos insetos), armadilha de Malaise (**Figura 3.6**) e arapucas (**Figura 3.7**, cilindro telado com uma abertura inferior, no fundo do qual é colocada uma isca, normalmente, composta de frutas fermentadas).



**Figura 3.5**



**Figura 3.6**



**Figura 3.7**

No caso da Malaise, deve-se posicionar a abertura da armadilha no sentido dominante do vento de modo que o cheiro da isca possa atrair os insetos para dentro dela. O frasco coletor deve ser colocado no topo da armadilha e conter alguma substância para reter e conservar os insetos capturados, como o álcool a 80%. Como isca, pode-se utilizar frutas fermentadas, sardinha ou fezes, dependendo do grupo de insetos estudado. Como muitos indivíduos ficam aderidos na tela da armadilha, é necessário também a coleta manual dos mesmos.

## INVERTEBRADOS AQUÁTICOS

### Busca-fundo

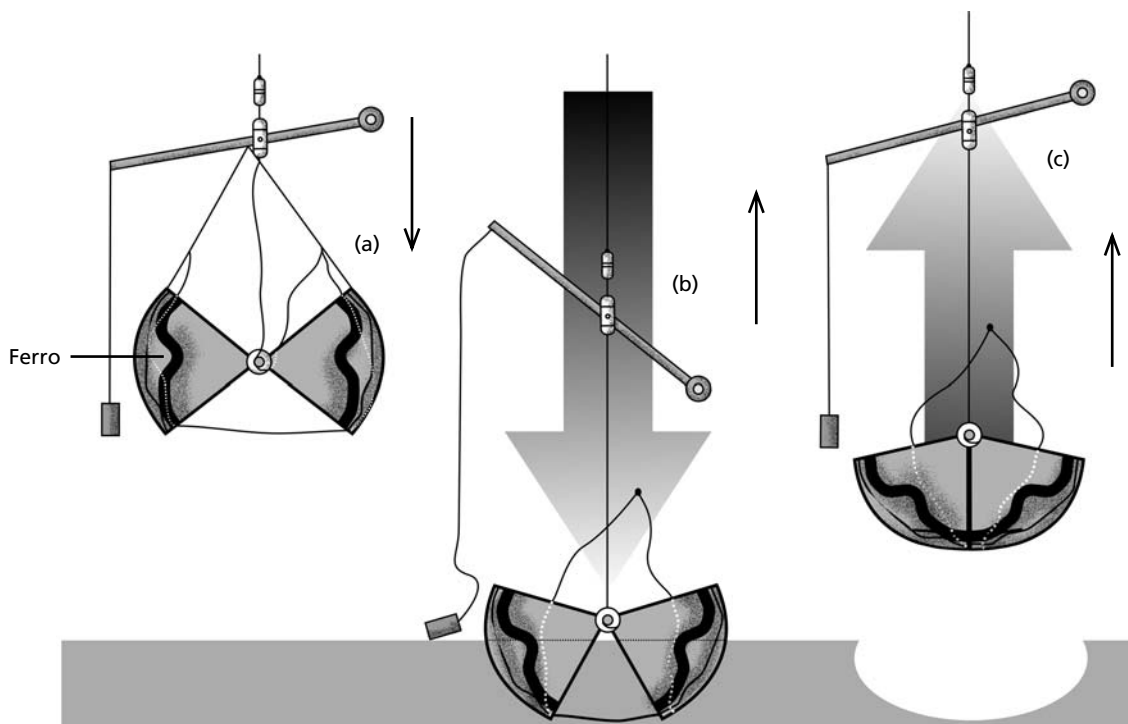
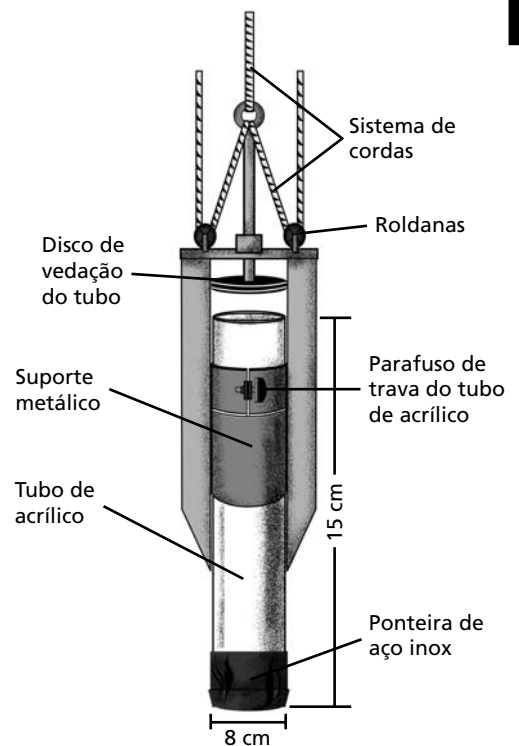


Figura 3.8

Este equipamento, como o de coluna de sedimentos, retira parte do substrato (habitat) dos organismos coletados. É utilizado em ambientes marinhos e continentais. Consiste de uma caixa metálica, presa a um cabo de aço, que é lançada para o fundo do corpo d'água com as faces laterais abertas (mantidas assim por molas), como se fossem mandíbulas (Figura 3.8.a). Ao chegar ao fundo com velocidade, a estrutura penetra no substrato (Figura 3.8.b). Nesse momento, um peso metálico (mensageiro), preso ao cabo de aço, é lançado da superfície e aciona as molas de forma que as mandíbulas se fechem, aprisionando uma porção do substrato dentro da caixa (Figura 3.8.c). Esta é, então, içada para a superfície, a amostra de substrato é pesada e os organismos são separados e contados com o auxílio de peneiras de malhas decrescentes. A densidade é dada pelo número de indivíduos por unidade de peso ou volume de substrato.

### Amostrador de sedimentos (Corer)

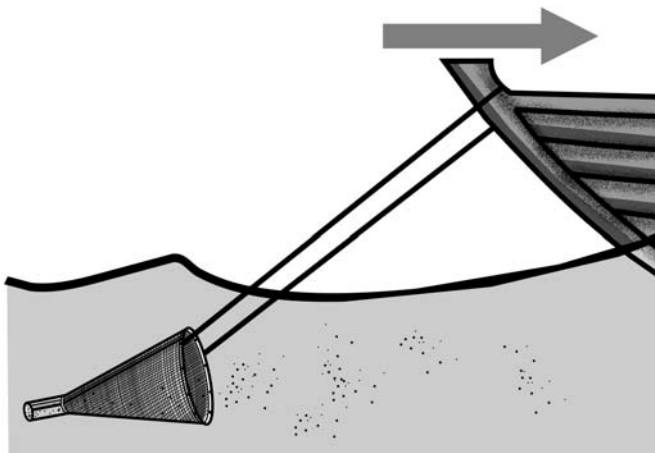
Consiste em um cilindro, aberto nas porções superior e inferior, que é enterrado no substrato, aprisionando uma porção do sedimento e dos organismos que o habitam. A porção superior é tampada ao ser retirado o cilindro com o sedimento. Caso a amostragem esteja envolvendo a coluna d'água, a água é retirada e seu volume medido antes de os organismos serem peneirados, por meio de uma série de redes de plâncton com malhas decrescentes. Da mesma forma, o sedimento é retirado e o procedimento é semelhante ao descrito para o busca-fundo. Os organismos são identificados e contados e a densidade é dada pelo número de indivíduos por unidade de volume.



**Figura 3.9:** Modelo de Corer. (Modificado de Figueiredo Barros *et al.*, 2005.)

### Funil ou rede de plâncton

Este equipamento é utilizado para a captura de organismos na coluna d'água através de um arrasto feito por embarcação motorizada, ou, no caso de rios, presa a um ponto fixo ao sabor da correnteza. Consiste em um funil feito com um aro de metal que sustenta uma rede cônica de malha muito fina (300 micrômetros) capaz de reter microcrustáceos, rotíferos, larvas de peixes, e outros organismos minúsculos, que são “lavados” para dentro de um copo removível instalado na porção final do cone. A área da rede, o tempo e extensão do arrasto e a velocidade (constante) do barco durante o mesmo são dados importantes para essa amostragem. A densidade é dada em número de organismos da espécie por  $m^3$ .



**Figura 3.10**

### Rede ou amostrador de Surber

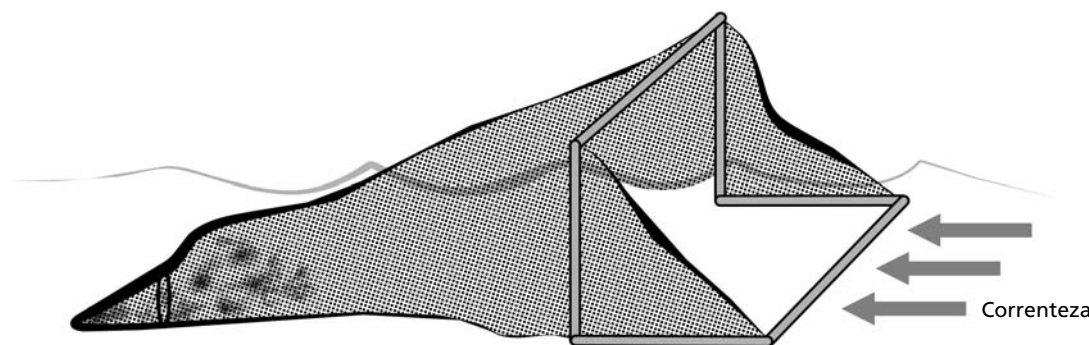


Figura 3.11

Este equipamento é utilizado em rios rasos, de fundo pedregoso. Consiste em uma estrutura metálica quadrada que emoldura uma área conhecida (em geral  $0,1\text{m}^2$ ) e que possui, preso num dos lados, um funil de rede de plâncton com copo removível no final. O equipamento é colocado contra a correnteza, com a rede mantida esticada a jusante. A área dentro do quadrado é então revolvida com as mãos, sendo pedras e seixos cuidadosamente examinados para retirada de organismos aderidos. A correnteza carrega os organismos removidos para dentro da rede e estes são posteriormente identificados e contados. A densidade é dada por número de indivíduos por unidade de área.

## INVERTEBRADOS DE COSTÃO

### Quadrats

Como muitas espécies de invertebrados que vivem nesses habitats, por exemplo cracas e mexilhões, são sedentárias, é comum o uso de quadrats, com subdivisões, para contagem do número de organismos. Veja detalhes desse método um pouco adiante na descrição feita para amostragem de plantas terrestres.

### Peixes

Peixes e outros vertebrados aquáticos, tais como golfinhos, peixes-boi, tartarugas, podem ser contados por “avistamento”, ou seja, contados por observação direta do pesquisador, muitas vezes com uso de máscara e respiradouro. O pesquisador deve delimitar a área de observação e ser capaz de reconhecer as espécies visualmente. Para amostragem de peixes,

quando esta requer captura, são utilizados métodos passivos e ativos (Figuras 3.12 e 3.13). Métodos passivos são aqueles em que o próprio animal viabiliza sua captura, entrando por abertura voltada para jusante em armadilhas com iscas, como covos (Figura 3.12.a), ou ao emalhar-se quando encontra em seu caminho redes-de-espera armadas (Figura 3.12.b). Nos métodos ativos, o pesquisador remove o peixe de seu habitat utilizando redes de arrasto (Figura 3.13.a) e peneiras (Figura 3.13.b) (ou redes de mão). Com ambos os métodos é possível fazer uma padronização do tempo empregado (horas) e da área do equipamento utilizado (metros quadrados) na chamada “captura por unidade de esforço” (CPUE), que permite a obtenção de abundâncias relativas.

### Aves e morcegos

Pode ser feita por observação direta com uso de binóculo para contagem de aves (depende de experiência do observador) ou através de captura com rede de neblina para ambos os grupos. No caso de observação direta, o observador experiente tem que reconhecer visualmente a espécie estudada e através de uma varredura em uma área determinada contar o número de pássaros existentes e relacioná-los ao tempo ou área de observação. No caso de pássaros territoriais, o investigador tem mais facilidade de contagem, uma vez que o pássaro é mais sedentário (defende território) e utiliza, freqüentemente, o canto como comportamento de marcação de território. A rede de neblina, uma rede com malha muito fina, quase invisível, geralmente de cor preta, é colocada transversalmente ao chão, em local e horário de passagem do grupo animal estudado. Após a colocação, o investigador faz vistorias periódicas para verificar os animais capturados, anotar as características dos mesmos (normalmente, sexo, idade, peso, fase reprodutiva etc.) e liberá-los, com ou sem marcação.

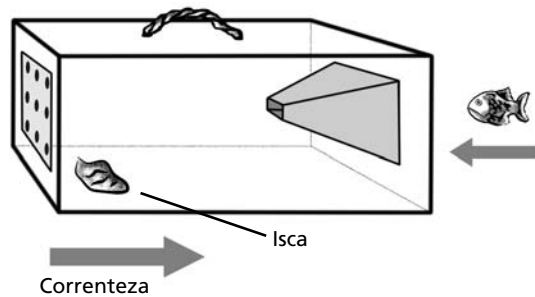


Figura 3.12.a

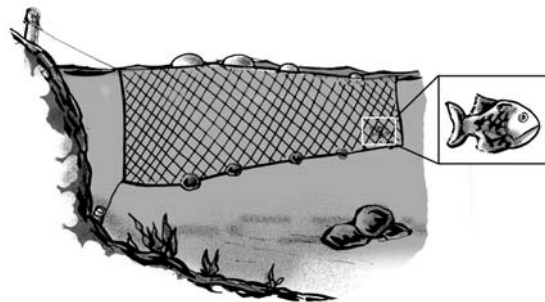


Figura 3.12.b

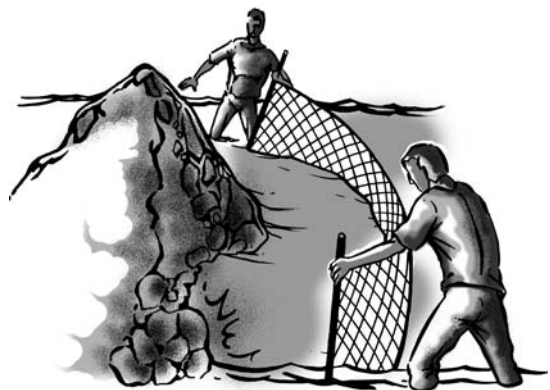


Figura 3.13.a



Figura 3.13.b

## MAMÍFEROS

### Armadilhas tipo alçapão

Usadas basicamente para os pequenos mamíferos (menores que 3kg). São armadilhas que capturam o animal vivo (em oposição a ratoeiras, por exemplo), atraindo-o para a armadilha com uma isca. Os modelos mais usados no Brasil são do tipo *Tomahawk* e *Sherman* (Figura 3.14, Tomahawk – à esquerda, Sherman – à direita). São colocadas de forma regular, freqüentemente, com espaçamento de 20m entre pontos de a armadilhagem. Em cada ponto pode ser colocada uma armadilhagem de cada tipo, para capturar animais de tamanhos ou preferências diferentes, assim como armadilhas em diferentes alturas da vegetação.



Figura 3.14

### Armadilha de queda (*pitfall*)

São usadas para pequenos mamíferos e outros vertebrados terrestres (lagartos, cobras, anfíbios). O modelo de armadilha segue, no geral, o utilizado para invertebrados, porém, no caso de vertebrados são usados baldes, ou recipientes maiores, com capacidade de 15 litros ou mais. Costuma-se adicionar iscas ou “linhas-guia”, que conduzem ou direcionam os animais à armadilha de queda e aumentam muito sua eficiência. As linhas-guia são, portanto, como cercas convergentes formadas por divisórias de filó ou outro tecido fino que partem da borda da armadilha de queda, de até 3m de comprimento por 0,5m de altura. O tecido é estendido verticalmente com o auxílio de estacas e a base deve ser enterrada no solo.



## Observação direta

Método usado mais freqüentemente para mamíferos de médio e grande portes, diurnos, mas também usado ocasionalmente para animais noturnos e pequenos mamíferos.

## Armadilhas de pegadas e fotográficas

As armadilhas de pegadas mais simples envolvem apenas preparar o substrato de modo que fiquem marcadas com detalhe as pegadas dos animais que passarem por ali. Frequentemente é utilizada argila no substrato. Armadilhas fotográficas consistem em uma câmara fotográfica simples ligada a um sensor de movimento. O sensor dispara a câmara quando um animal é detectado numa região focada. A foto permite a identificação mais precisa da espécie, e mesmo a identificação dos indivíduos.

## PLANTAS TERRESTRES

Novamente, o método a ser empregado dependerá da espécie utilizada, se é uma erva ou uma árvore, se tem reprodução assexuada ou não, ou ainda se é ou não abundante localmente. Os métodos mais comumente empregados são o de uso de parcelas ou uso de quadrats (muito usado também para macroalgas bentônicas) Por exemplo, para uma dada população que localmente não seja muito abundante numa primeira impressão visual, o uso de parcelas por vezes é mais recomendado. Áreas de 100m x 100m (1 hectare), ou um pouco inferiores, podem ser úteis para dar uma boa amostra da população de uma dada espécie. Assim, dentro da parcela, todos os indivíduos dessa dada espécie seriam rotulados e medidos quanto à altura, diâmetro do caule e outros parâmetros à escolha do pesquisador. Tais medidas dão noção acerca da estrutura de tamanho da população, além de um censo numérico da mesma.

Para populações mais densas, o uso de quadrats é um dos métodos mais comuns de avaliação de abundância de populações de plantas. Em linhas gerais, podemos dizer que consiste da contagem de todos os indivíduos de uma dada espécie de cada um de vários quadrats amostrados. Tais quadrats podem medir em torno de 1m x 1m, portanto

bem menores do que as parcelas, e dentro deles seriam marcadas e medidas as plantas da população, tal qual mencionado anteriormente. Você pode utilizar essa medida de maneira comparativa com outras espécies ou a mesma espécie entre áreas diferentes. Você pode também estimar, facilmente, a densidade total do organismo na área ou região. Num caso hipotético, se você encontrou 10 como número médio de indivíduos nos quadrats, que tinham uma área de  $4\text{m}^2$ , então a densidade (média) de sua espécie é  $2,5$  indivíduos/ $\text{m}^2$ . Se a área total de sua população, ou a que você escolheu arbitrariamente para estudo de sua população possui  $100\text{ha}$ , ou seja,  $1.000.000\text{m}^2$  ( $1\text{ha} = 10.000\text{m}^2$ ) então temos que a estimativa dessa população é de  $2.500.000$  indivíduos. Um outro método que tem sido muito utilizado para amostragem de plantas é o método do intercepto, que consiste de uma linha base com tamanho variável, através da qual todas as plantas que tocam ou que se localizam na projeção superior ou inferior dessa linha são computadas para efeito da avaliação.

#### ATIVIDADE



1. Associe, na coluna da direita, os equipamentos ou métodos que você utilizaria para estimar a densidade das populações de organismos numerados na coluna da esquerda:

- |                                  |                        |
|----------------------------------|------------------------|
| (1) cladóceros (microcrustáceos) | ( ) avistamento        |
| (2) pescada, curvina             | ( ) rede de plâncton   |
| (3) poliqueta (vermes marinhos)  | ( ) rede de arrasto    |
| (4) baleias                      | ( ) busca-fundo        |
| (5) larva de borrachudo          | ( ) Surber             |
| (6) insetos noturnos             | ( ) <i>pitfall</i>     |
| (7) pequenos mamíferos           | ( ) <i>Sherman</i>     |
| (8) invertebrados marchadores    | ( ) armadilha luminosa |

#### RESPOSTA

4, 1, 2, 3, 5, 8, 7, 6

#### RESPOSTA COMENTADA

Os cladóceros são um dos principais grupos que compõem o zooplâncton e podem ser coletados, principalmente, por redes de plâncton, que apresentam malhas bem finas. Pescada, corvina e outros peixes são capturados, em geral, por redes de arrasto (captura ativa). Poliquetas e outros invertebrados bentônicos podem ser amostrados por busca-fundo. Baleias, bem como outros vertebrados aquáticos ou terrestres de grande porte, podem ser amostrados e estudados por observação direta ou avistamento. Larvas de borrachudo, pequenos

*insetos da família Simuliidae que vivem em ambientes lóticos como riachos encachoeirados, podem ser coletadas com redes de Surber, puçás ou manualmente nos substratos (pedras e folhas) onde ficam aderidas. Insetos noturnos, freqüentemente, são atraídos para a luz, o que leva muitos pesquisadores a utilizarem diferentes modelos de armadilhas luminosas, entre os quais o apresentado na Figura 3.3. Pequenos mamíferos são capturados, principalmente, por armadilhas como a do tipo Sherman, embora possa ser utilizado também o pitfall. Os invertebrados marchadores, ou seja, aqueles que se deslocam ou caminham no chão, podem ser amostrados através de armadilhas de chão, também chamadas pitfall. Alguns modelos de pitfall são mais utilizados para captura de anfíbios, répteis ou pequenos mamíferos.*

## CONCLUSÃO

Como você já sabe, é muito grande a diversidade de organismos na Natureza, variando bastante em características tais como, tamanho do corpo, abundância, comportamento, habitat etc. Para a grande maioria deles há necessidade da realização de amostragens para avaliação de sua densidade ou para pesquisas biológicas em geral. Para isto, existem inúmeras técnicas disponíveis, cada uma das quais adequadas a um ou poucos grupos de organismos. Você certamente conhece muitas outras técnicas de capturas de organismos e uma pesquisa rápida na internet aumentará ainda mais esse número.

## RESUMO

A imensa diversidade de tamanho, habitat e hábito dos seres vivos demanda, logicamente, o desenvolvimento e utilização de inúmeras técnicas de amostragem para os diferentes organismos estudados. Mesmo assim, raros são os casos em que o pesquisador consegue contar todos os organismos de uma população. As técnicas apresentadas nessa aula permitem amostrar, apenas, uma parte da população, mas você pode, através de algumas delas, estimar o tamanho total da população (veja o método de CMR na Aula 2 e o método dos quadrats para plantas terrestres ou invertebrados de costão).

As técnicas são apresentadas de acordo com o grupo em questão. Para invertebrados terrestres podemos utilizar, por exemplo, armadilha de queda (*pitfall*), armadilha luminosa, rede entomológica, frasco aspirador, armadilha de Malaise ou ainda uma

arapuca. Em invertebrados aquáticos você dispõe de equipamentos como o busca-fundo, a coluna de sedimentos, o funil de plâncton e a rede Surber.

Para amostrar populações de peixes são utilizados métodos ativos (como redes de arrasto ou puçás, eletrificados ou não) e métodos passivos (como redes de espera, covos etc.). A quantidade de organismos capturados sempre vai variar, dependendo do tempo e do tamanho do equipamento utilizado e, por isso, uma padronização é feita através da chamada captura por unidade de esforço (CPUE).

Observações visuais por um pesquisador experiente muitas vezes são suficientes para avaliações de aves mas, freqüentemente, utiliza-se de redes de neblina que possuem malha muito fina e que servem tanto para captura de aves como de morcegos. Em algumas espécies de mamíferos de grande porte é possível a avaliação a partir de observação direta ou, para a grande maioria deles, a utilização de diversos métodos, entre os quais, armadilha de queda (pequenos mamíferos) e diferentes modelos de alçapão. Em organismos com maior dificuldade de observação ou captura (felinos, por exemplo) têm sido utilizadas, inclusive, armadilhas de pegadas e armadilhas fotográficas.

O método das parcelas ou quadrats são técnicas mais utilizadas para amostragem de populações de plantas terrestres (ou mesmo para algas bentônicas), porém, existem inúmeros outros métodos, como o intercepto.

## ATIVIDADES FINAIS

a. Procure na internet informações, fotos ou ilustrações sobre cada uma das técnicas descritas anteriormente. Compare as aplicações que você encontrou em sua pesquisa para cada uma dessas técnicas com aquelas existentes no texto desta aula.

---

---

---

---

---

---

**RESPOSTA COMENTADA**

*Como você deve ter visto, existe um número bem grande de equipamentos e procedimentos para amostragem de organismos na natureza. As suas aplicações também são inúmeras. São usadas para levantamentos de comunidades, estimativas de tamanho de populações, mapeamentos de distribuição, estimativas de danos ou infestações por espécies, pragas ou vetores etc.*

b. Você já deve ter visto em muitas ocasiões como aparecem muitos insetos noturnos, principalmente mariposas, voando em torno de lâmpadas. Uma música de um dos grandes compositores brasileiros, Adoniran Barbosa, diz num trecho que “ Eu sou a lâmpada e as mulheres são as mariposas ....elas ficam girando em volta da lâmpada pra se esquentar”. Será que qualquer tipo de lâmpada atrai os insetos noturnos? Pesquise na internet sobre o assunto. Veja se existem cores ou tipos de luz que atraem mais esses insetos. Pense em aplicações para essa e outras técnicas exemplificadas no texto. Coloque suas sugestões em um forum na web para estimular a discussão com seus colegas e ampliar o conhecimento do grupo como um todo.

---

---

---

---

---

---

**RESPOSTA COMENTADA**

*Não, nem todo tipo de lâmpada é eficaz para atração de insetos noturnos. Procure verificar isto observando, comparativamente, lâmpadas em um quintal de casa, poste de rua etc. Veja que tipos de lâmpadas são usadas nesses casos. Evidentemente, não só a lâmpada vai determinar a quantidade de insetos presentes nela mas também o local em que ela está. Um ponto de luz em uma área muito escura exerce uma atração grande e da mesma forma se na área reside um número grande de insetos também deve ser maior a presença deles na lâmpada mais próxima. Um aspecto importante é a sensibilidade que os organismos têm para diferentes comprimentos de onda de luz, incluindo a faixa de luz invisível para o homem. Pesquise sobre o comportamento de insetos e de outros animais em relação a diferentes comprimentos de onda de luz.*

c. Em uma unidade de conservação (Parque Nacional ou Reserva Biológica são exemplos de unidades de conservação) está sendo desenvolvido um plano de manejo e, para isto, foram escolhidos quatro grupos de animais para levantamentos, borboletas, anfíbios, pássaros e mamíferos. Relacione as técnicas que poderiam ser utilizadas para tais levantamentos.

---

---

---

---

---

---

#### **RESPOSTA COMENTADA**

*Para borboletas podem ser utilizadas redes entomológicas e arapucas ou armadilhas com isca. A armadilha luminosa deve ser usada para insetos noturnos, e borboletas são diurnas. Anfíbios são capturados manualmente (inclusive nas formas jovens para criação e identificação do adulto), através de uma armadilha de queda ou ainda podem ser reconhecidos na natureza por gravações de seu canto. Pássaros podem ser avaliados com o auxílio de binóculo ou capturados com redes de neblina ou ainda, como no caso dos anfíbios, podem ser reconhecidos pelo seu canto. Mamíferos são, frequentemente, capturados por armadilhas como a Sherman, Tomahawk ou mesmo armadilha de queda (pitfall), no caso de pequenos mamíferos (roedores). Já no caso dos grandes mamíferos e/ou para aqueles com grau de dificuldade grande de observação ou captura, podem ser utilizados simples avistamento (observação direta), armadilhas de pegadas ou ainda armadilhas fotográficas.*

### **AUTO-AVALIAÇÃO**

Você seria capaz de descrever, em linhas gerais, a maioria das técnicas apresentadas na Aula 3? Você conseguiu acertar todas as correspondências da Atividade 1? Se acertou todas elas, parabéns! Caso contrário, procure no texto o item que você não acertou e, caso ainda permaneça a dúvida, releia a aula, procure na internet informações sobre o método em questão e discuta com o seu tutor.

## Mais características das populações e as causas imediatas da variação no seu tamanho

### Meta da aula

Explicar as relações entre os parâmetros populacionais vistos nas Aulas 1 e 2, com sua distribuição espacial e estrutura etária, assim como a dinâmica das populações, particularmente quando sofrem ação humana.

Você deverá, ao final desta aula, ser capaz de:

- Avaliar o significado do fato de os parâmetros serem medidos como taxas, não como valores absolutos, e a natureza comparativa destas medidas.
- Comparar a variação do tamanho das populações em diferentes escalas de tempo (ex. sazonal e anual) e de espaço, considerando o conceito de metapopulações.
- Discernir entre dispersão e outras formas de movimento nas populações e sua importância para a dinâmica das populações ou metapopulações.
- Explicar a importância da aglomeração (*crowding*) em relação a medidas de densidade.

### Pré-requisitos

Para acompanhar bem esta aula, reveja a Aula 3 de Elementos de Ecologia e Conservação. É importante que você retome também as Aulas 1 e 2 deste módulo.

## INTRODUÇÃO

Nesta aula, vamos entrar mais profundamente nos conceitos e parâmetros populacionais vistos nas aulas anteriores, analisando casos reais e percebendo sutilezas na sua aplicação. Você irá perceber algumas de suas limitações e a necessidade de considerar a dinâmica espacial das populações, o que foi notado mais recentemente, sobretudo a partir da década de 1980.

## PARÂMETROS POPULACIONAIS COMO TAXAS

Em primeiro lugar, é preciso entender a natureza da variação de parâmetros como taxas e não como valores absolutos. Considere as duas populações da **Tabela 4.1**, seguir, que diferem no número de indivíduos novos a cada intervalo de tempo, mas não no número de indivíduos no início (10) e no final (35) do período. Não é uma situação irreal, já que poderiam ser populações de insetos criados em laboratório ou girinos em uma poça d'água.

**Tabela 4.1:** Duas populações hipotéticas que diferem no número de indivíduos novos que nascem a cada dia. Os novos indivíduos nascem entre um dia e outro; portanto, não é possível determinar o número de novos indivíduos no dia 1

	Contagem	Dia 1	Dia 2	Dia 3	Dia 4	Dia 5	Dia 6
População A	Nº total de indivíduos	10	15	20	25	30	35
	Nº de indivíduos novos		5	5	5	5	5
População B	Nº total de indivíduos	10	13	17	22	28	34
	Nº de indivíduos novos		3	4	5	6	7

### ATIVIDADE



1. Qual das duas populações tem taxa de crescimento constante? Pense um pouco e escreva sua resposta antes de continuar. A taxa de crescimento é calculada como a proporção de novos indivíduos de um intervalo para o próximo. Por exemplo, a taxa de crescimento do dia 1 é calculada como:

*razão entre o número de novos indivíduos do dia 1 para o dia 2*

*número total de indivíduos no dia 1*

---

---

---

---

---



**RESPOSTA COMENTADA**

Você acertou se pensou que foi a população B. Se você pensou que foi a população A, se enganou por ter considerado o número absoluto de novos indivíduos a cada intervalo, que, de fato, é constante. O problema é que são números absolutos e não taxas. Se você expressar o número de novos indivíduos a cada intervalo como uma proporção em relação ao número de indivíduos existente no intervalo anterior, você verá que esta proporção está na verdade diminuindo a cada intervalo na população A, como na **Tabela 4.2**, a seguir.

**Tabela 4.2:** Taxas de crescimento geométrico da População A do exemplo anterior. Não é possível calcular a taxa do último dia (Dia 6)

Dia	1	2	3	4	5
Taxa	0,50	0,33	0,25	0,20	0,17

Esta proporção é uma taxa, a taxa de crescimento geométrico da população, que veremos com maior detalhe quando falarmos sobre crescimento populacional. Na população A, esta taxa não é constante, está diminuindo a cada intervalo. Mas e na população B?

**ATIVIDADE**

2. Calcule você mesmo a taxa de crescimento da população B para se certificar de que é constante.

---



---



---

**RESPOSTA COMENTADA**

A taxa de crescimento da população B é 0,28 sempre, em todos os dias: Dia 1 =  $3/10 \cong 0,28$  Dia 2 =  $4/13 \cong 0,28$  Dia 3  $\cong 5/17 \cong 0,28$  e assim por diante. Isto quer dizer que a população está crescendo sempre em 28% entre cada intervalo.

**NATALIDADE E MORTALIDADE, IMIGRAÇÃO E EMIGRAÇÃO**

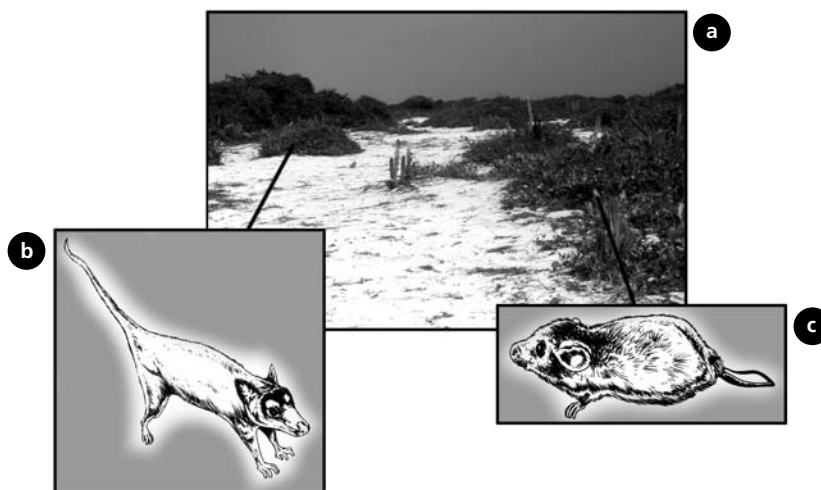
As taxas de crescimento representam um percentual ou proporção de crescimento da população de um intervalo para outro. Esse crescimento será resultado do balanço entre taxas de natalidade x mortalidade, imigração x emigração, que podem ser positivas ou negativas (no caso de populações abertas, como visto na Aula 1). Imagine uma população

fechada, para simplificar, em que haja apenas nascimentos e mortes, e não entrada e saída de indivíduos (imigração e emigração, respectivamente). Nessa população, se a proporção de nascimentos entre um intervalo e outro for maior que a proporção de mortes, o balanço final será um aumento na proporção de indivíduos novos. A população, portanto, estará aumentando de um intervalo para outro. Se ocorrer o contrário, isto é, a proporção de mortes for maior que a de nascimentos, a população tenderá a diminuir de um intervalo para outro.

No caso de uma população aberta, têm-se de considerar também as taxas de imigração e emigração. Fica um pouco mais complicado de se chegar a um balanço final, mas o importante é que o balanço final do crescimento da população será resultado destas quatro taxas.

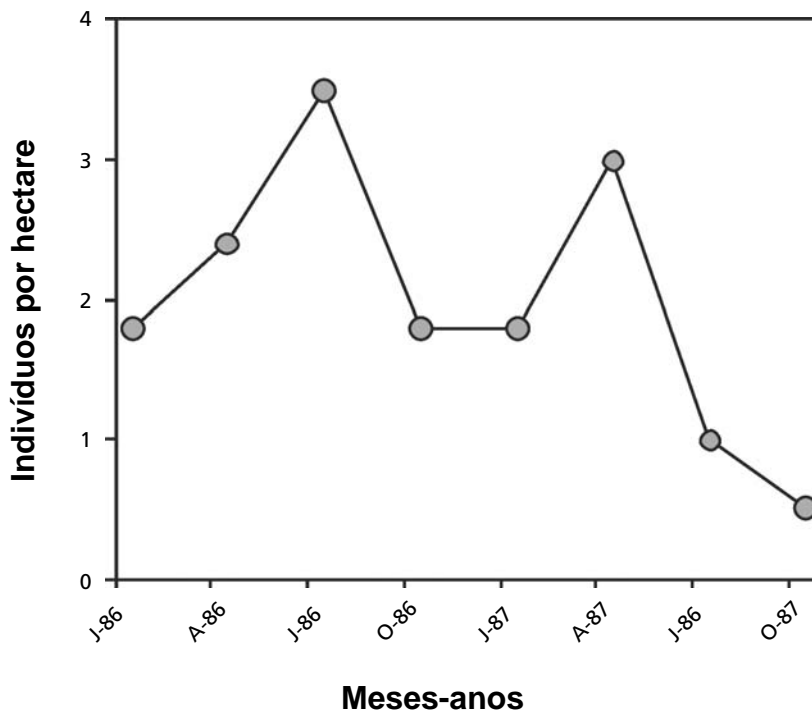
## A ESCALA TEMPORAL NA DINÂMICA DAS POPULAÇÕES

A variação do tamanho populacional pode ocorrer em diferentes escalas, tanto de tempo como de espaço, muitas vezes com padrões diferentes de dinâmica em cada escala. Veja o caso das populações de pequenos mamíferos em um ambiente de restinga (uma formação vegetal do litoral, relacionada à Mata Atlântica), em Barra de Maricá (RJ) (Figura 4.1.a). Durante cinco anos, marsupiais como a cuíca cinza, *Philander frenatus* (Figura 4.1.b), e roedores como o rato bolinha, *Akodon cursor* (Figura 4.1.c), foram acompanhados por captura, marcação e recaptura em armadilhas dispostas de forma regular, formando uma grade de 400m x 100m (4 hectares), com pontos de armadilha espaçados em 20m (CERQUEIRA *et al.*, 1993).



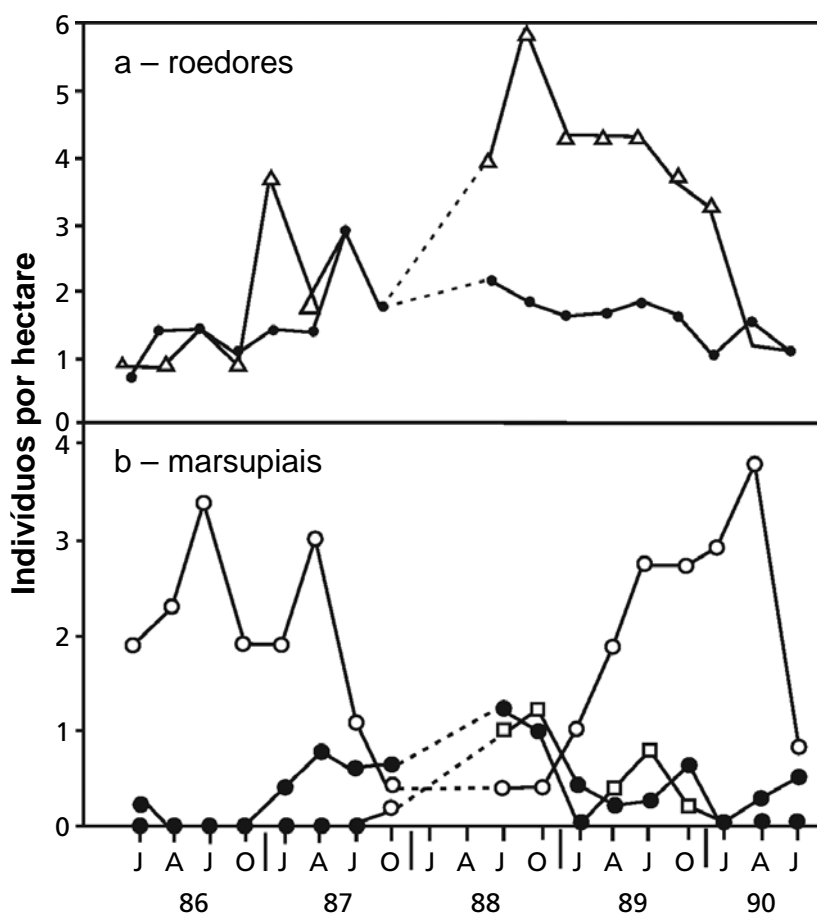
**Figura 4.1:** (a) Restinga de Barra de Maricá, RJ, e dois pequenos mamíferos que lá vivem; (b) o marsupial *Philander frenatus* e (c) o roedor *Akodon cursor*.

Inicialmente, o tamanho da população da cuíca cinza variou durante o ano, mas de forma regular com maiores abundâncias entre abril e julho (Figura 4.2). Esta variação sazonal foi o resultado de maiores taxas de sobrevivência e “recrutamento” (que inclui nascimentos e imigrantes).



**Figura 4.2:** Variação populacional da cuíca cinza (*Philander frenatus*) durante os dois primeiros anos do estudo em Barra de Maricá, em 1986 e 1987, entre os meses de janeiro (J), abril (A), julho (J) e outubro (O).

Parece simples e regular. Com o andamento do estudo, acumulando cinco anos de dados, pode-se perceber que, quando olhamos em uma escala maior de tempo, vemos que ocorrem outras formas de variação entre os anos, tanto para a cuíca cinza como para as outras espécies de pequenos mamíferos (Figura 4.3). Na escala maior de tempo, entre anos, emigração e imigração parecem ter tido maior influência sobre o tamanho da população.



**Figura 4.3:** Variação populacional das espécies de pequenos mamíferos de Barra de Maricá, entre os meses de janeiro (J), abril (A), julho (J) e outubro (O) de 1986 a 1990. (a) Roedores *Proechimys iheringi* (quadrado escuro) e *Akodon cursor* (triângulo claro). (b) Marsupiais *Philander frenatus* (círculo claro), *Didelphis aurita* (círculo negro) e *Metachirus nudicaudatus* (quadrado claro) (modificado de CERQUEIRA et al., 1993).

Outro exemplo que ilustra bem o efeito da escala sobre a variação temporal é o caso do inseto *Thrips imaginis* da família Thysanoptera (tripes), como demonstra um estudo clássico dos australianos Davidson e Andrewartha (1948), feito na Austrália. O pequeno inseto, com cerca de 1mm de comprimento, é encontrado na Austrália em botões de rosas, árvores frutíferas, plantas de jardim e plantas agrícolas, como o algodão (Figura 4.4).

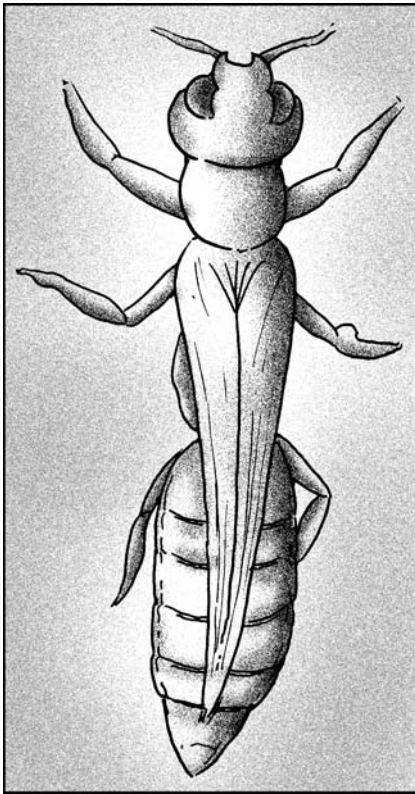


Figura 4.4: Indivíduo de *Thrips imaginis* adulto.

O trips pode se tornar uma praga das plântulas do algodão (veja a Aula 1 deste módulo) quando as densidades são muito altas. Esta é uma das razões de suas populações serem bem estudadas. Pois bem, Davidson e Andrewartha amostraram, quase diariamente, a população de trips em 20 rosas escolhidas ao acaso, por 81 meses consecutivos (Figura 4.5).

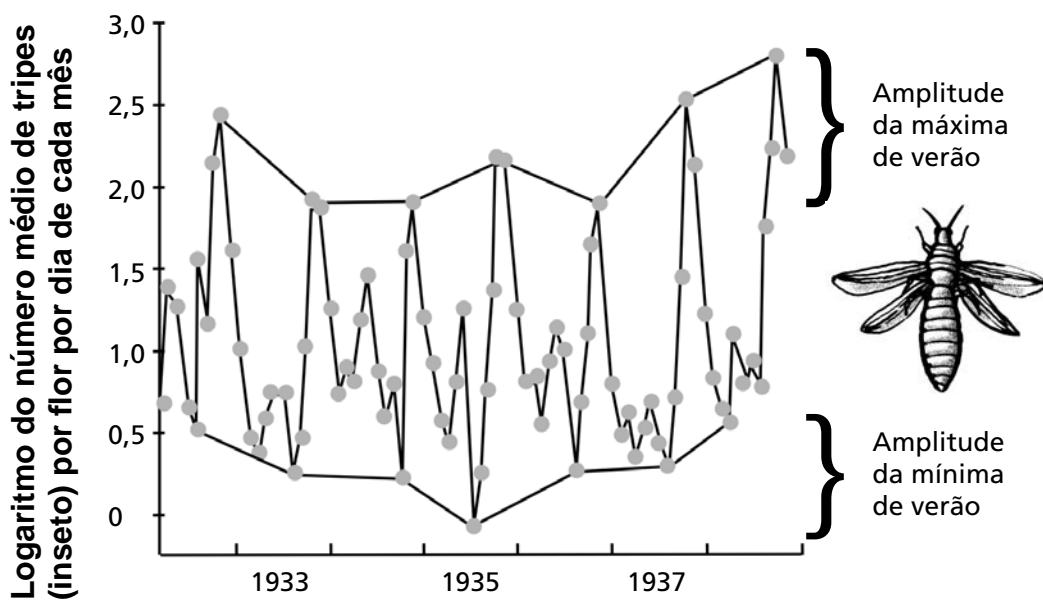


Figura 4.5: Dinâmica populacional de *Thrips imaginis* (Baseado na Figura 15.4 de Begon, Harper & Townsend, 1996).

Como no caso dos pequenos mamíferos em Barra de Maricá, pode-se perceber uma variação dentro de cada ano, com maiores abundâncias no início do ano, e também tendências de aumento entre os anos. Por exemplo, os picos populacionais dentro de cada ano foram cada vez maiores de 1937 a 1939.

## E A VARIAÇÃO DA POPULAÇÃO NO ESPAÇO?

O tamanho e os parâmetros populacionais podem variar também no espaço. Esta é uma fonte de variação importante dos parâmetros populacionais, mas foi pouco considerada até a década de 1980. De lá para cá, conceitos, métodos e teorias foram desenvolvidos especificamente para compreender as causas da dinâmica espacial das populações.

Voltemos ao estudo de pequenos mamíferos em Barra de Maricá. Foi um dos primeiros estudos a caracterizar a dinâmica daquelas populações em duas escalas de tempo, sazonal e interanual, mas a escala espacial não foi considerada. Ainda que tenha sido importante, por motivos práticos apenas, não foi possível acompanhar mais de uma grade de armadilhas.

Vejamos um outro estudo, também com pequenos mamíferos, que considerou a variação espacial, embora em outro tipo de paisagem, na Reserva Biológica de Poço das Antas (Silva Jardim, RJ), famosa pelas iniciativas de conservação de micos-leões-dourados (Figura 4.6). Existem fragmentos florestais na reserva e algumas pequenas “ilhas” de mata, como na fotografia, onde espécies de pequenos mamíferos foram estudadas.



**Figura 4.6:** (a) Foto aérea dos fragmentos florestais estudados na Reserva Biológica de Poço das Antas. (b) Em detalhe, um dos marsupiais estudados, *Micoureus demerarae*, comum na Mata Atlântica e semelhante à cuíca cinza, *Philander frenatus* (fonte: <http://www.biologia.ufrj.br/labs/lecp/>).

A abundância do marsupial *Micoureus demerarae* foi acompanhada por captura-marcação-recaptura em dois destes fragmentos, chamados A e D, de 1995 a 1998 no fragmento A, e de 1996 a 1998 no fragmento D. Pode-se perceber o efeito comum das estações na variação da abundância nos dois fragmentos (Figura 4.7).

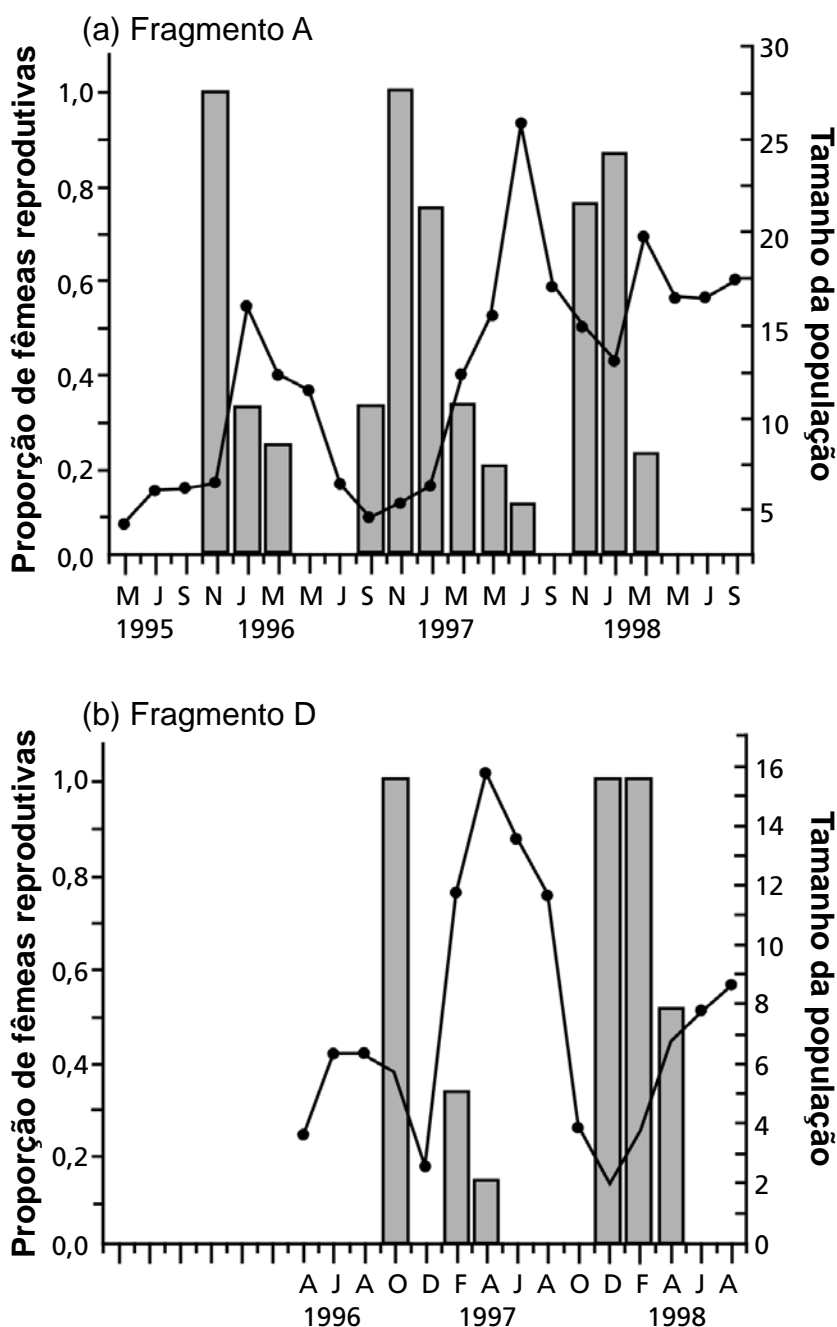


Figura 4.7: Variação dos tamanhos populacionais do marsupial *Micoureus demerarae* em dois fragmentos de Mata Atlântica: (a) fragmento A, de maio de 1995 a setembro de 1998, e (b) fragmento D, de abril de 1996 a agosto de 1998. (baseado em QUENTAL et al., 2001).

Os movimentos da grande maioria dos indivíduos de *M. demerarae* se restringiram ao interior e à borda do fragmento onde viviam, com apenas três indivíduos movendo-se entre fragmentos durante todo o período de estudo. Assim, podemos considerar o grupo de indivíduos em cada um dos fragmentos como constituindo “populações locais”, conectadas em pequeno grau por eventos raros de dispersão (movimento) dos indivíduos.

## POPULAÇÕES LOCAIS CONECTADAS POR EVENTOS DE DISPERSÃO

Apesar de haver uma certa sincronia na dinâmica das duas populações locais nos fragmentos A e D de Poço das Antas, esta sincronia não é perfeita. No fragmento D, a maior abundância em 1997 ocorreu nos meses de abril e junho, enquanto, no fragmento A, ocorreu um pouco depois, entre julho e setembro. Além disso, houve um incêndio em torno do fragmento D, em agosto de 1997, que pode ter sido a causa da maior redução na abundância da população no final de 1997. Outra possível consequência do fogo foi o desaparecimento de fêmeas em atividade reprodutiva no final de 1997, no fragmento D.

### ATIVIDADE



3.a. Na primeira aula, você já viu um termo que se aplica a esta situação. Será você capaz de lembrar ou mesmo voltar lá e achá-la?

3.b. Que lições podemos tirar deste estudo, e o que isso tem a ver com a dinâmica espacial das populações?

### MATRIZ

Vegetação ou conjunto de formações vegetais dominantes na paisagem onde estão inseridos remanescentes da vegetação original.

### RESPOSTA COMENTADA

*Na paisagem das Ilhas de Barbados, podemos distinguir claramente entre hábitat favorável e hábitat desfavorável. A vegetação aberta em torno dos fragmentos ou, dizendo de outra maneira, da **MATRIZ** onde estão inseridos, permitiu definir claramente os limites de duas populações locais de Micoureus.*

*Em segundo lugar, as populações locais têm alguma sincronia na sua dinâmica, mas esta sincronia não é perfeita. Além disso, uma população pode sofrer efeitos de uma pequena catástrofe, como o fogo, e a outra não. O conjunto destas duas populações não forma*



*uma única população, no sentido tradicional: sua dinâmica só pode ser compreendida por meio da dinâmica das populações locais, e seu grau de conexão por meio da dispersão dos indivíduos. Foi cunhado o termo metapopulação (que você já viu na Aula 1), para distinguir este conjunto de populações locais conectadas por eventos de dispersão.*

## Movimentos de dispersão, área de vida e migração

Os termos do subtítulo acima podem causar confusão, já que, muitas vezes, são usados erradamente como sinônimos. O que têm em comum é o fato de que todos descrevem o comportamento de um indivíduo em relação ao espaço, ou a um tipo de movimento. A percepção de que populações podem estar estruturadas em metapopulações, ilustra a importância de se compreender o movimento dos indivíduos dentro de uma população (assim como entre populações locais) e, portanto, de se compreenderem as diferenças entre estes tipos de movimentos.

Em relação a movimentos entre populações locais, quando indivíduos deixam sua área natal e tentam se estabelecer em outro local, este movimento é considerado uma **DISPERSÃO** (em inglês, *dispersal*). Assim, indivíduos que deixam a população local onde nasceram e tentam se estabelecer em outra estariam se dispersando. É bom frisar que os indivíduos que se dispersam tentam se estabelecer em outras áreas, mas frequentemente não conseguem, ou conseguem apenas em áreas de pior qualidade.

### DISPERSÃO

Eventos em que indivíduos deixam sua área natal e tentam se estabelecer em outro local.

### ATIVIDADE



4. Qual seria, então, a vantagem da dispersão para um indivíduo, se as chances de encontrar um local melhor são pequenas?

---



---



---

### RESPOSTA COMENTADA

*Podemos responder com outra pergunta: por que todos continuam jogando na loteria, se as chances de ganhar são pequenas? Porque, apesar de chances de ganhar serem pequenas, elas existem e, se isto acontecer, a recompensa será grande. A seleção natural não funciona dessa maneira, consciente, mas a comparação com a loteria ilustra bem como evoluiria a dispersão por seleção natural. Se houver uma*

*chance razoável de um indivíduo que se dispersa conseguir sobreviver e sobressair em relação a um indivíduo que não se dispersa, a estratégia de dispersão pode ser favorecida por seleção natural. Deixaremos os detalhes do mecanismo de evolução da dispersão para a aula sobre evolução das populações. Por ora, limitamo-nos a assinalar que a seleção favoreceu a evolução da dispersão, e a prova disso é que, em quase todas as populações, existem indivíduos que se dispersam.*

#### **ÁREA DE VIDA**

Área que um indivíduo percorre regularmente para obter alimento, reproduzir-se e encontrar abrigo (BURT, 1942).

#### **MIGRAÇÃO**

Movimentos em massa, em que a população como um todo se move de um lugar para outro.

Se você compreendeu bem a explicação anterior sobre dispersão, deve estar se perguntando agora: os indivíduos que saem de sua área natal e retornam a ela estariam se dispersando? Não, é importante distinguir entre esse tipo de movimento e a dispersão verdadeira. Na dispersão, indivíduos podem encontrar novas manchas ou habitats, sendo a dispersão responsável por mudanças na área de distribuição geográfica da espécie e pela persistência da população e da espécie no tempo. Quando indivíduos fazem movimentos regulares a diferentes manchas de habitat, fazem o que chamamos de movimentos dentro da **ÁREA DE VIDA** do indivíduo.

Já temos, então, dois tipos de movimento relacionados à dispersão e à área de vida. O termo **MIGRAÇÃO** difere destes dois, porque é usado para designar movimentos em que todos os indivíduos da população mudam de lugar, isto é, movimentos em massa, da população como um todo.

Exemplos típicos de migrações ocorrem com muitas aves e peixes com a mudança das estações que envolvem movimentos em massa em dois sentidos, de ida e de volta na estação seguinte. Assim, aves como maçaricos e batuíras deixam o Canadá durante o inverno de lá e vêm para tomar sol no litoral norte-nordeste brasileiro, entre o Pará e o Maranhão (quando é verão no hemisfério sul), retornando na estação seguinte. Algumas borboletas também migram das regiões Amazônicas para os Andes e a América Central, e vice-versa, mas os movimentos de ida e vinda são feitos por gerações diferentes. Ocorre reprodução ao longo do caminho, e o movimento de volta é “mais fraco” que o de ida, mas o número que retorna é suficiente para garantir uma nova geração e a continuidade da migração.

**ATIVIDADE**

5. E quanto às plantas? Como se dispersaria uma árvore ou arbusto que não se move?

---



---



---



---

**RESPOSTA COMENTADA**

*Dispersão das sementes é a função dos frutos. Nas plantas, a dispersão dos indivíduos ocorre principalmente na fase de semente, usando o vento, água, ou animais (Figura 4.8).*

**a****b**

**Figura 4.8:** Sementes dispersas pelo vento e por animais, como (a) uma gramínea (b) e o fruto do cacto da restinga. As sementes de gramínea são pequenas e leves, com estruturas “aladas”, que aumentam a eficiência da dispersão pelo vento, alcançando maiores distâncias. As sementes do cacto também são pequenas, mas imersas no rico tecido do fruto, que atrai uma variedade de animais, vertebrados e invertebrados (fotos: Marcus Vinícius Vieira).

## A DISPERSÃO NAS PLANTAS

De maneira geral, as sementes têm formas e estruturas adaptadas para o tipo de dispersão de que dependem, além de serem produzidas em grande número. A dispersão feita pelo vento ou pela água é pouco dirigida, isto é, as sementes podem se espalhar e cair em uma variedade de habitats. Já a dispersão feita por animais é mais dirigida, já que os animais têm preferências de habitat e, assim, tendem a levar as sementes para habitats específicos. Entretanto, a atração e a recompensa que os frutos oferecem para animais representam um grande investimento (custo) necessário por parte das plantas.

### DORMÊNCIA

Período prolongado de redução, ou mesmo cessação, da atividade metabólica e do desenvolvimento em plantas.

### BANCO DE SEMENTES

O conjunto de sementes dormentes, viáveis, que se acumulam no solo ou mesmo em sedimentos sob a água.

## OS ORGANISMOS TAMBÉM PODEM SE DISPERSAR NO TEMPO

Não se trata de viagem no tempo ou alguma ficção científica semelhante. As sementes de muitas plantas possuem **DORMÊNCIA**, isto é, demoram algum tempo para germinar, muitas vezes só germinando quando as condições se tornam favoráveis.

Assim, o solo normalmente contém uma variedade de sementes em dormência, constituindo um verdadeiro **BANCO DE SEMENTES**. O estudo desses bancos de sementes, de sua formação e dinâmica é uma das áreas de pesquisa que têm recebido grande atenção por parte de botânicos e ecólogos. Toda a dinâmica das florestas tropicais, do cerrado ou de qualquer ambiente depende da dinâmica do banco de sementes. Daí, a importância de conhecê-la para a conservação e a restauração de ambientes.

## ATIVIDADE



6. Que tipo de planta teria sementes com maior dormência: ervas de ciclo de vida curto (anual ou bianual) ou árvores?

---

---

### RESPOSTA COMENTADA

*A estratégia reprodutiva ou a história de vida de ervas de vida curta é desenvolver-se rapidamente, reproduzir com uma grande quantidade de sementes e morrer. Para que funcione, isto é, para que esta estratégia produza descendentes férteis e viáveis, é preciso ter também a capacidade de permanecer longos períodos em dormência.*

*Somente quando as condições forem favoráveis os novos indivíduos iniciarão seu desenvolvimento, no caso, com a germinação das sementes e crescimento das plântulas. De fato, as sementes de ervas de ciclo de vida curto têm longos tempos de dormência, às vezes anos, enquanto a dormência de sementes de árvores é bem curta (BEGON; HARPER; TOWNSEND, 1996).*

### ATIVIDADE



7. Agora, que você compreendeu a dormência como um dos principais mecanismos de dispersão no tempo para os vegetais, pense nos animais. Haverá um mecanismo de dispersão semelhante para animais?

---



---



---



---

#### DIAPAUSA

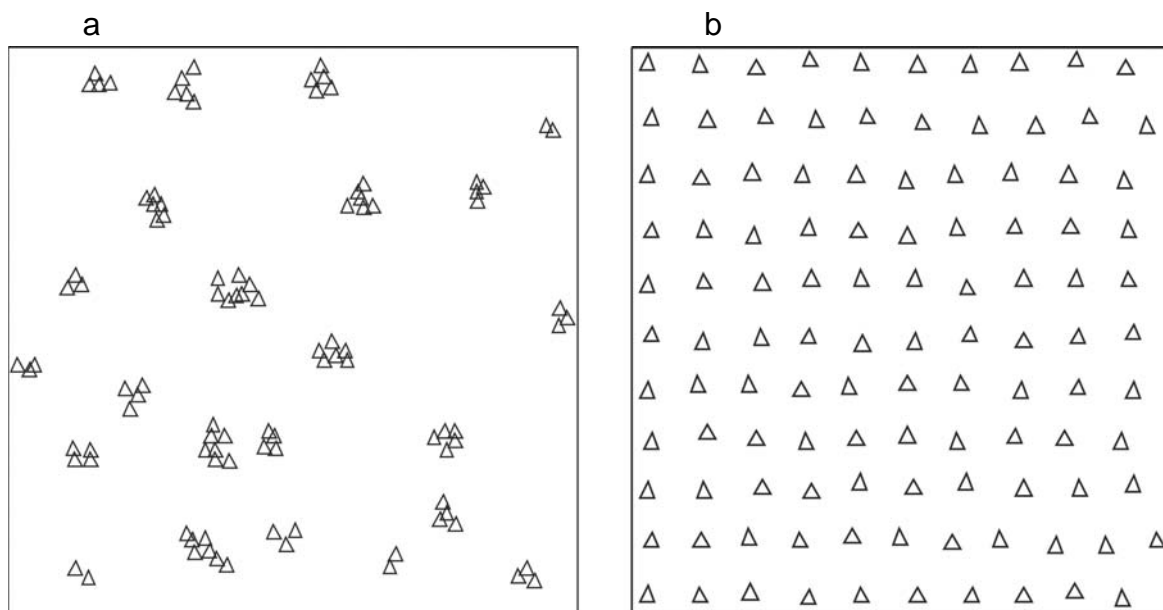
Estado de desenvolvimento ou crescimento retardado, que ocorre em alguns insetos.

#### RESPOSTA COMENTADA

Nos animais, o fenômeno semelhante à dormência é a **DIAPAUSA** de alguns insetos, como o gafanhoto *Chorthippus brunneus*. Esse gafanhoto tem uma espécie de ciclo de vida anual que ocorre nas regiões abertas da América do Norte. Para sobreviver às temperaturas frias do inverno, há uma diapausa na fase de ovo, que resiste a temperaturas em torno ou pouco abaixo de 0°C. Logo, os indivíduos dessa espécie de gafanhoto interrompem a diapausa, continuam seu desenvolvimento e eclodem dos ovos somente se estes ficarem por, no mínimo, cinco semanas a uma temperatura de 0°C.

## DENSIDADE E DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DOS INDIVÍDUOS

Bem, neste ponto você deve achar que sabe tudo sobre densidade e tamanho populacional. Seria bom, mas veja o seguinte caso. Uma mesma espécie de árvore ocorre em dois ambientes com a mesma densidade, cerca de 110 indivíduos por hectare (ind/ha), como na **Figura 4.9**. Entretanto, no hábitat A, os indivíduos estão mais agrupados espacialmente que no hábitat B.



**Figura 4.9:** Duas populações de uma espécie de árvore hipotética em dois habitats (a e b) com a mesma densidade, diferindo na distribuição espacial dos indivíduos na população. Cada quadrado de amostragem (a e b) representa 1 hectare (ha) do habitat (1ha = 10.000m<sup>2</sup>, ou uma área de 100m x 100m).

A *aglomeração* dos indivíduos (em inglês, o termo técnico usado é *crowding*) é maior no habitat A, de modo que a densidade (no total de indivíduos dividido pelo número total de plantas) não reflete o quanto um indivíduo está em contato, ou mesmo competindo com outros. Portanto, a densidade sozinha não é uma medida perfeita do grau de competição ou proximidade entre indivíduos da população. É preciso ter uma avaliação de sua distribuição espacial.

## CONCLUSÃO

Como vimos nesta aula, a compreensão da dinâmica espacial envolve conceitos relacionados ao movimento dos indivíduos, como metapopulação, dispersão, área de vida e aglomeração. São aspectos mais sutis dos efeitos da diversidade de habitats e ambientes que existem de uma região para outra. Os efeitos dessa variedade ou heterogeneidade espacial sobre os indivíduos dependerão da capacidade de dispersão e da amplitude dos movimentos. Esses conceitos são necessários para compreender como a dinâmica espacial das populações afetará os parâmetros básicos das populações: as taxas de natalidade, mortalidade, imigração e emigração.

## RESUMO

Parâmetros populacionais são, em geral, expressos como taxas e não como valores absolutos de número de indivíduos novos. A dinâmica das populações, principalmente o aumento ou a diminuição no seu tamanho, só pode ser percebida por meio dessas taxas e não de seus valores absolutos.

A dinâmica das populações também varia com a escala de análise, tanto no tempo (entre meses ou entre anos) como no espaço (a dinâmica das populações locais não é a mesma que a da metapopulação). A dinâmica espacial das populações é determinada pelos movimentos dos indivíduos, particularmente pelos movimentos de dispersão. Dispersão difere de movimentos dentro da área de vida dos indivíduos e de movimentos de migração, estes últimos realizados pela população como um todo. A aglomeração dos indivíduos (*crowding*) também influencia em processos de competição entre os indivíduos da população, particularmente em populações com densidade semelhante, mas com diferente distribuição espacial dos indivíduos.

## ATIVIDADES FINAIS

As respostas às questões a seguir podem ser encontradas no próprio texto da aula com exemplos ou casos diferentes. Porém, é sempre muito proveitoso discutir suas respostas com um tutor.

1. Avalie a seguinte afirmação "Uma população que aumenta seu tamanho a uma taxa constante tem um aumento constante no número de indivíduos". Você concorda? Justifique sua resposta.

---



---



---

**RESPOSTA COMENTADA**

*Deveria discordar. Como vimos na Atividade 1, uma taxa constante de aumento será representada por um número cada vez maior de indivíduos, mas sua proporção em relação ao tamanho da população será a mesma.*

2. O crescimento de uma população, positivo ou negativo, dependerá do balanço final entre quais taxas?

---



---

**RESPOSTA COMENTADA**

*O crescimento de uma população dependerá do balanço entre as taxas de nascimento e mortalidade e, também, no caso de uma população aberta, das taxas de imigração e emigração.*

3. Um pesquisador estudando uma população de besouros durante um ano observou que esta variava de 10 a 20 indivíduos por hectare (ind/ha), durante a estação mais úmida, depois voltando a 10 ind/ha, na estação mais seca. Ele concluiu que o tamanho da população dos besouros era relativamente constante, já que apenas dobrava de tamanho ao longo do ano, voltando, em seguida, ao valor anterior.

a. Baseando-se nessa conclusão, você poderia redigir qual terá sido a pergunta que o pesquisador queria responder com este estudo?

---

---

**RESPOSTA COMENTADA**

*Baseando-se na forma como a conclusão foi redigida, pode-se inferir que a pergunta seria "O tamanho da população estudada é constante?"*

b. Usando o que aprendeu nesta aula, você considera adequado o planejamento da pesquisa para responder a esta pergunta? Sugira modificações no estudo que possam responder mais claramente à pergunta do pesquisador. A resposta deve levar em conta nascimento x morte; emigração x imigração.

---

---

---

**RESPOSTA COMENTADA**

*Se você voltar aos exemplos que viu nesta aula, perceberá que a abundância de muitos organismos pode variar muito entre os anos, mais até do que a variação observada dentro de um ano. Portanto, um acompanhamento da população de besouros por um ano não seria adequado para responder a pergunta. Um planejamento adequado deveria acompanhar não só o tamanho populacional por mais de um ano, mas também suas fontes básicas de variação: as taxas de natalidade, mortalidade, emigração e imigração.*



4. Em uma paisagem onde a floresta original foi fragmentada, carnívoros como a irara (*Eira barbara*) conseguem cruzar áreas da matriz e passar de um fragmento para outro. Já algumas cuícas arborícolas (marsupiais menores) não conseguem cruzar a matriz. Ambos podem formar metapopulações?

---

---

**RESPOSTA COMENTADA**

*Uma metapopulação é constituída de populações locais ligadas por eventos de dispersão. Eventos de dispersão ocorreriam uma vez ao longo da vida de alguns indivíduos, e só alguns desses teriam sucesso em se estabelecer em outros fragmentos. Se um indivíduo de irara é capaz de cruzar a matriz e usar vários fragmentos, não haveria a formação de uma metapopulação e sim de uma população verdadeira cobrindo toda a área. Como as cuícas arborícolas estão relativamente isoladas em cada fragmento, é possível que formem uma metapopulação. Entretanto, é necessário que haja eventos de dispersão de cuícas entre fragmentos, mesmo que muito raros.*

5. A dispersão dos organismos animais e vegetais ocorre apenas no espaço?

---

**RESPOSTA COMENTADA**

*Pode ocorrer também no tempo, através da diapausa nos animais, ou da dormência no caso das plantas.*

6. Duas populações de plantas herbáceas da mesma espécie ocorrem em duas regiões com solos diferentes. Como a densidade de arbustos é semelhante em ambas as regiões, esperava-se que a competição entre indivíduos fosse também semelhante. Entretanto, em uma área os indivíduos têm distribuição uniforme e, em outra, formam aglomerados. Essa informação pode mudar o resultado de alguma maneira?

---

---

**RESPOSTA COMENTADA**

*Sim, já que na área onde formam aglomerados, a competição entre indivíduos pode ser mais intensa. O aglomerado, no caso das plantas, pode significar que nutrientes necessários estejam concentrados em certas áreas, onde as plantas se instalariam. A competição por esses nutrientes seria mais provável e intensa nesses aglomerados.*

## **AUTO-AVALIAÇÃO**

Deve estar claro para você que taxas constantes de crescimento não significam um mesmo número de indivíduos novos a cada instante. Erros de interpretação de dados podem ocorrer se essa diferença básica for ignorada, principalmente sabendo que os parâmetros básicos das populações são taxas. Esse ponto foi bastante explorado, tanto nas Atividades 1 e 2, como na questão 1 e 2 da Atividade Final.

Nesta aula foram analisados exemplos da variação do tamanho das populações no tempo, e a necessidade de dados de longa duração para compreender as causas da dinâmica das populações. A questão 3 da Atividade Final aborda este assunto e deve ser analisada com calma.

Para descrever e compreender a dinâmica de uma população no espaço, alguns conceitos são particularmente importantes, todos relacionados ao movimento dos indivíduos. O conceito de metapopulação é um deles (Atividade 3 e questão 4), básico para compreender a dinâmica espacial, principalmente em paisagens onde o hábitat original foi fragmentado pela ação humana. Assume que indivíduos se dispersam entre “ilhas” ou manchas de hábitat. Diferenças entre os tipos de movimentos descritos e suas consequências para a estrutura espacial das populações foram examinadas nas Atividades 4, 5 e 6, e nas questões 5 e 6 da Atividade Final.

Se ainda tiver dúvidas, volte a essas atividades e questões e discuta o assunto com um tutor.

## **INFORMAÇÃO SOBRE A PRÓXIMA AULA**

A Atividade Final 6 tem relação direta também com o assunto da próxima aula, em que veremos como determinar, de maneira prática, a distribuição espacial dos indivíduos de uma população.

# Prática sobre a distribuição espacial dos indivíduos de uma população\* – Prática

## AULA 5

### Meta da aula

Descrever os princípios básicos de métodos estatísticos para inferir a distribuição espacial dos indivíduos.

## objetivo

Esperamos que, após esta aula, você seja capaz de:

- Aplicar uma metodologia para estabelecer estatisticamente a distribuição espacial dos indivíduos de uma população.

### Pré-requisitos

Além das aulas anteriores deste módulo, serão necessárias as noções sobre inferência estatística do Módulo 3 do curso de Elementos de Matemática e Estatística (Volume 2), particularmente a Aula 20, sobre o teste do qui-quadrado.

\* Esta aula teve como base um exercício prático ministrado na disciplina Ecologia Básica do curso de Ciências Biológicas da UFRJ, organizado pelos professores Pedro R. Peres-Neto, Margarete Valverde de Macedo e Marcus Vinícius Vieira.

## **INTRODUÇÃO**

Uma das principais características de uma população é o padrão de distribuição de seus indivíduos no espaço. Este padrão raramente é óbvio ou aparente e é uma informação básica para entender que fatores estão influenciando na distribuição dos indivíduos em uma população, ou de grupos de indivíduos, no caso de organismos sociais como formigas (formigueiros) e alguns primatas (bandos). Imagine que você queira estimar se existe algum padrão na distribuição espacial de formigueiros de saúva em uma fazenda (neste exemplo, cada formigueiro funcionará como um “indivíduo”). Se houver algum padrão, você poderá tentar associar esse padrão a algum tipo de solo, vegetação ou a outra variável e prever onde devem ocorrer mais formigueiros e saúvas. Isto será vantajoso para algum fazendeiro incomodado com as saúvas. Se os formigueiros estiverem concentrados em certas áreas, este fato poderá ser uma pista para alguma associação com os valores de variáveis também presentes nessas áreas. O primeiro passo então é determinar o tipo de distribuição espacial dos formigueiros.

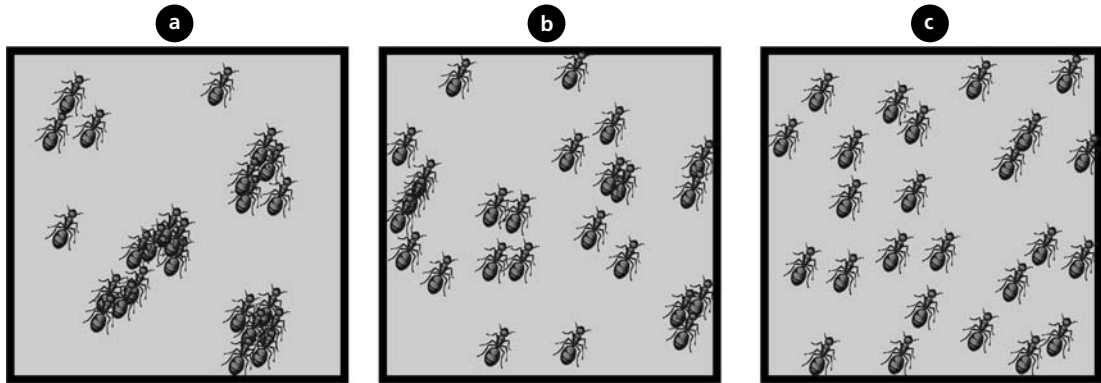
O fazendeiro pode sair procurando entradas de formigueiros e tentar intuitivamente associá-las ao tipo de vegetação ou de solo, mas só vai ter sucesso se esta associação for muito clara e evidente, o que nem sempre acontece na natureza. Uma tentativa mais elaborada pode ser tirar uma foto aérea em que apareçam os formigueiros. É possível? Ainda não, pelo menos a um custo que o fazendeiro possa pagar.

## **COMO PROCEDER PARA ESTIMAR A DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DOS INDIVÍDUOS?**

Existem três tipos básicos de distribuição espacial que indivíduos, formigueiros ou bandos podem assumir: agregada, uniforme e aleatória. Usando um raciocínio estatístico (portanto, falando em probabilidades), podemos caracterizar estas três formas básicas de distribuição espacial a partir da seguinte pergunta: *dada a localização de um indivíduo, qual a probabilidade de que outro indivíduo esteja próximo?*

Existem três possibilidades (Figura 5.1):

1. A probabilidade é alta: padrão agregado (Figura 5.1.a)
2. A probabilidade é baixa: padrão aleatório (Figura 5.1.b)
3. A probabilidade não é afetada: padrão uniforme (Figura 5.1.c)



**Figura 5.1:** Três principais tipos de distribuição espacial: (a) agregada, em que todos os indivíduos tendem a se distribuir em grupos; (b) aleatória, em que todos os indivíduos estão localizados uns independentes dos outros; (c) uniforme, em que os indivíduos apresentam-se distribuídos regularmente no espaço.

A partir do momento em que um tipo de distribuição é detectado, podemos propor e testar hipóteses que expliquem quais os processos responsáveis por esta distribuição. Hutchinson (1953) foi um dos ecólogos que analisaram em detalhe os fatores que podem afetar a distribuição de uma população, citando como principais fatores:

1. fatores físicos do ambiente, como vento, corrente d'água;
2. fatores reprodutivos;
3. fatores sociais e comportamentais, como territorialismo;
4. a competição entre indivíduos da própria população (competição intra-específica);
5. a competição interespecífica (com indivíduos de outras espécies);
6. fatores resultantes da ação conjunta de muitos fatores, gerando um padrão aleatório.

Existem muitos métodos para estimar o tipo de distribuição espacial em uma população. Neste momento, o importante é entender o fundamento ou a idéia central da maioria deles: a razão entre a variância ( $s^2$ ) e a média ( $\bar{x}$ ) do número de indivíduos por unidades de contagem ou, mais corretamente, unidades de amostragem. Para uma revisão de métodos mais elaborados, derivados desta razão, veja Krebs (1989) e Ludwig & Reynolds (1988).

## COMO UMA SIMPLES RAZÃO PODE INDICAR A DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL EM UMA POPULAÇÃO?

Primeiro, é preciso lembrar que esta variância ( $s^2$ ) e média ( $\bar{x}$ ) são feitas a partir de unidades de amostragem. Mais comumente, estas unidades são chamadas “quadrats” (Veja a Aula 2 deste Módulo). O nome virou um termo técnico para unidade de amostragem espacial em populações, mas nem sempre os quadrats são quadrados, podendo ser circulares (estranho, mas é verdade).

Se lançarmos quadrats sobre uma população de forma aleatória ou mesmo regular, observaremos que:

1. Em uma população com distribuição agregada, alguns quadrats conterão muitos indivíduos (os que caírem próximo ou em cima dos agregados), enquanto outros quadrats conterão muito poucos ou nenhum (os indivíduos que caírem fora). A variação do número de indivíduos por quadrat será grande. Poucos quadrats terão um número próximo da média.

2. Em uma população com distribuição aleatória, os quadrats conterão um número de indivíduos variável, alguns com mais indivíduos que a média, outros com menos. Um número maior de quadrats terá valores próximos ao da média.

3. Em uma população com distribuição uniforme, os quadrats conterão um número semelhante de indivíduos. A variação entre as contagens nos quadrats será pequena. Quase todos os quadrats terão valores próximos da média.

Já deu para entender como a razão  $s^2/\bar{x}$  pode estimar a distribuição espacial na população? Para facilitar, vamos chamar esta razão  $s^2/\bar{x}$  de índice “I”. A variância,  $s^2$ , é uma medida da variação das medidas ou contagens em torno da média. Segundo a **TEORIA ESTATÍSTICA**, se calcularmos a média de indivíduos por quadrats e sua variância, teremos que:

(1) na distribuição agregada, a variância,  $s^2$ , é maior que a média,  $\bar{x} \rightarrow I = s^2 / \bar{x} > 1$ ;

(2) na distribuição aleatória,  $s^2 = \bar{x}$ . Logo,  $\rightarrow I = s^2 / \bar{x} = 1$ ;

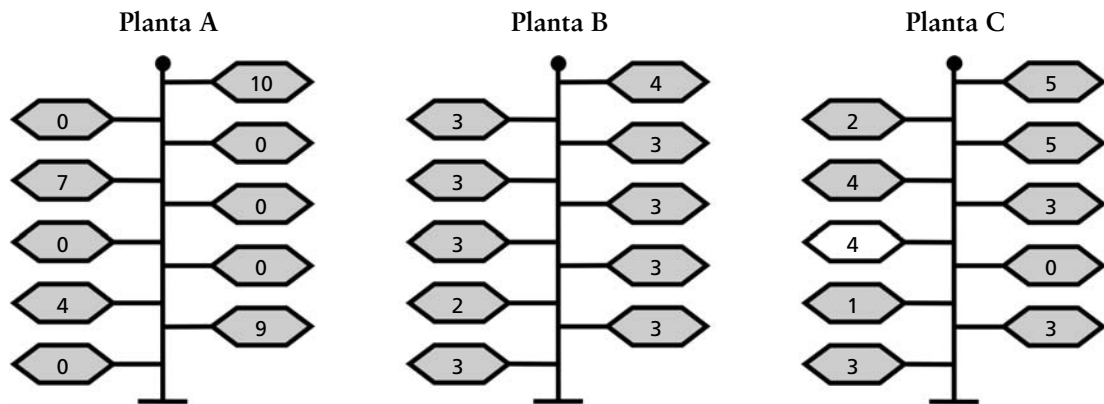
(3) na distribuição uniforme,  $s^2 < \bar{x}$ . Logo,  $\rightarrow I = s^2 / \bar{x} < 1$ ;

Na **TEORIA ESTATÍSTICA**, contagens de indivíduos distribuídos aleatoriamente devem seguir uma distribuição de frequência de Poisson, o que permite estimar o número esperado de quadrats com um, dois, três etc., indivíduos, caso se distribuam aleatoriamente na população.

onde a variância ( $s^2$ ): 
$$s^2 = \frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{N - 1}$$

$x_i$  = n° de indivíduos no quadrat i;  $N$  = n° de quadrats

A seguir, apresentamos um exemplo concreto: imagine uma amostra de 30 insetos distribuídos em 10 folhas (unidade amostral) escolhidas ao acaso. A **Figura 5.2** apresenta esta amostra distribuída de acordo com os três padrões reconhecidos anteriormente.



**Figura 5.2:** No caso da planta A: média = 3,0; variância = 17,2;  $I = 17,2/3,0 = 5,8$ .  
 No caso da planta B: média = 3,0; variância = 0,2;  $I = 0,2/3,0 = 0,1$ .  
 No caso da planta C: média = 3,0; variância = 2,7;  $I = 2,7/3,0 = 0,9$ .

### ISTO SERIA SUFICIENTE PARA ESTIMARMOS QUAL A DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DOS INSETOS EM CADA PLANTA?

Vamos ver. Se repetíssemos a amostragem na mesma população, contando novamente dez folhas de cada planta, dificilmente obteríamos os mesmos valores, mesmo que a distribuição espacial dos indivíduos nas plantas A, B e C não tivesse mudado!

Isso ocorreria devido ao acaso, sempre envolvido em procedimentos de amostragem. Existe sempre uma incerteza em processos de amostragem. Veja o caso da planta A, na **Figura 5.2**. Ao acaso, poderíamos ter escolhido uma folha sem nenhum inseto, em vez da folha com sete insetos. A estimativa mudaria bastante, reduzindo a média para 2,3 e a variância para 16, mas  $I$  passaria a 7,0, ou seja, aumentaria! Ainda assim,  $I > 1$ , indicando uma distribuição agregada.

Precisamos, além da estimativa de  $I$ , de uma estimativa da incerteza associada a este valor. Uma estimativa de incerteza comum é a probabilidade de o valor obtido ter-se desviado de  $I = 1$ , devido ao acaso envolvido no processo de amostragem. Se você se lembrar das aulas de Elementos de Matemática e Estatística, saberá que isso é chamado teste de hipótese nula. A hipótese nula, neste caso, é que  $I = 1$ . Assim, se a distribuição espacial dos indivíduos for aleatória e repetirmos o

procedimento 10.000 vezes, obteremos uma distribuição de frequências de valores de  $I$ . A maioria dos valores, os mais frequentes, estará em torno de  $I = 1$ . Valores de  $I < 1$  ou  $I > 1$  serão muito raros, mas não impossíveis. Felizmente, não precisamos repetir este procedimento a cada distribuição espacial que precisamos testar, porque as distribuições de frequência têm formas conhecidas (ex. normal, Poisson, qui-quadrado), e as probabilidades de um dado valor ocorrer podem ser obtidas em tabelas disponíveis em livros-texto de estatística.

### **ENTÃO QUANDO DEVEMOS CONSIDERAR QUE A INCERTEZA EM UMA ESTIMATIVA É PEQUENA O SUFICIENTE PARA REJEITARMOS A HIPÓTESE DE $I = 1$ (HIPÓTESE NULA)?**

Tradicionalmente, rejeita-se a hipótese nula se a probabilidade de ocorrência do valor de  $I$  encontrado for menor que 0,05 (ou 5%, em percentagem), caso os indivíduos se distribuíssem aleatoriamente. O valor de limite de 0,05 é o chamado “nível de significância”, estabelecido arbitrariamente por um dos grandes nomes da Estatística e Genética, ROBERT A. FISHER, em 1930, e adotado como padrão.

Para testar a significância do valor de  $I$  observado, podemos utilizar a distribuição do qui-quadrado ( $X^2$ ), que descreve as frequências (= probabilidades) esperadas de valores de  $I$ . O teste para o índice  $I$  é um teste de  $X^2$  bicaudal (isto é, utiliza os dois lados da distribuição), com  $N - 1$  graus de liberdade, da seguinte forma:

$$X^2 = I (N - 1)$$

Serão significativos tanto valores menores como valores maiores que o esperado segundo a distribuição  $X^2$  (por isso, é bicaudal). Valores pequenos significativos serão indicativos de distribuição uniforme ( $I$  é significativamente menor que 1), enquanto valores altos significativos serão indicativos de distribuição agregada ( $I$  é significativamente maior que 1)

No caso apresentado na **Figura 5.2**, teremos:

$$\text{Planta A: } X^2 = 0,067 (10 - 1) = 52,8$$

$$\text{Planta B: } X^2 = 0,073 (10 - 1) = 0,7$$

$$\text{Planta C: } X^2 = 0,867 (10 - 1) = 8,0$$



Na **Tabela 5.1** encontramos os limites inferiores (uniforme) e superiores (agregado) para o  $X^2$  bicaudal com níveis de significância iguais a 5% e 1%. Vamos considerar apenas o nível tradicional de 5%. Valores observados dentro do intervalo serão considerados como indicativo de distribuição aleatória. Assim, temos um intervalo que varia de 4,460 a 16,768 para um intervalo de confiança de 5%, logo:

**Tabela 5.1:** Limites do  $X^2$  BICAUDAL

<b>Planta A:</b>	$X^2_{\text{observado}} > X^2_{\text{tabela, superior}} \Rightarrow$ valor significativamente maior, distribuição agregada.
<b>Planta B:</b>	$X^2_{\text{observado}} < X^2_{\text{tabela, inferior}} \Rightarrow$ valor significativamente menor, distribuição uniforme.
<b>Planta C:</b>	$X^2_{\text{tabela, inferior}} < X^2_{\text{observado}} < X^2_{\text{tabela, superior}} \Rightarrow$ valor não difere do esperado ao acaso segundo a hipótese nula (distribuição aleatória até prova em contrário).

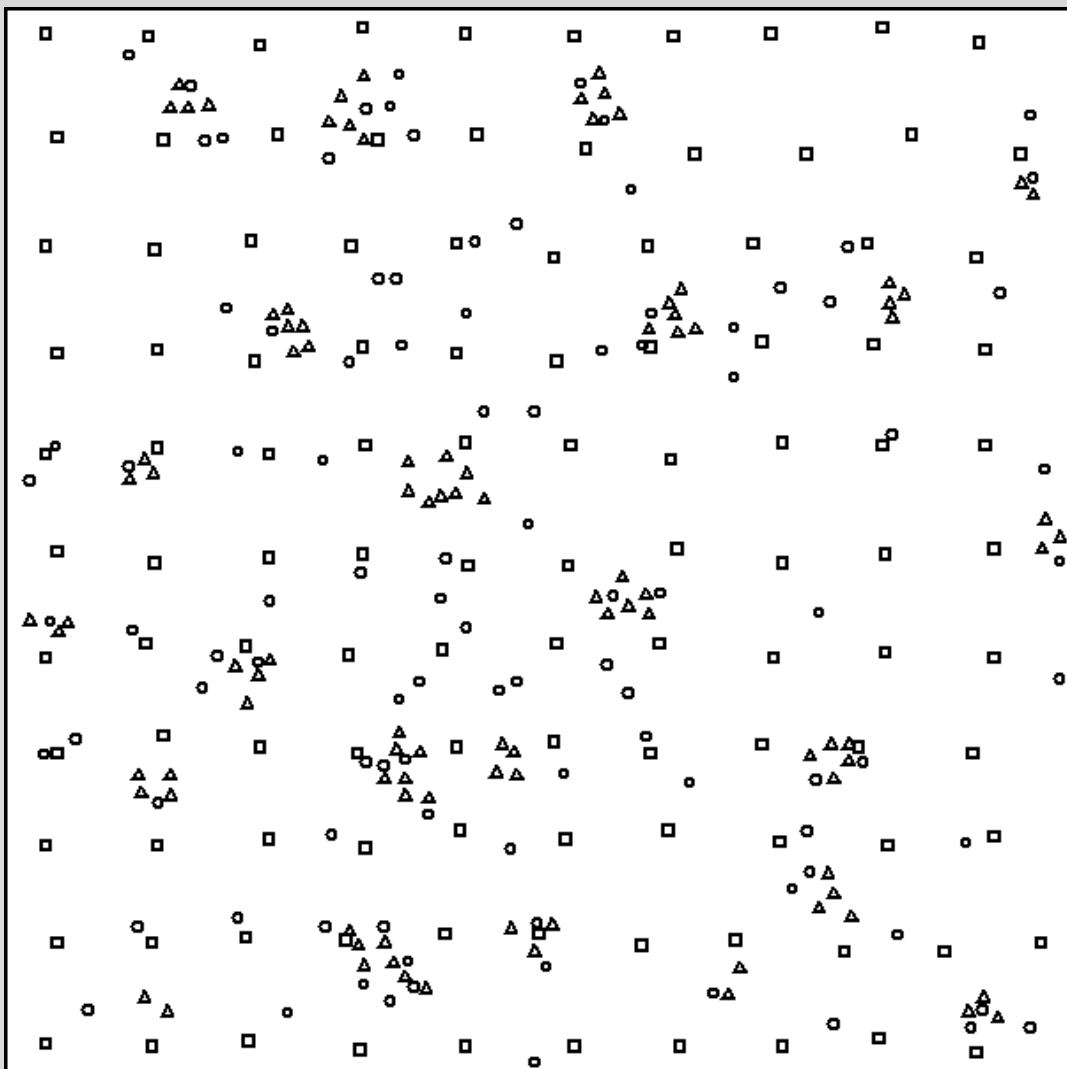
## E OS VALORES DE $X^2$ QUE NÃO FOREM SIGNIFICATIVOS?

Freqüentemente, incorre-se no erro de sempre afirmar que a distribuição é aleatória nestes casos. Imagine uma situação em que  $I = 1,8$  e a probabilidade de este valor ocorrer ao acaso em uma distribuição aleatória seja 0,15. Não podemos rejeitar a hipótese nula, de que  $I = 1$ , já que 0,15 é maior que o nível de significância de 0,05. A diferença para 1,8 será devida ao acaso na amostragem; entretanto, a probabilidade disso é de apenas 0,15 (15%). Muito baixa para qualquer afirmação. Qual a conclusão, então? Que os dados são inconclusivos e que é preciso um maior esforço de amostragem para chegar a algum lugar.

Quando podemos afirmar, com certeza, que uma distribuição é aleatória? Precisamos de probabilidades muito altas, de preferência maiores que 95% (o complemento de 5%), de que o desvio de  $I = 1$  seja devido ao acaso envolvido no processo de amostragem.

### ATIVIDADE

1. A **Figura 5.3** representa a distribuição espacial dos indivíduos de três populações distintas, representadas por triângulos, quadrados e círculos.



**Figura 5.3:** Distribuição espacial dos indivíduos de três populações, representadas por triângulos, quadrados e círculos.

#### Roteiro:

1. Divida o espaço ocupado em gradeados de 4cm x 4cm.
2. Numere todos os quadrats e sorteie aleatoriamente (sem reposição) quatro quadrats.
3. Você deve contar tanto o número de triângulos, nos quadrats sorteados, como o número de quadrados e de círculos.

4. Calcule o índice  $I$  para cada uma das três populações, bem como a probabilidade de se encontrar esse valor em uma distribuição aleatória usando-se a tabela de  $\chi^2$  bicaudal.
5. Repita o procedimento feito até aqui, mas agora subdividindo o espaço ocupado em gradeados de 2cm x 2cm.
6. Novamente, numere todos os quadrats mas agora sorteie aleatoriamente (sem reposição) 16 quadrats.
7. No pólo, com ajuda de um tutor, compare e discuta os resultados das populações usando quadrats de 4cm x 4cm e de 2cm x 2cm.

Responda às seguintes perguntas (de preferência, após discussão com um tutor):

1. O esforço de amostragem, em termos de área amostrada, diferiu entre as populações?
2. Houve alguma diferença entre usar quadrats de 4cm x 4cm e de usar quadrats de 2cm x 2cm?
3. Se alguma de suas populações não tiver atingido o resultado esperado, examine a Tabela de  $\chi^2$  novamente. Qual seria o tamanho amostral necessário, em graus de liberdade, para obter um nível de significância menor que 0,05?

## CONCLUSÃO

O método utilizado permite estabelecer, de forma objetiva, o tipo de distribuição espacial dos indivíduos de uma população. Além disso, demonstra a necessidade e a lógica de testes estatísticos freqüentemente utilizados em Biologia, e o efeito da forma de amostragem sobre os resultados.

## RESUMO

Foi aplicada uma metodologia estatística para estabelecer a distribuição espacial dos indivíduos da população. O método é baseado em contagens de número de indivíduos por unidades de amostragem distribuídas no campo, chamadas quadrats. Primeiro, foi explicado como a razão entre a variância e a média do número de indivíduos por quadrat pode fornecer um índice da distribuição espacial, denominado  $I$ . Quando a amostragem é muito grande e a distribuição dos indivíduos da população for aleatória,  $I = 1$ . Quando os valores de  $I$  encontrados forem significativamente maiores ou menores que 1, indicam que a distribuição não é aleatória e sim agregada ( $I > 1$ ) ou uniforme ( $I < 1$ ). A significância do valor de  $I$  é testada por um teste estatístico, no caso, do qui-quadrado ( $\chi^2$ ).

### **AUTO-AVALIAÇÃO**

Depois da prática, você deve se sentir capaz de testar a distribuição espacial dos indivíduos de qualquer população, desde que disponha de quadrats do tamanho adequado e em quantidade suficiente. Talvez você sinta que não saiba como determinar o tamanho adequado do quadrat, mas esta será sempre uma questão em aberto. Isto só poderá ser em função do tamanho do organismo. Você deve ter noção, entretanto, que o tamanho do quadrat tem um efeito sobre o resultado.

### **INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA**

Na próxima aula, voltaremos a dois parâmetros básicos para descrever as populações, natalidade e mortalidade. Já vimos, na Aula 4, que o tamanho populacional é resultado do saldo entre os dois, mas não vimos ainda as conseqüências de sua variação ao longo da vida. Na maioria das populações, natalidade e mortalidade variam com a idade, e uma forma de descrever essa variação é por meio da estimativa de sobrevivência e fecundidade por idade, usando um método denominado “Tabela de Vida”.

## Quando os parâmetros mudam com a idade dos indivíduos: tabelas de vida

### Meta da aula

Apresentar mais um método de descrever processos que ocorrem em uma população: a tabela de vida e de fertilidade.

## objetivos

Esperamos que, após o estudo do conteúdo desta aula, você seja capaz de:

- Organizar uma tabela de vida.
- Interpretar as constantes informações de uma tabela de vida.
- Calcular os seus parâmetros.
- Converter os dados de uma tabela de vida em uma curva de sobrevivência.
- Comparar diferentes exemplos de tabelas de vida, construir gráficos a partir de tabelas de vida e interpretá-los.

### Pré-requisitos

Para que você acompanhe o conteúdo desta aula, é necessário que você reveja a Aula 3 de Elementos de Ecologia e Conservação e as Aulas 1 e 4 de Populações, Comunidades e Conservação.

## INTRODUÇÃO

Até aqui, você aprendeu o que é uma população e alguns parâmetros usados para descrevê-la, como, por exemplo, a natalidade e a mortalidade. Será que esses parâmetros são estáticos ao longo do tempo? Você deve imaginar que não; afinal, o ambiente muda, podendo alterar os parâmetros das populações e das comunidades. Além disso, será que a probabilidade de um adulto jovem morrer é a mesma que a de um idoso? Claro que não! Assim, os parâmetros populacionais podem mudar ao longo das faixas etárias. Para descrever essas mudanças, constrói-se uma tabela de vida, pois apesar de o número de indivíduos, de qualquer que seja a população, diminuir ao longo das idades, a forma e a velocidade desta diminuição variam entre espécies e mesmo entre populações da mesma espécie, devendo ser descritas para cada população.

## A TABELA DE VIDA

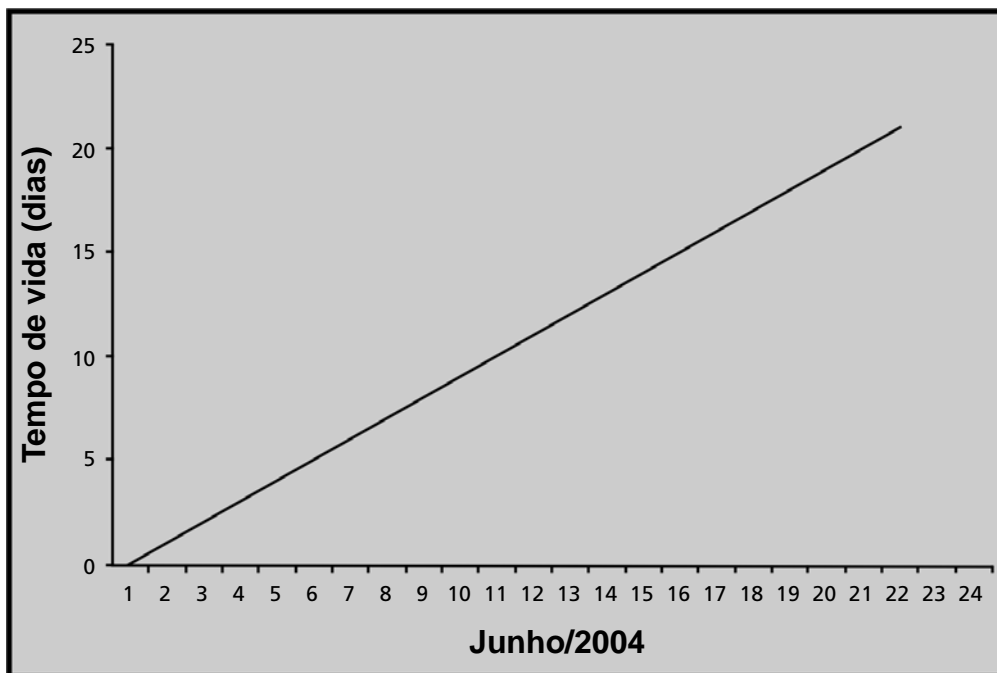
Vamos imaginar que, em uma população, amostramos 16 indivíduos, cujas datas de nascimento e de morte e o tempo de vida são apresentadas na **Tabela 6.1**.

**Tabela 6.1:** Dados de data de nascimento, data de morte e tempo de vida de 16 indivíduos de uma população

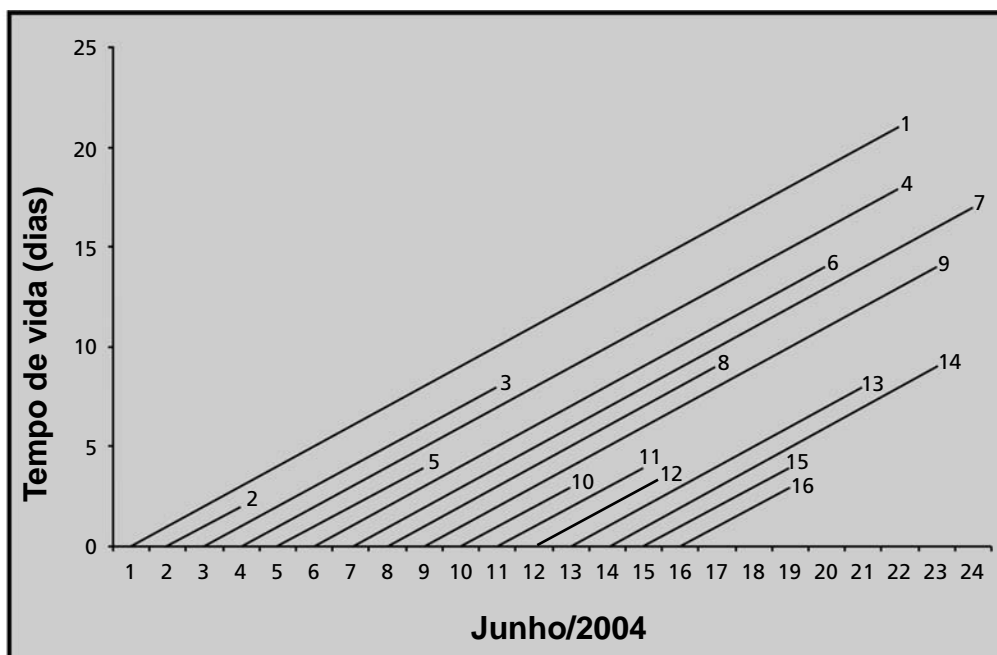
Indivíduo	Nascimento	Morte	Tempo de vida
1	01/06	22/06	21
2	02/06	04/06	02
3	03/06	11/06	08
4	04/06	22/06	18
5	05/06	09/06	04
6	06/06	20/06	14
7	07/06	24/06	17
8	08/06	17/06	09
9	09/06	23/06	14
10	10/06	13/06	03
11	11/06	15/06	04
12	12/06	15/06	03
13	13/06	21/06	08
14	14/06	23/06	09
15	15/06	19/06	04
16	16/06	20/06	04

Agora, vamos representar graficamente a data de nascimento e de morte de cada indivíduo. Cada um será representado por uma reta, com início na data de seu nascimento no eixo X e término na altura referente

à data de sua morte (considerando o eixo X) e a idade quando da morte (eixo Y). Assim, para cada indivíduo, haverá uma reta inclinada, como se pode ver na **Figura 6.1** para o indivíduo 1.



**Figura 6.1:** Reta de nascimento e morte do indivíduo 1.



**Figura 6.2:** Representação das retas de nascimento e morte dos 16 indivíduos da **Tabela 6.1**.

Na **Figura 6.2**, você pode observar o resultado final da representação dos 16 indivíduos. É fácil compreender, não? Vamos agora passar as informações anteriores para uma tabela. Para sumarizar as informações, vamos organizar as idades dos indivíduos em classes etárias de cinco em cinco dias:

0 – 05 dias  
 06 – 10 dias  
 11 – 15 dias  
 16 – 20 dias  
 21 – 25 dias

Normalmente, a idade está na primeira coluna de uma tabela de vida, a qual denominamos  $x$ . Este  $x$  será o índice de todas as outras colunas. Para facilitar, vamos escolher representar cada faixa etária por números sequenciais a partir de 0. Assim, na coluna  $x$  de nossa tabela de vida, teremos:

**Tabela 6.2:** Classes etárias

Classe etária	$x$
0 - 05	0
06 - 10	1
11 - 15	2
16 - 20	3
21 - 25	4

A próxima coluna,  $n$ , informará o número de indivíduos que estavam vivos no início daquela faixa etária. Já o número de indivíduos que morreram ao longo do intervalo é chamado  $d_x$ . Observe a **Tabela 6.3**. Assim, para  $n_0$  (número de indivíduos que estavam vivos no início da idade 0), temos o total de 16 indivíduos estudados. Para  $n_1$ , o número de indivíduos vivos no início da idade 1, temos oito, já que oito indivíduos morreram ao longo do intervalo de idade anterior. Já  $n_2 = 4$ , visto que, dos oito que iniciaram a idade 2, quatro morreram. O número de indivíduos no início da idade 3,  $n_3$ , é 2, pois dos quatro que iniciaram a idade 2, dois morreram. Veja que este raciocínio nos fornece duas informações, a do total de indivíduos vivos no início do intervalo, que chamamos  $n_x$ , e a do número de indivíduos que morreram ao longo do intervalo, que chamamos  $d_x$ .



**Tabela 6.3:** Número de indivíduos vivos ( $n_x$ ) e mortos ( $d_x$ ) nas cinco classes etárias

x	$n_x$	$d_x$
0	16	8
1	8	4
2	4	2
3	2	1
4	1	–

Pela explicação anterior, podemos concluir que as duas colunas estão correlacionadas da seguinte forma,  $n_{x+1} = n_x - d_x$

Isto quer dizer:

O número de indivíduos vivos no início de uma classe etária ( $n_{x+1}$ ) é dado pelo número de indivíduos vivos no início da classe etária anterior ( $n_x$ ), excluído aqueles que morreram ao longo da idade ( $d_x$ ).

Em nosso exemplo:

$$n_1 = n_0 - d_0$$

$$n_1 = 16 - 8$$

$$n_1 = 8$$

$$\text{Se } N_{x+1} = n_x - d_x$$

$$\text{Então } dx = n_x - n_{x+1}$$

Ou seja, o número de indivíduos que morrem ao longo de um intervalo de idade ( $d_x$ ) é igual ao número de indivíduos vivos no início daquela classe etária ( $n_x$ ), excluído do número de indivíduos que estavam vivos no início da faixa etária seguinte ( $n_{x+1}$ ).

Em nosso exemplo:

$$d_0 = n_0 - n_1$$

$$d_0 = 16 - 8$$

$$d_0 = 8$$

### ATIVIDADE



1. Calcule os valores que faltam para os parâmetros da Tabela a seguir:

Tabela 6.4: Valores de  $n_x$  e  $d_x$

x	$n_x$	$d_x$
0	100	80
1		1
2	19	1
3	18	
4	15	7
5		6
6	2	2

### RESPOSTA COMENTADA

$$\text{Se } n_1 = n_0 - d_0, n_1 = 20$$

$$d_3 = n_3 - n_4, d_3 = 3$$

$$n_5 = n_4 - d_4, n_5 = 8$$

Então,

x	$n_x$	$d_x$
0	100	80
1	20	1
2	19	1
3	18	3
4	15	7
5	8	6
6	2	2

### TRABALHANDO UM POUCO MAIS AS INFORMAÇÕES DE NÚMERO DE INDIVÍDUOS E NÚMERO DE MORTES

A partir das colunas  $n_x$  e  $d_x$ , podemos calcular importantes taxas que nos ajudem a descrever uma população: a taxa de sobrevivência e a taxa de mortalidade. Em uma tabela de vida, entretanto, ambas as taxas são específicas para cada faixa etária.



Quando dizemos “número de mortes”, estamos nos referindo ao valor absoluto (número de indivíduos mortos) e, quando tratamos de taxa de mortalidade (ou simplesmente mortalidade), referimo-nos à proporção de indivíduos mortos. O mesmo se aplica à natalidade. Assim, as taxas de sobrevivência e de mortalidade serão representadas por proporções, isto é, variarão de 0 a 1.

A taxa de sobrevivência é representada por  $l_x$ , e a de mortalidade, por  $q_x$ . Para obtermos a taxa de sobrevivência de cada idade específica, dividimos o número de indivíduos de uma classe etária pelo número de indivíduos da classe etária inicial, ou seja:

$$l_x = n_x / n_0$$

Como ao longo das idades o  $n_x$  (número de indivíduos) vai diminuindo e o  $n_0$  é constante, a taxa de sobrevivência de uma classe é sempre menor que a da classe anterior.

### ATIVIDADE



2. Na tabela a seguir são mostrados os valores de  $l_0$  e  $l_1$ . Calcule  $l_2$ ,  $l_3$  e  $l_4$ .

**Tabela 6.5:** Dados de  $n_x$ ,  $d_x$  e  $l_x$  (apenas para as idades 0 e 1)

x	$n_x$	$d_x$	$l_x$
0	16	8	1
1	8	4	0,5
2	4	2	
3	2	1	
4	1		

### RESPOSTA COMENTADA

$$\text{Se } l_2 = n_2 / n_0 \quad l_2 = 0,25$$

$$l_3 = n_3 / n_0 \quad l_3 = 0,125$$

$$l_4 = n_4 / n_0 \quad l_4 = 0,062$$

Então,

x	$n_x$	$d_x$	$l_x$
0	16	8	1
1	8	4	0,5
2	4	2	0,25
3	2	1	0,125
4	1		0,062

É bem fácil, não? Então, como calcular a taxa de mortalidade de cada idade específica?

De fato, você deve encontrar esta fórmula para o cálculo da taxa de mortalidade em tabelas de vida de alguns livros recomendados de Ecologia. Entretanto, ela não nos traz informações adicionais, ou seja, se soubermos a taxa de sobrevivência, saberemos a taxa de mortalidade. Se optarmos por calcular a taxa de mortalidade dividindo o número de mortos em cada faixa etária ( $d_x$ ) pelo número de indivíduos vivos no início da mesma idade ( $n_x$ ), obteremos uma proporção que indicará diretamente em qual faixa etária aquela população estará mais vulnerável, que deve ser aquela que apresente maior taxa de mortalidade.

$$\text{Então, } q_x = \frac{d_x}{n_x}$$

### ATIVIDADE



3. Em nossa tabela apresentamos os valores de  $q_x$  para as idades 0 e 1. Calcule  $q_2$ ,  $q_3$  e  $q_4$ .

Tabela 6.6: Dados de  $n_x$ ,  $d_x$ ,  $l_x$  e  $q_x$  (apenas para as idades 0 e 1)

x	$n_x$	$d_x$	$l_x$	$q_x$
0	16	8	1	0,5
1	8	4	0,5	0,5
2	4	2	0,25	
3	2	1	0,125	
4	1		0,062	

### RESPOSTA COMENTADA

$$q_2 = d_2/n_2 = 2/4 = 0,5$$

$$q_3 = d_3/n_3 = 1/2 = 0,5$$

$$q_4 = d_4/n_4 = 0/1 = 0$$

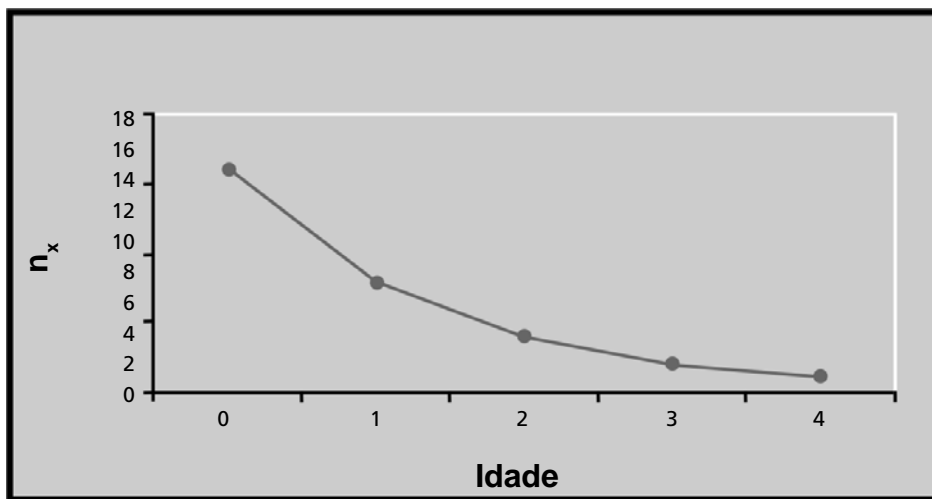
Então,

x	$n_x$	$d_x$	$l_x$	$q_x$
0	16	8	1	0,5
1	8	4	0,5	0,5
2	4	2	0,25	0,5
3	2	1	0,125	0,5
4	1		0,062	0

## REPRESENTANDO OS DADOS DE SOBREVIVÊNCIA GRAFICAMENTE: CONSTRUINDO UMA CURVA DE SOBREVIVÊNCIA

Os dados de sobrevivência apresentados em uma tabela de vida também podem ser apresentados em um gráfico, mostrando de forma mais facilmente identificável como ocorre a mortalidade ao longo das faixas etárias. Para construirmos, então, uma curva de sobrevivência, deveríamos ter, no eixo X, as idades e, no eixo Y, o número de indivíduos.

Voltando ao nosso exemplo, observe a representação dos dados de nossa tabela na forma de uma curva de sobrevivência na **Figura 6.3**.



**Figura 6.3:** Curva de sobrevivência para os dados da tabela de estudo.

Observando a **Figura 6.3**, tem-se a impressão de que a mortalidade é maior entre as idades 0 e 1. Entretanto, se verificarmos atentamente, concluiremos que o número de indivíduos está sempre sendo reduzido à metade de uma faixa etária para a outra, o que significa mortalidade constante. Como então, fazer para que a curva de sobrevivência mostre isto? O uso de logaritmos é a solução! Mas, por quê?

Vamos analisar os dados juntos.

**Tabela 6.7:** Cálculos de  $\log n_x$

x	$n_x$	$\log n_x$
0	16	1,204119
1	8	0,903089
2	4	0,602059
3	2	0,301029
4	1	0

Vamos analisar as diferenças entre os  $n_x$  subsequentes e entre os logs de  $n_x$  também subsequentes (circuladas):

$$n_0 - n_1 = 16 - 8 = 8$$

$$\log n_0 - \log n_1 = 0,301$$

$$n_1 - n_2 = 8 - 4 = 4$$

$$\log n_1 - \log n_2 = 0,301$$

$$n_2 - n_3 = 4 - 2 = 2$$

$$\log n_2 - \log n_3 = 0,301$$

Como você pode ver, diferentemente de quando consideramos os valores absolutos de  $n_x$ , as diferenças, quando transformamos os dados em logaritmos decimais, são as mesmas. Isto, portanto, indica taxas iguais. Então, nossa curva de sobrevivência ficará assim:

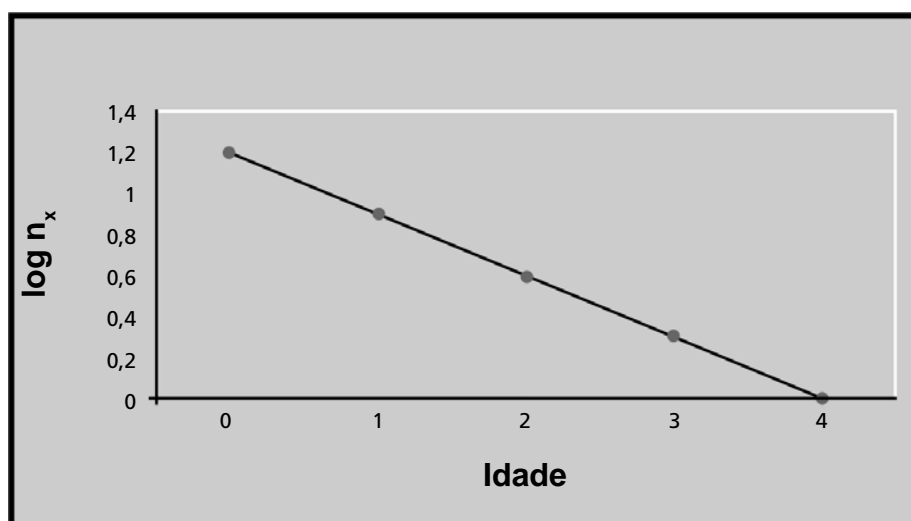


Figura 6.4: Curva de sobrevivência, transformados os dados em logaritmos.

Uma outra opção é plotar o  $n_x$ , mas em um papel com escala logarítmica no eixo y, o que também forneceria a taxa.

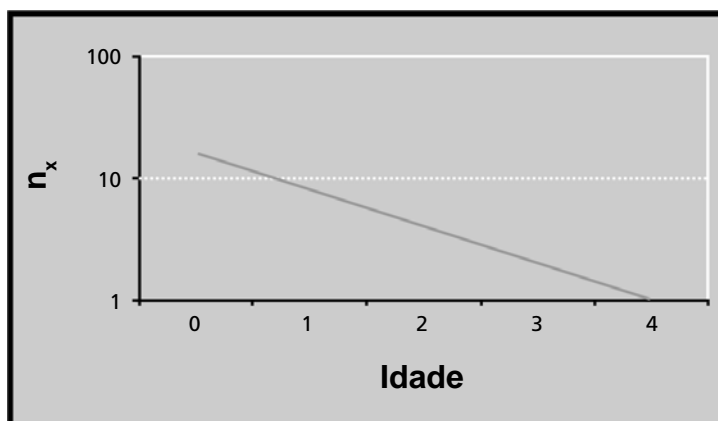
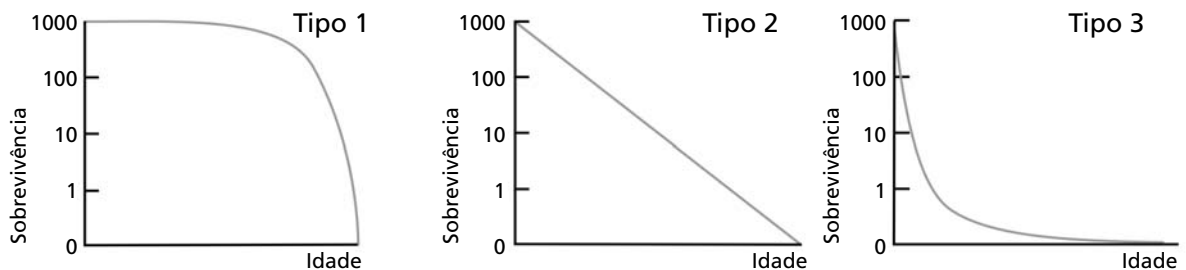


Figura 6.5: Curva de sobrevivência com os valores de  $n_x$  em escala logarítmica no eixo y.

Como você pode ver, nos dois gráficos, usando-se os valores dos logaritmos decimais (ou seja, de base 10) de  $n_x$  ou diretamente os valores de  $n_x$  em uma escala logarítmica, observa-se claramente que a redução de indivíduos ao longo das faixas etárias é constante, ou seja, a taxa de mortalidade é constante.

Em nosso exemplo, verificamos que a taxa de mortalidade é constante, já que o número de indivíduos é reduzido à metade de uma faixa etária para a seguinte. Só que, todas as populações apresentam a mesma curva de sobrevivência? É claro que não! Mas para podermos compará-las, uma primeira padronização é importante – a das idades. Afinal, como comparar espécies com longevidades muito diferentes? Imagine comparar a curva de sobrevivência de um elefante com a de um rato! E olhe que ambos são mamíferos! Uma solução é classificarmos a vida de um organismo em períodos que qualquer ser vivo apresente: o período pré-reprodutivo, o reprodutivo e o pós-reprodutivo. Com isso, reconhecem-se três tipos básicos de curvas de sobrevivência, conforme a classificação de Pearl (1928) (Figura 6.6). Entretanto, é importante ressaltar que, entre os dois extremos (Tipos I e III), existe um espectro de variação, havendo, inclusive, curvas difíceis de caracterizar como de um tipo ou outro.



**Figura 6.6:** Os três tipos de curvas de sobrevivência de acordo com Pearl (1928). Modificado de Krebs, 1994.

Na curva do Tipo I, a mortalidade concentra-se na fase pós-reprodutiva; na do Tipo II a mortalidade é constante; e na do Tipo III, a maior mortalidade é verificada na fase pré-reprodutiva. Claramente, espécies que apresentam cuidado parental, aumentam as chances de sobrevivência de sua prole até a reprodução, tendendo a ter maior sobrevivência na fase pré-reprodutiva.



#### ATIVIDADE

4. Vamos pensar nos dois tipos extremos de curvas de sobrevivência, a do tipo I e a do tipo III. Para as espécies relacionadas, coloque I ou III, dependendo das características que você conheça de cada uma:

- |                                   |                                  |
|-----------------------------------|----------------------------------|
| <input type="checkbox"/> Elefante | <input type="checkbox"/> Minhoca |
| <input type="checkbox"/> Mosquito | <input type="checkbox"/> Gorila  |
| <input type="checkbox"/> Barata   | <input type="checkbox"/> Urso    |
| <input type="checkbox"/> Gavião   | <input type="checkbox"/> Peixe   |
| <input type="checkbox"/> Rã       | <input type="checkbox"/> Anta    |

#### RESPOSTA COMENTADA

Se você tiver respondido I, III, III, I, III, I, I, III, I, você está certo. Espécies que apresentam cuidado parental, como o elefante, o gorila, o urso, o gavião e a anta, apresentam a curva do tipo I, com a mortalidade concentrada após a reprodução. Contudo, espécies que não cuidam de sua prole, como o mosquito, a barata, a minhoca, peixes e rãs em geral, têm alta mortalidade na fase pré-reprodutiva, e a sobrevivência da espécie é garantida pela numerosa prole.

#### COLETANDO DADOS PARA CONSTRUIR UMA TABELA DE VIDA

Muito bom! Você já aprendeu como calcular os dados de uma tabela de vida e como convertê-la em uma curva de sobrevivência. Mas como coletar dados para construir uma tabela de vida?

A primeira coisa que devemos saber é que, a partir da coluna  $n_x$  ou  $d_x$ , podemos calcular todas as outras. Assim, para construir a tabela de vida de uma população, precisamos saber  $n_x$  ou  $d_x$ .

A forma mais direta, embora não a menos trabalhosa e viável, é fazer o acompanhamento dos indivíduos da mesma idade desde o seu nascimento até a sua morte, anotando-se a idade de morte do primeiro ao último indivíduo. A este grupo de indivíduos nascidos na mesma época e, portanto, da mesma idade, dá-se o nome de *coorte*, e a tabela de vida resultante deste tipo de acompanhamento direto também recebe o nome de *tabela de vida de coorte*, ou *horizontal*.

Uma outra forma de construir uma tabela de vida é amostrar um grupo de indivíduos de idades diferentes de uma população. A partir deste grupo, contar o número de indivíduos em cada faixa etária e considerá-lo como o  $n_x$ . É claro que estes indivíduos não nasceram em uma mesma época; logo, não formam uma coorte. Vamos a um exemplo:



suponhamos que uma amostragem de 170 indivíduos de uma população resultou na seguinte distribuição etária, apresentada na **Tabela 6.8**. A partir desta distribuição, calcularam-se os valores de  $l_x$ .

**Tabela 6.8:** Valores de  $l_x$  de uma tabela estática, ou vertical

x	$n_x$	$l_x$
0	50	1
1	45	0,9
2	40	0,8
3	35	0,7

Observe a **Tabela 6.8**. Quando dizemos que  $l_1 = 0,9$ , dividimos  $n_1$  por  $n_0$ . Assim, estamos supondo que os 45 indivíduos com idade 1 eram 50 na idade 0. Da mesma forma, assumimos que os 40 indivíduos na idade 2 eram 50 na idade 0, daí  $l_2 = 0,8$ . Isso significa dizermos que a natalidade é constante, ou seja, que, no exemplo, estão sempre nascendo 50 indivíduos, o que não necessariamente é real. Entretanto, esta é uma limitação pela qual, às vezes, temos de optar, porque a dificuldade da utilização do método de acompanhamento direto inviabilizaria o estudo, caso se trate, por exemplo, de uma espécie com longevidade de 100 anos. À tabela construída a partir desse método indireto de obtenção da mortalidade, chamamos *tabela de vida estática ou vertical*.

Uma tabela estática também pode ser construída obtendo-se, primeiro, a coluna  $d_x$ . Por exemplo, coletando as conchas vazias de uma espécie de molusco, ou seja, moluscos mortos, o número de conchas em cada classe de tamanho, que reflete a idade, será o  $d_x$ ; a partir dela, pode-se calcular o  $n_x$ .



É importante chamar atenção para o fato de que uma tabela estática será exatamente igual a uma de coorte para uma mesma população, se o ambiente não mudar de ano para ano e a população estiver em equilíbrio. Sendo assim, as taxas de natalidade e mortalidade de cada idade específica estarão CONSTANTES.



### ATIVIDADE

5. A seguir, é apresentado um quadro comparativo das vantagens e desvantagens da obtenção da mortalidade idade específica, ou seja, específica para cada idade, pelo método direto e pelo indireto.

a. Complete o quadro:

	Direto	Indireto
Tempo de estudo		
Trabalho		
Custo		
Confiabilidade		

b. A partir das informações anteriores para cada uma das espécies destacadas, coloque D, se você achar que o mais adequado seja o acompanhamento direto de uma coorte, ou I, se a forma indireta for a melhor opção para construir uma tabela de vida. Justifique.

- ( ) Borboleta
- ( ) Tartaruga-marinha
- ( ) Baleia
- ( ) Planta herbácea

Justificativa: \_\_\_\_\_  
 \_\_\_\_\_  
 \_\_\_\_\_  
 \_\_\_\_\_

### RESPOSTAS COMENTADAS

a. As vantagens e as desvantagens dos métodos podem ser observadas a seguir:

	Direto	Indireto
Tempo de estudo	Mais demorado	Mais rápido
Trabalho	Mais trabalhoso	Menos trabalhoso
Custo	Mais caro	Mais barato
Confiabilidade	Mais confiável	Menos confiável (assume natalidade constante)

b. D, I, I, D. A justificativa baseia-se na longevidade das espécies. Enquanto borboletas e plantas herbáceas têm menor longevidade e poderiam ter acompanhamento direto, a tartaruga-marinha e a baleia, por viverem muitos anos, são mais adequadas para o cálculo indireto da mortalidade.



É importante ressaltar que, a despeito da maneira como sejam coletados os dados para a construção de uma tabela de vida, o procedimento deve ser repetido durante um período que inclua algumas gerações. Se as tabelas, em sucessivos períodos de estudo, apresentarem a mesma distribuição proporcional de indivíduos em cada faixa etária, a população terá atingido uma Distribuição Etária Estável (DEE). Assim, os valores de  $l_x$  devem permanecer constantes, e a população terá uma taxa de crescimento também constante.

Outra questão importante para a construção de uma tabela de vida é a determinação das faixas etárias. Que unidade de tempo usar? Dias, meses, anos? Que intervalos aplicar? Estas definições dependem do ciclo de vida e da longevidade da espécie considerada. Para uma planta com longevidade média de 100 anos, a unidade de tempo deve ser anos, e os intervalos podem ser definidos por uma década, por exemplo. Um animal que viva 15 dias pode ter faixas etárias definidas por três dias, por exemplo. Um besouro, que passa pelas fases de ovo, larva, pupa e adulto, pode ter estas fases como suas idades.

#### ATIVIDADE



6. Para cada espécie citada, proponha faixas etárias, considerando seu ciclo de vida e sua longevidade média:

Borboleta: \_\_\_\_\_

Gato: \_\_\_\_\_

Homem: \_\_\_\_\_

#### RESPOSTA COMENTADA

*Borboleta* → ovo, larva, pupa e adulto, tendo-se em vista as fases do seu ciclo de vida (este ciclo total pode durar, em média, de 30 a 60 dias).

*Gato* → 3 anos.

*Homem* → 6 anos.

*Na verdade, o critério desta divisão em faixas etárias depende da longevidade de cada organismo estudado, como você viu anteriormente. Considerando-se que a borboleta apresenta um ciclo de vida muito mais curto que o do gato, que, por sua vez, apresenta longevidade menor que a do homem, os intervalos de faixas etárias devem ser cada vez maiores.*



A partir de uma amostragem em uma população para a verificação de sua distribuição etária, pode-se também construir um diagrama de distribuição etária, comumente chamado pirâmide etária, que é a representação gráfica da proporção dos indivíduos em cada faixa etária, sendo os indivíduos mais jovens colocados na base e os mais velhos no ápice.

Considerando-se os três períodos pelos quais qualquer espécie passa, pré-reprodutivo, reprodutivo e pós-reprodutivo, temos que, quando a base desta pirâmide é bastante larga, a população tem alta taxa de natalidade, devendo estar, portanto, em crescimento. Quando a base é igual ou menor que o meio e/ou o ápice da pirâmide, a taxa de natalidade é igual ou menor do que a de mortalidade, o que é característico de populações relativamente estáveis ou em declínio. Embora a representação de pirâmides etárias possa ser utilizada em quaisquer organismos, ela aparece mais freqüentemente no caso de estudos demográficos com populações humanas.

### TRABALHANDO UM POUCO MAIS COM A TABELA DE VIDA DE COORTE: TABELA DE FERTILIDADE

Quando você constrói uma tabela de vida de coorte, você acompanha os indivíduos desde seu nascimento até sua morte. Portanto, acompanha também sua reprodução, quer dizer, em que idade se reproduzem e quantos filhos têm. A partir destes dados é possível construir uma tabela de fertilidade, a partir da qual se possa falar, em termos numéricos, sobre o comportamento da população.

Vamos voltar a trabalhar com aquela nossa tabela de vida do começo. Entretanto, é importante considerar que, para uma tabela de fertilidade, apenas as fêmeas são consideradas, pois elas é que limitam o crescimento da população. Em outras palavras, o número de filhotes que uma população pode produzir é uma função do número de fêmeas que esta população possui.

Observe a **Tabela 6.9**. Tivemos, na idade 0, 16 indivíduos fêmeas, dos quais nenhum se reproduziu. Na idade 1, das oito fêmeas, apenas duas se reproduziram, e cada uma produziu duas fêmeas. Assim, a média de fêmeas por indivíduo fêmea nesta faixa etária é de 0,5 (quatro filhotes fêmeas por oito fêmeas adultas, ou seja 0,5 fêmea/fêmea). Na idade 2, quatro fêmeas se reproduziram, sendo que uma produziu duas fêmeas, outra teve quatro fêmeas, e as outras duas deram à luz três fêmeas. Logo, a média de fêmeas por fêmea na idade 2 é de três (2 fêmeas + 4 fêmeas + 3 fêmeas + 3 fêmeas/4 fêmeas adultas = 3 fêmeas filhotes/fêmea adulta). Nas idades 3 e 4, nenhuma fêmea se reproduziu. A esta média de filhotes fêmeas por fêmea em cada faixa etária, chamamos  $b_x$  (fecundidade).

**Tabela 6.9:** Média de filhotes fêmeas por fêmea em cada faixa etária

Idade	Nº de fêmeas	Nº de filhotes	$b_x$
0	16	0	0
1	8	4	0,5
2	4	12	3,0
3	2	0	0
4	1	0	0

Sabemos, entretanto, que nem todos estes filhotes chegarão à idade adulta, pois, em cada faixa etária, morrerão alguns indivíduos. Para inferirmos a probabilidade de sobrevivência destes filhotes fêmeas, multiplicamos o  $b_x$  pela taxa de sobrevivência de suas mães, assumindo que a dos filhotes será a mesma. Assim, a coluna  $l_x b_x$  fornecerá a informação que buscamos.

Se agora somarmos todos os  $l_x b_x$ , teremos um valor que representa o número de filhotes fêmeas produzido por fêmea em toda a sua vida, ou a taxa líquida de reprodução, aqui representada por  $R_0$ .

$$\text{Assim: } R_0 = \sum l_x b_x.$$

Se  $R_0 = 1$ , cada fêmea produz uma fêmea em toda a sua vida, o que significa que a população está estável.

Se  $R_0 < 1$ , a população está diminuindo, pois cada fêmea não está se repondo na população.

Se  $R_0 > 1$ , a população está crescendo, visto que cada fêmea está deixando mais de um indivíduo fêmea para a próxima geração.

### ATIVIDADE



7. Calculando a fertilidade e a taxa reprodutiva líquida (taxa de reposição).

a. Complete a tabela:

**Tabela 6.10:** Valores de  $n_x$ ,  $l_x$  e  $b_x$ 

x	$n_x$	$l_x$	$b_x$	$l_x b_x$
0	16	1	0	
1	8	0,5	0,5	
2	4	0,25	3,0	
3	2	0,125	0	
4	1	0,062	0	

x	$n_x$	$l_x$	$b_x$	$l_x b_x$
0	16	1	0	0
1	8	0,5	0,5	0,25
2	4	0,25	3,0	0,75
3	2	0,125	0	0
4	1	0,062	0	0

b. Qual o valor de  $R_0$  para a tabela anterior? O que você pode dizer sobre a variação em número dessa população?

---

---

---

**RESPOSTA COMENTADA**

$R_0 = 1$ . Assim, a população está estável, ou seja, cada fêmea produz uma fêmea em toda a sua vida.

### Uso da tabela de vida no manejo e na conservação de espécies

O manejo de populações silvestres pode ser dividido em três áreas: controle de pragas, conservação e uso sustentável (CAUGHLEY; SINCLAIR, 1994). Em controle de pragas, objetiva-se reduzir o impacto de uma população, enquanto, na conservação, tem-se por objetivo interromper o declínio de uma população ou fazê-la crescer. O objetivo do uso ou da exploração sustentável é manejar uma população de tal modo que o seu uso não implique redução futura do tamanho da população, nem afete negativamente o ambiente em questão. Assim, a exploração sustentável é aquela feita de maneira ecologicamente correta no presente, de modo a não interferir na sua disponibilidade para as gerações futuras.

Em qualquer uma destas áreas, uma ferramenta de estudo importante tem sido a tabela de vida, e, mais ainda, a tabela de fertilidade. Por exemplo, espécies de parasitóides podem ser acompanhadas quanto à sobrevivência e à reprodução em diferentes temperaturas, de modo que se construa uma tabela de vida e de fertilidade na qual se possa avaliar a capacidade potencial das espécies de controlar uma determinada praga agrícola em uma região. Do mesmo modo, podemos, por meio de uma

tabela de vida e de fertilidade, quantificar as taxas de mortalidade e de fertilidade por faixas etárias e, com base nos dados ecológicos da espécie, traçar um plano de manejo para a recuperação do crescimento e a preservação desta espécie (conservação), ou, se for o caso, organizar uma estratégia de exploração sustentável de uma dada população.

## CONCLUSÃO

Como você pode perceber, as tabelas de vida e de fertilidade são ferramentas muito importantes para conhecermos com detalhes a estrutura de uma população. Quantificar a sobrevivência e a fecundidade em cada faixa etária da população nos permite avaliar a condição ecológica da população e ajudar a traçar um diagnóstico de suas tendências de crescimento e sobrevivência. A construção de uma tabela de vida e de fertilidade pode auxiliar tanto na pesquisa básica de populações naturais quanto na pesquisa aplicada fornecendo subsídios para o controle de pragas agrícolas, a conservação de espécies ameaçadas ou, ainda, a exploração sustentável de populações e espécies de interesse econômico.

## RESUMO

Para entender a estrutura e a dinâmica de uma população, é importante o conhecimento de alguns parâmetros, entre os quais a sua natalidade e mortalidade. Estes parâmetros mudam com a idade do indivíduo e, também, possuem características bem distintas nos vários organismos, desde plantas, invertebrados até grandes mamíferos.

As alterações nas taxas de mortalidade ao longo das faixas etárias podem ser descritas e analisadas por meio de uma tabela de vida. Graficamente, os dados podem ser descritos em uma curva de sobrevivência, que é classificada em três tipos básicos: aquela com mortalidade concentrada no fim, no início ou constante ao longo da vida. A tabela de fertilidade sumariza a produção de prole em cada faixa etária, sendo possível, por meio dela, obter a taxa de reprodução líquida da população, ou seja, o saldo quantitativo da população de uma geração para a outra (reposição), o que indica a tendência de sua variação. Estas informações podem ser bastante úteis para o manejo de populações.

## ATIVIDADE FINAL

Uma população de um organismo hipotético foi estudada por oito anos, desde o estabelecimento desta população com 1 indivíduo na idade 0. Foi descrita a distribuição etária desta população em todos os anos de estudo, o que está representado na tabela a seguir:

**Tabela 6.11:** Dados de uma população de um organismo hipotético

Ano	Classes etárias				Tamanho da população total ( $\Sigma n_x$ )	Porcentagem da idade 0 na população
	0	1	2	3		
0	1	0	0	0	1	
1	2	1	0	0	3	
2	5	2	1	0	8	
3	12	5	2	1	20	
4	29	12	5	2	48	
5	70	29	12	5	116	
6	169	70	29	12	280	
7	408	169	70	29	676	
8	985	408	169	70	1632	

Retirado de Krebs (1994).

A partir das informações contidas na tabela:

- a. Faça a tabela de vida desta população para o terceiro ano de estudo, com as colunas  $x$ ,  $n_x$ ,  $d_x$ ,  $l_x$  e  $q_x$ .

---



---

### RESPOSTA COMENTADA

$x$	$n_x$	$d_x$	$l_x$	$q_x$
0	12	7	1,00	0,58
1	5	3	0,42	0,60
2	2	1	0,17	0,50
3	1	1	0,08	1,00



Para construir uma curva de sobrevivência, no eixo  $x$ , pode-se usar o logaritmo decimal de  $n_x$  ou plotar diretamente o  $n_x$  em uma escala logarítmica. A seguir, apresentamos uma tabela com os cálculos de  $\log n_x$ .

$x$	$n_x$	$\log n_x$
0	12	1,08
1	5	0,70
2	2	0,30
3	1	0,00

b. Represente a curva de sobrevivência para o terceiro ano de estudo e classifique-a

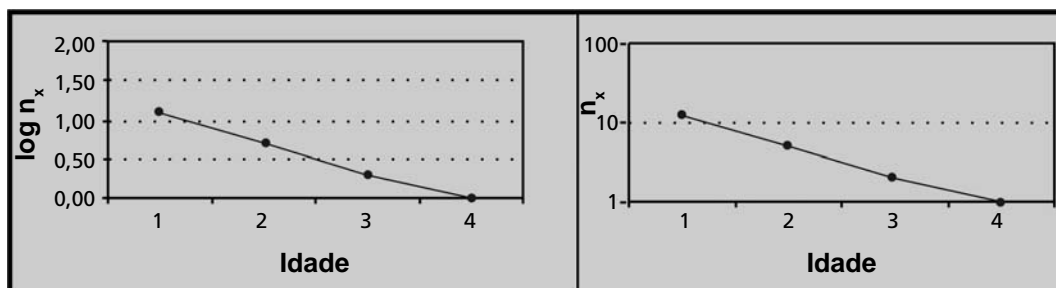
---



---

#### RESPOSTA COMENTADA

Assim, as curvas possíveis são:



A curva de sobrevivência para esta população assemelha-se mais à curva do tipo II, com mortalidade constante ao longo das idades.

c. O que está acontecendo com o número de indivíduos desta população ao longo do tempo de estudo? Justifique.

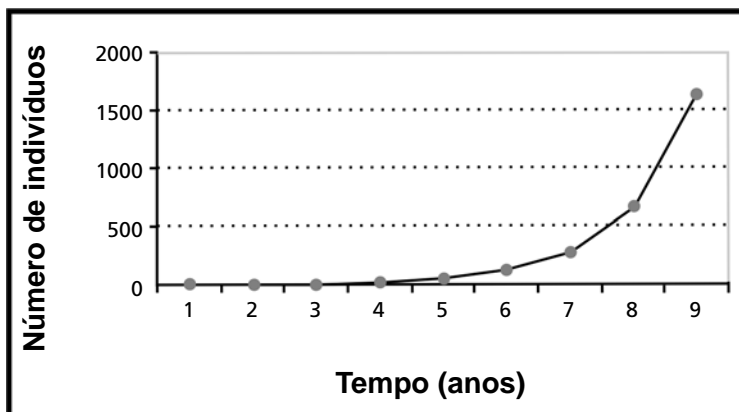
---



---

**RESPOSTA COMENTADA**

Para que o comportamento numérico da população seja mais facilmente visualizado, é interessante construir um gráfico com o número de indivíduos (eixo y) ao longo dos anos (eixo x). Observe a seguir:



d. Calcule a porcentagem de indivíduos em idade 0 e faça um gráfico mostrando a variação desse parâmetro (y) ao longo dos anos de estudo (x). Descreva o que está apresentado.

---



---

**RESPOSTA COMENTADA**

A partir da análise do gráfico construído, observa-se que a população está em crescimento.

Ano	Porcentagem da idade 0 na população
0	100,00
1	66,67
2	62,50
3	60,00
4	60,42
5	60,34
6	60,36
7	60,36
8	60,36



A partir do quarto ano de estudo a porcentagem de indivíduos em idade 0 se estabiliza, indicando uma distribuição etária estável e uma taxa de crescimento constante.

## AUTO-AVALIAÇÃO

Como você viu, existem vários parâmetros que podem ser calculados para uma população através da tabela de vida. Os termos podem parecer complicados no início, mas tente entender o porquê de cada um desses cálculos, em vez de simplesmente decorar as fórmulas. A atividade final é muito importante para avaliar se o conteúdo ficou claro para você. É importante que você perceba o potencial que tem este tópico de estudo e a ferramenta que representa a tabela de vida em estudos de populações em ambientes naturais e modificados pelo homem.



# Formas simples de descrever o crescimento das populações: modelos em Ecologia e na Ciência

AULA

7

## Meta da aula

Descrever o uso dos modelos exponencial e geométrico simples para a descrição do crescimento populacional, destacando a importância de modelos para a compreensão da Natureza.

## objetivos

Esperamos que, após o estudo do conteúdo desta aula, você seja capaz de:

- Aplicar os modelos de crescimento exponencial e geométrico em situações reais.
- Calcular taxas de crescimento a partir de dados de tamanho de população.
- Definir o que são modelos e sua importância para o raciocínio e o avanço do conhecimento.
- Distinguir situações em que um modelo descreve melhor os dados que outro.
- Converter as taxas de crescimento de um modelo geométrico para exponencial.
- Explicar as limitações dos dois modelos para descrever populações crescendo em ambientes com limitada disponibilidade de recursos.

## Pré-requisitos

Para esta aula, é importante que você retome a Aula 6 sobre tabelas de vida, noções de limite e derivada do Módulo 1 da disciplina Elementos de Matemática e Estatística.

## INTRODUÇÃO

Como temos visto, a Ecologia de Populações se preocupa principalmente em entender os fatores que afetam a dinâmica das populações, espacial ou temporal. Previsões sobre quaisquer efeitos ambientais sobre as populações dependem do avanço da teoria sobre a Ecologia de Populações, avanço este que ocorre paralelamente à formulação de modelos, freqüentemente matemáticos. O processo de produção de conhecimento científico não é assim apenas na Ecologia de Populações, e sim em qualquer ciência. Nesta aula, vamos conhecer os modelos básicos usados para descrever o crescimento de uma população.

## CRESCIMENTO POPULACIONAL E TABELAS DE VIDA

Como você viu no estudo das tabelas de vida (Aula 6), elas permitem uma previsão do crescimento da população em uma geração ou de um intervalo de tempo para outro. É bom lembrar que este crescimento pode ser positivo (aumento do tamanho da população) ou negativo (diminuição do tamanho da população). Vamos usar um exemplo concreto para lembrar:

**Tabela 7.1:** Tabela de vida hipotética para uma população de 50 indivíduos que vivem no máximo cinco meses ( $R_0$  é o somatório de  $l_x b_x$ , e  $T$  é calculado pela razão entre o somatório de  $x l_x b_x$  e  $R_0$ )

Idade	Número de indivíduos vivos até a idade $x$	Sobrevida	Fecundidade		
$x$	$n_x$	$l_x$	$b_x$	$l_x b_x$	$x l_x b_x$
0	50	1,00	0,00	0,00	0,00
1	25	0,50	3,00	1,50	1,50
2	15	0,30	5,00	1,50	3,00
3	8	0,16	8,00	1,28	3,84
4	3	0,06	3,00	0,18	0,72
5	0	0,00	0,00		
$R_0$				4,46	
$T$					2,03
(tempo de geração)					

Na tabela de vida anterior, a multiplicação da sobrevivência em cada idade,  $l_x$  (também chamada supervivência), pela fecundidade em cada idade,  $b_x$ , fornece o número *médio* de filhotes ou sementes efetivamente produzido por cada indivíduo em cada idade. A fecundidade,  $b_x$ , seria o número médio de filhotes na idade  $x$  se todos os indivíduos que nasceram estivessem vivos nesta idade. Entretanto, isto não é verdade, já que alguns terão morrido.

O somatório dos valores de  $l_x b_x$  de cada idade fornece, então, o número médio de filhotes que um indivíduo efetivamente produz ao longo de sua vida. Este somatório é denominado  $R_o$ , e representa uma projeção para o crescimento líquido da população entre uma geração e outra, denominado justamente taxa reprodutiva líquida da população (Aula 6).

O crescimento é dito “líquido” porque representa um saldo final entre nascimentos e mortes, como também de imigração e emigração, em populações abertas. De forma semelhante, a produção de um ecossistema é dita “líquida” quando é resultado do saldo entre a produção primária bruta e a energia gasta na respiração e na manutenção das plantas, como visto na disciplina de Elementos de Ecologia e Conservação, na Aula 9 do Módulo 1.

A palavra *médio* está grifada para ressaltar que existe variação entre os indivíduos no número de filhotes produzido em cada idade. Na idade 3, alguns produzirão um filhote e alguns, 12. Em média, um indivíduo nesta idade produz oito filhotes.

A tabela de vida pode fornecer, então, uma estimativa do crescimento da população para a geração seguinte em  $R_o$ . Este crescimento ocorre de um intervalo para outro, cuja duração é o *tempo de geração* da população, isto é, o tempo médio para que uma nova geração comece a ser produzida.

O tempo médio para o início da produção de uma nova geração é estimado em duas etapas. Primeiro, calcula-se um somatório dos valores  $l_x b_x$  ponderados pela idade, isto é, calcula-se  $x l_x b_x$  para cada idade. Depois, faz-se a razão entre o somatório de  $x l_x b_x$  e o somatório de  $l_x b_x$ . Como usualmente um somatório é representado pela letra grega  $\Sigma$  (sigma maiúsculo), a fórmula para estimar o tempo de geração pode ser escrita como  $T = \Sigma x l_x b_x / \Sigma l_x b_x$ . Quando a idade for um intervalo, pode-se usar o valor médio como o valor de  $x$ . Por exemplo, se o primeiro intervalo for de 0 a 4 dias de idade, o valor de  $x$  será então 2 (a média de 0 e 4).

Como a reprodução ocorre em épocas definidas, pode haver alguma sobreposição entre gerações, que não será total, já que ocorre um intervalo



Foto: Marcus Vinicius Vieira

**Figura 7.1:** Borboletas como estas, migratórias, fotografadas na Serra dos Carajás, PA, reproduzem-se uma só vez, põem seus ovos e morrem.

entre a produção de uma geração e a da seguinte. Em organismos com ciclo de vida anual, como o de muitas borboletas (Figura 7.1), as gerações simplesmente não se sobrepõem: os adultos reproduzem-se uma só vez por ano, põem seus ovos e morrem (OLIVEIRA *et al.*, 1998). Muitas plantas têm ciclo de vida anual, como algumas ervas e gramíneas.



Foto: Fábio Pedreira

**Figura 7.2:** Cuícas do gênero *Marmosops*, marsupiais como este *Marmosops incanus*, têm ciclo de vida anual na Natureza.

Muitos marsupiais pequenos que ocorrem no Brasil, como as cuícas do gênero *Marmosops*, menores que 300g (Figura 7.2), também têm ciclo de vida anual, podendo até ter mais de uma prole durante a estação reprodutiva, mas os poucos adultos que sobrevivem por uma estação não vivem até o ano seguinte (LORINI *et al.*, 1994).



Em organismos ainda maiores, como o do alce e dos grandes ungulados das regiões temperadas, a reprodução ocorre apenas na primavera, cada indivíduo produzindo somente uma prole. Nos grandes ungulados, existe alguma sobreposição entre gerações, porque os indivíduos vivem, em média, 10 anos, mas esta sobreposição não é total porque a reprodução não é contínua.

A duração do tempo de geração dependerá da estrutura etária da população. Se, em um ambiente, a reprodução começar mais cedo na vida, o tempo de geração será menor. Vamos analisar o exemplo do cladócero. Na **Tabela 7.2**, estão agregadas duas tabelas de vida, construídas para a mesma espécie de microcrustáceo, um cladócero do zooplâncton criado em aquário. Cada tabela de vida vai da coluna  $l_x$  à coluna  $l_x b_x$  e apresenta dados da espécie em temperaturas diferentes 15°C e 25°C. Repare nos tempos de geração.

**Tabela 7.2:** Tabelas de vida para o cladócero *Chydorus sphaericus*, crescendo em condições de laboratório em temperaturas de 15°C e 25°C (KEEN, 1967)

Intervalo de idades (dias)	Média do intervalo	15°C			25°C		
		$l_x$	$b_x$	$l_x b_x$	$l_x$	$b_x$	$l_x b_x$
0-4	2	1,00	0,00	0	1,00	0,00	0
5-14	10	1,00	2,88	2,88	0,948	8,27	7,84
15-24	20	1,00	4,80	4,80	0,692	6,94	4,80
25-34	30	1,00	4,80	4,80	0,440	8,18	3,60
35-44	40	1,00	4,64	4,64	0,340	6,05	2,06
45-54	50	1,00	4,56	4,56	0,184	5,00	0,92
55-64	60	0,988	3,28	3,24	0,036	3,33	0,12
65-74	70	0,888	1,53	1,36	0,000	0,00	0,00
75-84	80	0,804	3,03	2,44			
85-94	90	0,656	4,39	2,88			
95-104	100	0,584	3,28	1,92			
105-114	110	0,488	2,30	1,12			
115-124	120	0,328	0,98	0,32			
125-134	130	0,136	0,00	0,00			
$R_0$				34,95			19,34
$T$ (tempo de geração)				50,90			21,40



### ATIVIDADE

1. Compare a taxa reprodutiva líquida ( $R_0$ ) das duas populações de cladóceros. Qual das duas crescerá mais rápido?

---

---

---

### RESPOSTA COMENTADA

A população criada a 25°C de temperatura. Talvez você tenha pensado: “Mas o  $R_0$  da população criada a 15°C não é maior?” Sim, mas o seu tempo de geração também é muito maior que o da população criada a 25°C. Para compararmos taxas de crescimento de populações diferentes, precisamos trazê-las a uma unidade de tempo comum. Você já imaginou como fazer isto? Pense no tempo de geração: 50,9 dias para a população de 15°C e 21,4 dias para a população 25°C. Precisamos calcular uma taxa de crescimento por dia para as duas populações. Basta, então, dividir  $R_0$  pelo tempo de geração para se chegar ao número médio de filhotes produzido por um indivíduo por dia em cada população. A conclusão é que as taxas de crescimento líquido ( $R_0$ ) não são comparáveis, porque se referem a tempos de geração diferentes. É preciso padronizar os tempos de geração.

## TAXA DE CRESCIMENTO GEOMÉTRICO

A padronização da taxa reprodutiva líquida em dias é uma nova taxa de crescimento, em que é usada a notação  $R$  ou  $\lambda$  (letra grega lambda), também chamada taxa de crescimento geométrico. Sim, o crescimento da população seguirá uma *progressão geométrica*.

Progressão geométrica é uma sequência de números na qual a razão entre um termo e o próximo é constante, por exemplo, 1, 2, 4, 8, 16, ... . A razão  $2/1 = 2$ ,  $4/2 = 2$ ,  $8/4 = 2$ , e assim em diante. Esta razão é comumente representada pela letra grega  $\lambda$  (lambda minúsculo). Já numa progressão aritmética, a diferença entre um termo e o próximo é constante, como 1, 2, 4, 6, 8, ... .

Entretanto, a população crescerá como previsto apenas se algumas premissas se confirmarem:

1. se não houver mudança alguma no ambiente;
2. se a estrutura etária se mantiver a mesma, ou  $R$  se manter o mesmo;
3. se o crescimento ocorrer em intervalos (não continuamente).

Para tornar a situação ainda mais simples, podemos até mesmo desconsiderar a estrutura etária e trabalhar apenas com o resultado, isto é, a mudança do tamanho da população entre um intervalo e outro.

Se desconsiderarmos a estrutura etária, trabalharmos apenas com  $R$  e  $N$ , considerarmos que nada muda no ambiente e que  $R$  permanece o mesmo (premissas que acabamos de definir), poderemos prever o crescimento da população a partir de um tempo inicial, chamado tempo 0 (zero). Veja como:

$$\text{Em } t = 1: \quad N_1 = N_0 \cdot R \quad (\text{equação 7.1})$$

$$\text{Em } t = 2: \quad N_2 = N_1 \cdot R \quad (\text{equação 7.2})$$

Podemos substituir  $N_1$  na **equação 7.2** pela **equação 7.1**:

$$N_2 = (N_0 \cdot R) \cdot R = N_0 \cdot R^2$$

#### ATIVIDADE



2. Escreva a equação de crescimento geométrico para o tempo 3 a partir de  $N_0$ . Você é capaz de escrever uma equação geral, que preveja o tamanho em qualquer tempo?

---



---



---

#### RESPOSTA COMENTADA

Se repetirmos o mesmo procedimento que fizemos nas **equações 7.1** e **7.2**, teremos que:

$$N_3 = N_2 \cdot R = [(N_0 \cdot R) \cdot R] \cdot R = N_0 \cdot R^3$$

Você pode perceber que o expoente é o número de intervalos de tempo em que estamos querendo projetar o crescimento da população. A equação geral seria uma equação de crescimento geométrico:

$$N_t = N_0 \cdot R^t \quad (\text{equação 7.3})$$

A partir desta equação, você é capaz de prever o crescimento da população hipotética da **Tabela 7.1** em algumas gerações futuras?



### ATIVIDADE

3. Estime o tamanho da população hipotética da **Tabela 7.1** daqui a cinco gerações. Dica: a unidade de tempo é em gerações, você não precisa se preocupar com o tempo de cada geração. Assim, a taxa reprodutiva líquida será  $R_0$ . O tamanho da população no tempo 0 será o número de indivíduos no início da tabela, 50.

---

---

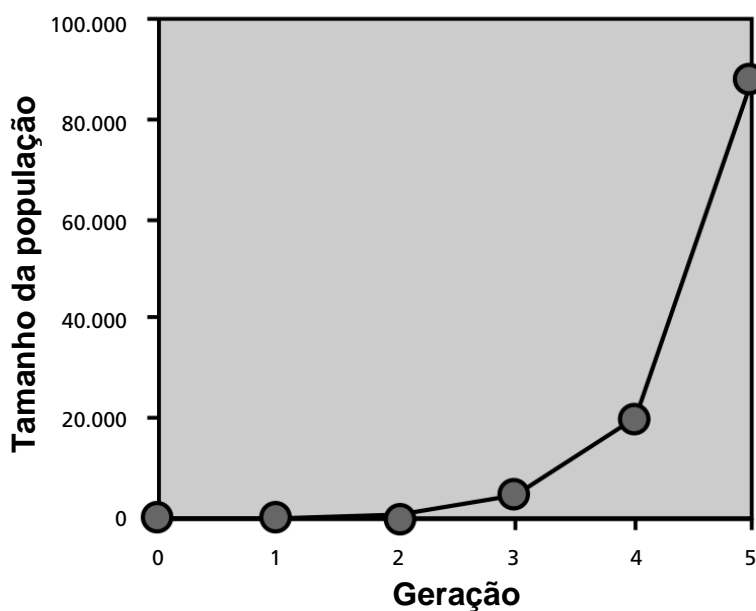
---

### RESPOSTA COMENTADA

Como a unidade de tempo será em gerações,  $R = R_0$  na **equação 7.3**. O valor de  $t$  será 5, já que queremos estimar o tamanho daqui a cinco gerações. Assim, teremos  $N_0 = 50$ ,  $R_0 = 4,46$  (como na **Tabela 7.1**) e  $t = 5$ . Aplicando na equação:

$$N_t = N_0 \cdot R^t \rightarrow N_t = 50 \cdot 4,46^5 = 88.236 \text{ indivíduos!}$$

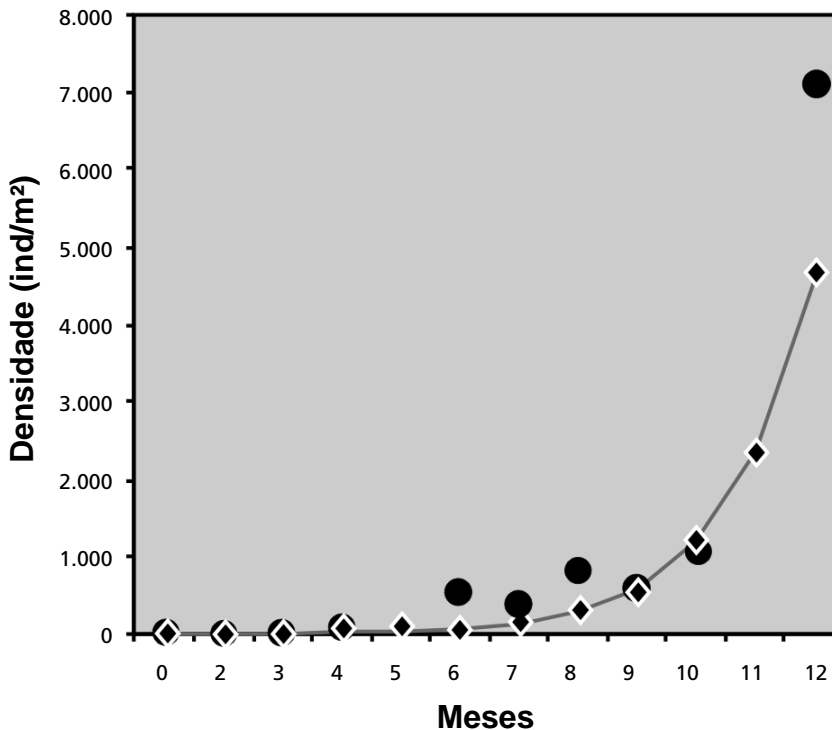
Vamos ver a forma da curva de crescimento geométrico desta população (**Figura 7.3**):



**Figura 7.3:** Crescimento geométrico da população hipotética da **Tabela 7.1**, com  $R_0 = 4,46$  e  $N_0 = 50$ .

Obviamente, se uma população crescesse assim, atingiria números enormes, fatalmente cobrindo todo o planeta! Isto quer dizer que o modelo matemático que acabamos de desenvolver não reflete o que observamos na Natureza, pelo menos para intervalos de tempo muito

grandes. Acredite, acabamos de desenvolver um modelo matemático. Pode até não funcionar para intervalos de tempo muito grandes, mas pode funcionar em laboratório e na Natureza para alguns intervalos de tempo iniciais. Veja o seguinte exemplo (Figura 7.4).



**Figura 7.4:** Comparação entre o crescimento observado e o previsto segundo o crescimento geométrico para uma população do caramujo *Melanoides tuberculata*, da família Thiaridae, em um ponto de uma vala de irrigação em Sumidouro, RJ. Esta é uma espécie invasora, provavelmente introduzida acidentalmente pela criação de peixes exóticos (baseado em GIOVANELLI *et al.*, 2004).

Podemos dizer que o modelo de crescimento geométrico funciona em algum grau, isto é, reflete o padrão geral observado para as populações deste caramujo. Entretanto, não deve funcionar para a maioria das populações na Natureza, já que estas não crescem indefinidamente. Mesmo no caso do caramujo *Melanoides tuberculata*, a população cresceu desta forma porque a espécie havia acabado de invadir o local. Além disso, após o 12º mês, o crescimento reduziu drasticamente (GIOVANELLI *et al.*, 2004).

Por que o modelo de crescimento geométrico não funciona para a maioria das populações? Uma das três premissas que fizemos antes, ou todas as três, deve estar sendo frustrada em situações reais: ou o ambiente muda em um intervalo de tempo para outro, ou  $R$  varia entre

#### ESTRUTURA ETÁRIA ESTÁVEL

A proporção de indivíduos de uma população em cada idade é sua estrutura etária. Esta é dita estável quando não muda com o tempo. Em um ambiente constante há pouco tempo, a estrutura etária ainda reflete condições anteriores e pode levar algum tempo para que se torne estável. Nos primeiros intervalos de tempo, a proporção de indivíduos em cada classe pode mudar um pouco, fazendo com que  $R_0$  e  $R$  também variem. Se o ambiente continua estável, a população fatalmente atinge uma estrutura etária estável, em que  $R_0$  e  $R$  permanecem constantes.

os intervalos, ou o crescimento não é geométrico, e sim contínuo. Na verdade, o mais provável é que qualquer mudança no ambiente afete  $R$ . Mesmo que o ambiente se torne estável,  $R$  ainda pode variar um pouco até a população atingir uma **ESTRUTURA ETÁRIA ESTÁVEL**. Somente a partir daí,  $R$  seria constante, depois de a população atingir uma estrutura etária estável e o ambiente continuar constante. Portanto, o modelo de crescimento geométrico só se aplicaria em situações de ambiente relativamente constante, sem restrições ao crescimento. Na Natureza, isto só aconteceria em fases iniciais do crescimento das populações.

### MODELOS E A REALIDADE

O modelo de crescimento geométrico está, então, “errado”? Não faz sentido perguntar se o modelo de crescimento geométrico está errado. Esta pergunta é que não faz sentido. Modelos não estão “certos” ou “errados”. Modelos podem representar bem ou mal as principais relações entre os objetos de estudo para os quais foram construídos.

Sendo assim, podemos dizer que o modelo de crescimento geométrico não reflete a dinâmica observada na maioria das populações, em que os tamanhos aumentam e diminuem em épocas diferentes. O modelo é apenas uma ferramenta, necessária se quisermos compreender os fatores mais importantes que estejam atuando sobre populações. Na verdade, sobre qualquer objeto de estudo complexo, moléculas, proteínas, populações, comunidades, ou mesmo o universo. Modelos são sempre simplificações da realidade, necessários para lidarmos com a sua complexidade.

Vamos divagar um pouco mais sobre o que são modelos e perceber como estamos usando-os a todo momento, ainda que nem sempre nos demos conta disso. Estamos sempre lidando com modelos quando raciocinamos ou formamos uma imagem de um objeto, seja ele concreto, como a imagem de um livro, seja ele abstrato, como uma população. Tanto a concepção de livro como a de população resultam daquilo que nossos sentidos e sistema nervoso conseguem captar e compreender. Como nossos sentidos são limitados, existem aspectos ligados ao conceito de livro que desconhecemos, como as diferentes substâncias químicas que podem compor a capa da coisa livro e que não conseguimos diferenciar. Na verdade, o livro como um objeto é mais complexo do que aquilo que nossos

sentidos conseguem captar. O que damos conta de formar, graças à nossa limitação humana, é uma descrição simplificada da realidade do livro, um modelo. Não é um modelo matemático, mas mesmo assim é um modelo, na medida em que concentra propriedades que nos permitem reconhecer a realidade representada e alçá-la à condição de objeto de estudo.



Modelos são simplificações da realidade, como o modelo de crescimento geométrico. Modelos não estão certos ou errados, apenas podem funcionar ou não como descrições de propriedades ou de funções de um objeto de estudo.

Agora, voltando às populações, imagine tentar relacionar todos os fatores que afetam uma população na Natureza, seus diversos predadores, competidores, parasitas, alimentos e relação com fatores físicos (temperatura e umidade, por exemplo). A dinâmica de cada um destes fatores teria de ser descrita, e sua relação com a população de estudo determinada. Além disso, há o fato de que os predadores poderiam interagir entre si e com os competidores da população em estudo. Um modelo que tentasse, logo de início, incorporar todos esses fatores se tornaria impraticável e extremamente complexo. É preciso, portanto, simplificar o modelo incorporando apenas os fatores mais importantes para o que se deseja estudar. É preciso também começar com um modelo simples e torná-lo mais complexo aos poucos, se for necessário. A pergunta neste ponto seria: qual o grau de complexidade que um modelo deve ter?

## MODELOS ESTRATÉGICOS X MODELOS PREDITIVOS

A resposta à pergunta anterior depende do que estivermos procurando. Se quisermos aspectos gerais, como os processos básicos e os princípios gerais da dinâmica das populações, este modelo deverá incluir apenas fatores gerais comuns à maioria das populações. Este modelo será capaz de explorar princípios gerais da dinâmica das populações, mas dificilmente permitirá previsões precisas sobre a dinâmica de uma população em um ambiente específico. Será considerado um **MODELO ESTRATÉGICO** (MCCALLUM, 2000).

Se o objetivo for obter previsões sobre uma população ou situação específica, o modelo geral ou estratégico ainda será útil, mas apenas como um ponto de partida. Fatores específicos do ambiente de estudo – que

### MODELO ESTRATÉGICO

É aquele desenvolvido com o objetivo de examinar as propriedades gerais dos objetos de estudo.

Permite ampliar o conhecimento teórico e geral, e não fazer previsões precisas sobre a dinâmica de uma população em um ambiente específico.

#### MODELO PREDITIVO

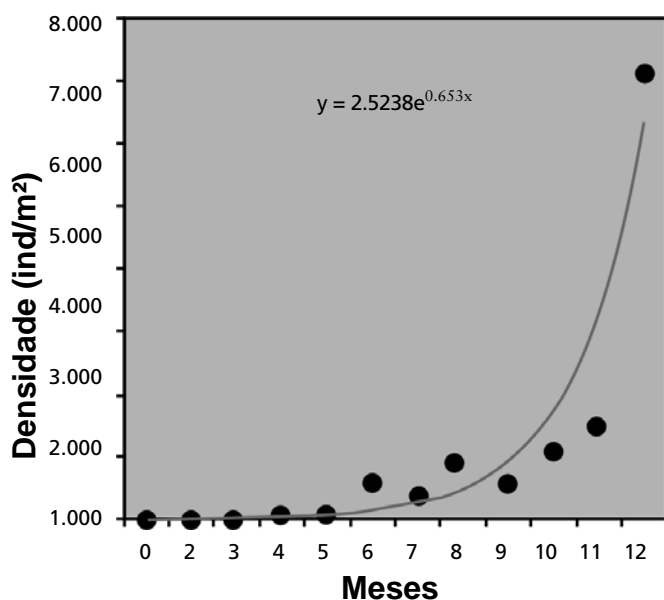
Tem o objetivo de obter estimativas do que pode acontecer com uma população em um ambiente específico. Não permite generalizações teóricas, mas, como é feito “sob medida” para uma situação específica, permite previsões.

são importantes neste ambiente mas não em todos os ambientes – terão de ser adicionados ao modelo. Será gerado, então, um **MODELO PREDITIVO**, que será mais complexo e de aplicação restrita ao ambiente de estudo, sacrificando sua generalidade.

Podemos concluir, então, que os dois tipos de modelos têm vantagens e desvantagens, havendo uma compensação: quando se ganha em generalidade, perde-se em previsibilidade, e vice-versa. Vamos voltar agora ao crescimento das populações e examinar uma alternativa ao modelo de crescimento geométrico.

### CRESCIMENTO GEOMÉTRICO X CRESCIMENTO CONTÍNUO

O crescimento pode não ocorrer entre intervalos, e sim continuamente. A população humana, assim como muitas outras, não tem estação reprodutiva definida; o crescimento ocorre continuamente,



**Figura 7.5:** Os mesmos dados de crescimento populacional do caramujo *Melanoides tuberculata* apresentados na **Figura 7.4**, agora se ajustando uma função exponencial aos dados. A equação da curva ajustada está em destaque. A variável dependente,  $y$ , é a densidade do caramujo, e a variável independente,  $x$ , é o tempo em meses.

e, a cada instante, a população muda seu tamanho. Uma consequência da reprodução contínua é que as gerações se sobrepõem totalmente. Um modelo em que o crescimento ocorresse continuamente seria mais apropriado ao estudo do crescimento da população. O crescimento não seria descrito como se ocorresse aos saltos, mas continuamente, a cada instante. Que tipo de função descreveria o crescimento de uma população a cada instante? A função exponencial (**Figura 7.5**).

Qual seria a diferença em relação ao crescimento geométrico? Tanto no crescimento geométrico como no exponencial, o tamanho da população no futuro dependerá do tamanho da população no presente.



**ATIVIDADE**

4. Volte à Aula 5 do Módulo 1 da disciplina Elementos de Matemática e Estatística. Recorde o que é um limite de uma função e uma derivada. Você saberia agora que método matemático usar para determinar a variação instantânea no tamanho da população?

---



---



---

**RESPOSTA COMENTADA**

*No crescimento exponencial, a unidade de tempo de crescimento é mínima, um instante apenas. Podemos calcular a variação instantânea do tamanho populacional no limite, quando o tempo tende a zero. Esta será a derivada da função exponencial. Dizendo de outra forma, seria uma tangente à função exponencial no ponto correspondente ao momento que queremos estimar.*

A função exponencial que precisamos estimar não é apenas  $e^x$  (uma função exponencial comum), em que  $x$  seria o tempo. Temos de considerar também o tamanho da população naquele instante. Precisamos, então, de uma equação, semelhante à **equação 7.3** do crescimento geométrico, que descreva um aumento exponencial em função do tamanho da população a cada instante. Esta equação, portanto, deve conter uma derivada. Uma equação assim se torna uma *equação diferencial*, uma equação que, como o nome indica, está relacionada ao cálculo diferencial.

Equação diferencial é uma equação que contém derivadas. Um exemplo seria  $dx/dy = -4x - 6$ . Para que uma equação diferencial possa ser usada para prever, por exemplo, o tamanho da população no futuro, é preciso resolvê-la de forma a expressar a mesma relação eliminando a derivada. Assim, a solução de uma equação diferencial é sempre uma outra equação, mas sem derivadas. Para resolver uma equação diferencial são necessárias técnicas de integração. Para resolver a equação anterior, primeiro, é preciso rearranjá-la como  $dy = -(4x + 6)dx$ . A integração de ambos os lados resulta em  $y = -2x^2 + 6x + C$ , em que  $C$  é uma constante. Esta é a solução.

Você não precisa aprender a resolver equações diferenciais (o que exigiria um curso inteiro de cálculo diferencial e integral), mas precisa guardar a noção do que representa uma equação diferencial.

A equação diferencial para o crescimento exponencial de uma população é:

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (\text{equação 7.4})$$

Você consegue ler esta equação e perceber o que quer dizer para uma população?

#### ATIVIDADE



5. Tente descrever em palavras o significado da **equação 7.4** para uma população.

---

---

---

---

#### RESPOSTA COMENTADA

A tradução da **equação 7.4** em palavras seria mais ou menos a seguinte: a taxa de crescimento instantâneo de uma população é correspondente ao tamanho desta população naquele instante, multiplicado por uma constante.

### A TAXA INTRÍNSECA DE CRESCIMENTO, $r$

A constante da **equação 7.4**,  $r$ , é denominada taxa intrínseca de crescimento. Chama-se intrínseca porque, como a palavra diz, depende das características biológicas dos indivíduos da população, no ambiente específico. Multiplicando  $r$  pelo tamanho populacional num determinado instante, temos a taxa de crescimento da população nesse instante, que é a derivada  $dN/dt$ . A taxa intrínseca de crescimento é o resultado do balanço entre natalidade e mortalidade, imigração e emigração, em um intervalo de tempo instantâneo, de uma população em ambiente específico. Considerando uma população fechada, a taxa intrínseca de crescimento populacional seria:

$$r = n - m$$

ou seja, a taxa intrínseca de crescimento seria igual à diferença entre as taxas também instantâneas de natalidade ( $n$ ) e mortalidade ( $m$ ).

Como vimos no crescimento geométrico, há algumas premissas. O modelo de crescimento exponencial funcionará ou será apropriado se:

1. não houver mudança no ambiente;
2. se mantiver o mesmo  $r$ ;
3. o crescimento ocorrer continuamente.

As duas primeiras premissas são muito semelhantes às do modelo de crescimento geométrico. A diferença entre os dois está na terceira premissa, que caracteriza o modelo com reprodução e crescimento contínuos.

## PREVISÕES SOBRE O TAMANHO DE UMA POPULAÇÃO CRESCENDO CONTINUAMENTE

Examine novamente a equação diferencial  $dN/dt = rN$  (equação 7.4). Ela permite fazer previsões sobre o tamanho da população no futuro? Não. Permite apenas determinar a taxa de variação em um instante. Para determinar o tamanho da população algum tempo depois, é preciso resolver esta equação diferencial, isto é, torná-la uma equação sem derivadas. A equação diferencial pode ser resolvida por técnicas de integração, que você não precisa conhecer se aceitar que sua solução é:

$$N_t = N_0 e^{rt} \quad (\text{equação 7.5})$$

em que  $e$  é a base dos logaritmos naturais ou neperianos, e  $t$ , o intervalo de tempo.

### ATIVIDADE



6. Compare as **equações 7.3 e 7.5**, dos crescimentos geométrico e contínuo, respectivamente. Quais parâmetros são idênticos e quais são diferentes?

---



---



---



---

### RESPOSTA COMENTADA

As duas equações são semelhantes, diferindo apenas no parâmetro que multiplica o tamanho da população no tempo 0 (zero),  $N_0$ . No crescimento geométrico, este parâmetro é a taxa de crescimento líquido,  $R$ , elevada a  $t$  (o número de intervalos de tempo), ou seja,  $R^t$ . No crescimento contínuo,  $N_0$  é multiplicado por  $e^t$ .

Assim, as equações dos crescimentos geométrico e exponencial diferem apenas no último parâmetro. É possível, então, transformar uma taxa de crescimento geométrico em uma taxa equivalente de crescimento exponencial, contínuo. Considere novamente o exemplo da **Figura 7.4**. Ajustando um modelo de crescimento geométrico, obtemos  $R = 1,92$ . Se quisermos achar um valor equivalente considerando o crescimento e a reprodução contínuos, basta acharmos a relação entre as duas taxas quando:

$$R^t = e^{rt}.$$

Para facilitar a álgebra, vamos trabalhar com o logaritmo neperiano. Transformando todos os parâmetros em logaritmos, mantém-se a relação de igualdade da equação. Assim:

$$\ln R^t = \ln e^{rt} \quad (\text{equação 7.6})$$

em que  $\ln$  representa o logaritmo neperiano. Acontece que:

1. O logaritmo de qualquer potência, como  $R^t$ , é igual a  $\ln R^t = t \ln R$ . Da mesma maneira,  $\ln e^{rt} = rt \ln e$ .

2. O logaritmo de um número que é a própria base do logaritmo é igual a 1 (um). Por exemplo,  $\log_{10} 10 = 1$ ,  $\log_2 2 = 1$  (lembre-se de que o subscrito indica a base). Logo, como a base dos logaritmos naturais é o próprio  $e$ ,  $\ln e = 1$ .

Aplicando estes princípios básicos à **equação 7.6**, temos:

$$t \ln R = rt \quad (\text{equação 7.7})$$

Podemos eliminar  $t$  da **equação 7.7**, já que multiplica ambos os lados. Sua eliminação não altera a igualdade, que se resume a:

$$\ln R = r \quad (\text{equação 7.8})$$

Chegamos, então, à relação entre as duas taxas, dos crescimentos geométrico e contínuo. Para encontrar  $r$  a partir de  $R$ , basta achar o logaritmo neperiano de  $R$ .

## CONCLUSÃO

Os modelos de crescimento geométrico e de crescimento exponencial são modelos básicos para compreender o crescimento das populações. Não estão certos ou errados, como qualquer modelo, apenas funcionam

para fases iniciais do crescimento de muitas populações em ambientes relativamente constantes. Na Natureza, raramente os ambientes são constantes e, muitas vezes, os recursos não são abundantes, levando à competição entre os indivíduos da população. Os modelos de crescimento geométrico ou exponencial vistos até aqui não consideram estes fatores, mas são pedras fundamentais a partir das quais podemos construir modelos um pouco mais complexos, que incluam competição e disponibilidade de recursos. Este será um dos assuntos da próxima aula.

## RESUMO

A partir de uma tabela de vida, vista na Aula 6, podemos projetar o crescimento de uma população pelo valor de  $R_0$ , a taxa reprodutiva líquida. A unidade de tempo desta taxa é o tempo de geração, que varia de uma população para outra, ou de um ambiente para outro. O crescimento pode ser calculado também em uma unidade de tempo padrão, pela taxa de crescimento geométrico,  $R$ , permitindo a comparação de taxas de crescimento entre populações com tempos de geração diferentes. Em ambos os casos, as populações crescem entre intervalos de tempo, de forma descontínua.

Como qualquer modelo, não está certo ou errado, pode não funcionar bem ou mal como descrição de um objeto de estudo, como a dinâmica de uma população. Pode ser um modelo estratégico, mais geral, visando a explorar as dinâmicas possíveis de uma população segundo um outro modelo, ou preditivo, de aplicação mais específica, permitindo previsões sobre a dinâmica.

Muitas populações têm reprodução e crescimento contínuos. Nestes casos, um modelo de crescimento exponencial funcionará melhor que um geométrico. Os dois modelos de crescimento, geométrico e exponencial, assumem ambientes e taxas de crescimento constantes, o que raramente ocorre na Natureza. Entretanto, constituem blocos básicos sobre os quais podem ser adicionados outros fatores, criando-se modelos mais complexos que reflitam situações observadas na Natureza.

## ATIVIDADES FINAIS

1. Qual das equações a seguir descreve a taxa de crescimento instantâneo de uma população, crescendo exponencialmente?

a)  $N_t = N_0 e^{rt}$

d)  $\ln R = r$

b)  $N_t = N_0 R^t$

e)  $r = n - m$

c)  $dN/dt = rN$

### RESPOSTA COMENTADA

A equação C descreve a taxa de crescimento instantânea da população, o que é indicado por ser a única equação diferencial entre as cinco.

2. Em relação às mesmas equações da questão anterior, qual delas permite prever o tamanho da população, que cresce exponencialmente, em algumas gerações futuras?

---

---

---

### RESPOSTA COMENTADA

A equação A permite prever o tamanho da população em gerações futuras. Não contém derivadas, portanto não é uma taxa. É a solução da equação C, como vimos nesta aula.

3. Ainda com relação às equações da questão 1, qual delas mostra a relação entre os modelos de crescimento geométrico e exponencial?

---

---

---

### RESPOSTA COMENTADA

A equação d relaciona os crescimentos geométrico e exponencial. Por meio dela, podemos transformar uma taxa de crescimento geométrico na taxa intrínseca de crescimento correspondente.

4. Uma população de borboletas, ameaçada de extinção, tem uma taxa de crescimento exponencial de  $r = -0,02$ . Esta população está aumentando ou diminuindo de tamanho?

---

---

---

**RESPOSTA COMENTADA**

*A população de borboletas estaria diminuindo de tamanho, o que é indicado pela taxa intrínseca de crescimento negativa  $r$ .*

5. Qual seria o valor aproximado de  $R$  para esta mesma população?

- a)  $R > 1$
- b)  $R = 11$
- c) Maior que 0 e menor que 1
- d)  $R = 0$
- e)  $R < 0$

**RESPOSTA COMENTADA**

*Para se obter um valor de  $r$  negativo, implica que  $\ln R$  também é um número negativo (equação d da questão 1). Apenas logaritmos de números entre 0 e 1 são negativos.*

**AUTO-AVALIAÇÃO**

Com o que você viu sobre tabelas de vida na aula anterior (Aula 6) e nesta, você é capaz de prever se o crescimento de uma população será positivo ou negativo a partir de uma tabela de vida com dados de sobrevivência e fecundidade? Esta foi a Atividade 1. A partir desta aula, você deve ter também a noção de como descrever o crescimento geométrico, o tipo de crescimento que tabelas de vida descrevem, o que foi exigido na Atividade 2. Não somente isto. Você deve ter clareza sobre como aplicar este conhecimento para prever o tamanho de uma população em qualquer época no futuro, desde que as premissas envolvidas na tabela de vida e no crescimento geométrico sejam satisfeitas (Atividade 3).

Espera-se também que você tenha noção do que seja um modelo e da sua importância em qualquer estrutura teórica ou de pensamento, particularmente dos modelos estratégicos. Esta noção é fundamental para entender sua importância na Ciência, em geral. No caso de modelos matemáticos para populações com reprodução e crescimento contínuos, é preciso entender como o crescimento pode ser descrito em derivadas e equações diferenciais (Atividade 4).

Para populações crescendo sem limites, dois modelos foram apresentados, o de crescimento geométrico e o de crescimento exponencial. Deve ter ficado claro que nenhum está certo ou errado, mas que cada um descreve melhor o crescimento de um tipo de organismo. Mais do que saber a equação de um modelo de crescimento, é preciso entender o que quer dizer, ou o seu significado biológico, como o que foi pedido na Atividade 5.

Os dois modelos estudados nesta aula têm muitas semelhanças, mas a diferença básica deve ter ficado clara na Atividade 6, assim como a possibilidade de converter taxas de crescimento geométrico em contínuo, e vice-versa.





## Populações com crescimento limitado

### Meta da aula

Mostrar como a regulação populacional pode ocorrer na Natureza por meio do modelo de crescimento logístico.

## objetivos

Esperamos que, após esta aula, você seja capaz de:

- Avaliar situações em que o crescimento de uma população é limitado.
- Distinguir determinação e regulação populacional.
- Identificar fatores que agem de forma dependente e independente da densidade.
- Demonstrar como a regulação do crescimento pode ser incluída no modelo de crescimento exponencial.

### Pré-requisitos

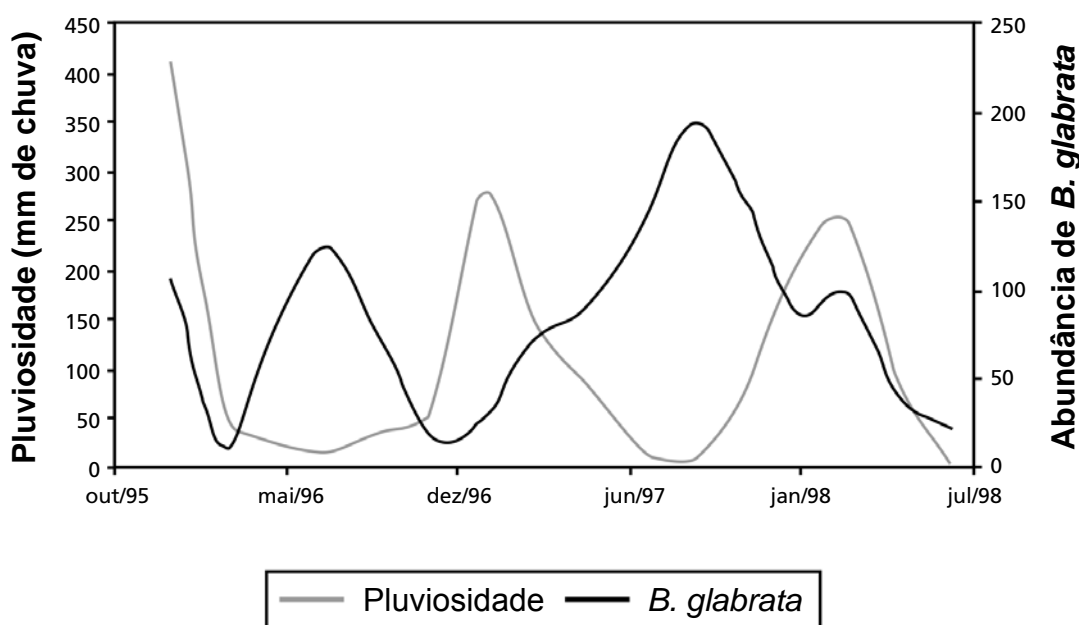
Esta aula dá continuidade ao conteúdo tratado na Aula 7, sobre Natureza de modelos básicos de crescimento populacional. São necessárias noções de limite e derivada vistas na Aula 5 do curso Elementos de Matemática e Estatística, assim como os conceitos de correlação e regressão da Aula 21, do mesmo curso.

## INTRODUÇÃO

Como vimos na aula anterior, os modelos de crescimento geométrico e exponencial, básicos para descrever o crescimento das populações, têm algumas premissas. Duas são comuns a ambos: o ambiente e a taxa de crescimento são constantes. Ora, o crescimento raramente é ilimitado na Natureza, ou mesmo no laboratório. Fatalmente o número de indivíduos crescerá a ponto de um ou mais recursos se tornarem escassos e limitarem o crescimento. Nesta aula, veremos dois processos que resultam da limitação ao crescimento das populações: a determinação e a regulação populacional. Veremos, também, como adicionar alguns fatores ao modelo de crescimento exponencial, tornando-o um modelo de crescimento limitado com regulação do tamanho da população.

## ALGUNS EXEMPLOS DE POPULAÇÕES COM CRESCIMENTO LIMITADO

Na Natureza, o tamanho da maioria das populações sofre variação periódica, ou seja, o número de indivíduos oscila entre valores altos e baixos, freqüentemente alternando um valor alto com um baixo, e criando assim um padrão de ciclos. Na **Figura 8.1**, você pode observar um exemplo representativo da dinâmica de uma população.



**Figura 8.1:** Exemplos de variação no tamanho das populações no caramujo *Biomphalaria glabrata* em Sumidouro, RJ (modificado de GIOVANELLI et al. 2004).

Há uma regularidade na variação da população de *B. glabrata*, que, neste período, seguiu o aumento das chuvas, mas com um atraso de cerca de seis meses. Existem diferenças entre os valores máximos dos picos populacionais, mas eles estão regularmente espaçados. As chamadas **ESPÉCIES EXÓTICAS** freqüentemente constituem exceções a este padrão. Essas espécies têm um crescimento limitado logo após a introdução, aumentando rapidamente em número com um crescimento geométrico ou exponencial. Você já viu um exemplo disto na Aula 7, do caramujo *Melanoides tuberculata*, introduzido no Brasil e na mesma região onde foi estudado *Biomphalaria glabrata*, o caramujo da **Figura 8.1**.

Muito bem, mas quais seriam as razões desta variação periódica das populações? Esta é uma pergunta básica da Ecologia de Populações e respondê-la é um dos seus objetivos principais. A variação no tempo da abundância das populações foi percebida muito antes de a Ecologia se estabelecer como ciência no final do século XIX (MCINTOSH, 1995). Desde então, vários ecólogos têm se dedicado e contribuído para compreender a dinâmica das populações, desenvolvendo, desse modo, sua teoria. Um dos nomes mais importantes talvez seja o do inglês Charles Elton, que estudava populações animais, e estabeleceu conceitos que estão na base da Ecologia, como, por exemplo, nicho ecológico e teias tróficas. Elton foi o primeiro a detectar ciclos populacionais de duração maior que as estações, chamados **CICLOS MULTIANUAIS**, entre 1927 e 1942.

Um dos exemplos mais famosos é o do lince do Canadá, que leva até 10 anos para atingir o pico de tamanho populacional (ELTON; NICHOLSON, 1942) (**Figura 8.2.a**). Ciclos como os do lince são difíceis de serem detectados já que, apesar de regulares, requerem **SÉRIES TEMPORAIS** muito longas e raramente disponíveis. No caso do lince, uma série temporal tão longa só foi possível porque a caça e o comércio de peles eram atividades econômicas muito importantes e, por isso, com registros de longa duração. O controle do número anual de peles obtidas por caçadores foi acompanhado durante um longo período, fornecendo uma série temporal de mais de 100 anos.

A série temporal da planta *Androsace septentrionalis* ilustra uma série de duração menor, mas ainda assim cobrindo mais de um ano (SYMONIDES, 1979) (**Figura 8.2.b**). Ilustra também uma dinâmica populacional muito regular de uma planta, no caso, uma pequena planta de ciclo anual que cresce em dunas da Polônia (também ocorrem dunas na Polônia!).

### ESPÉCIES EXÓTICAS

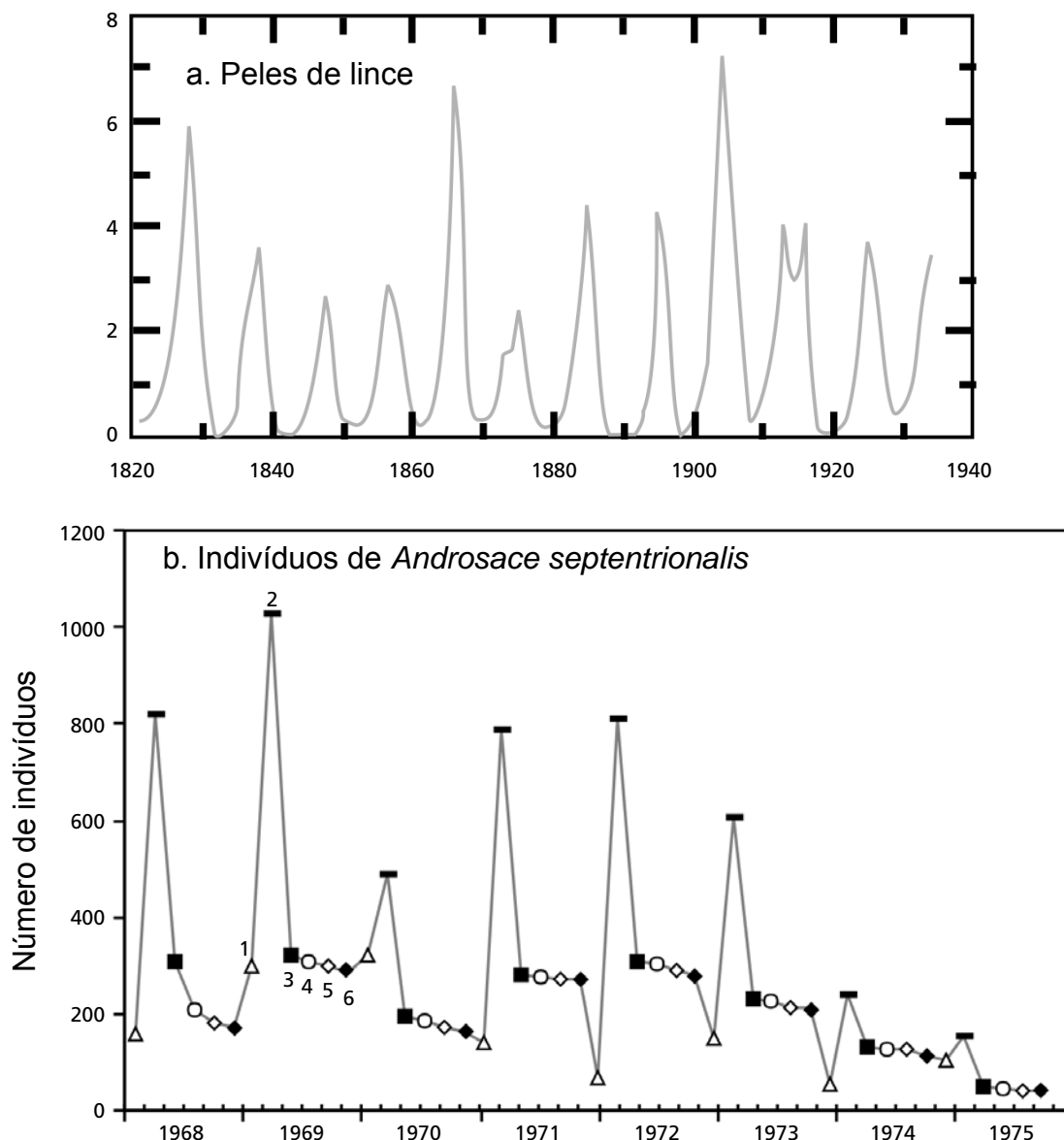
São aquelas levadas pelo homem para uma região que não habitavam anteriormente.

### CICLOS MULTIANUAIS

É quando uma população tem ciclos de aumento e diminuição do tamanho com duração de alguns anos.

### SÉRIES TEMPORAIS

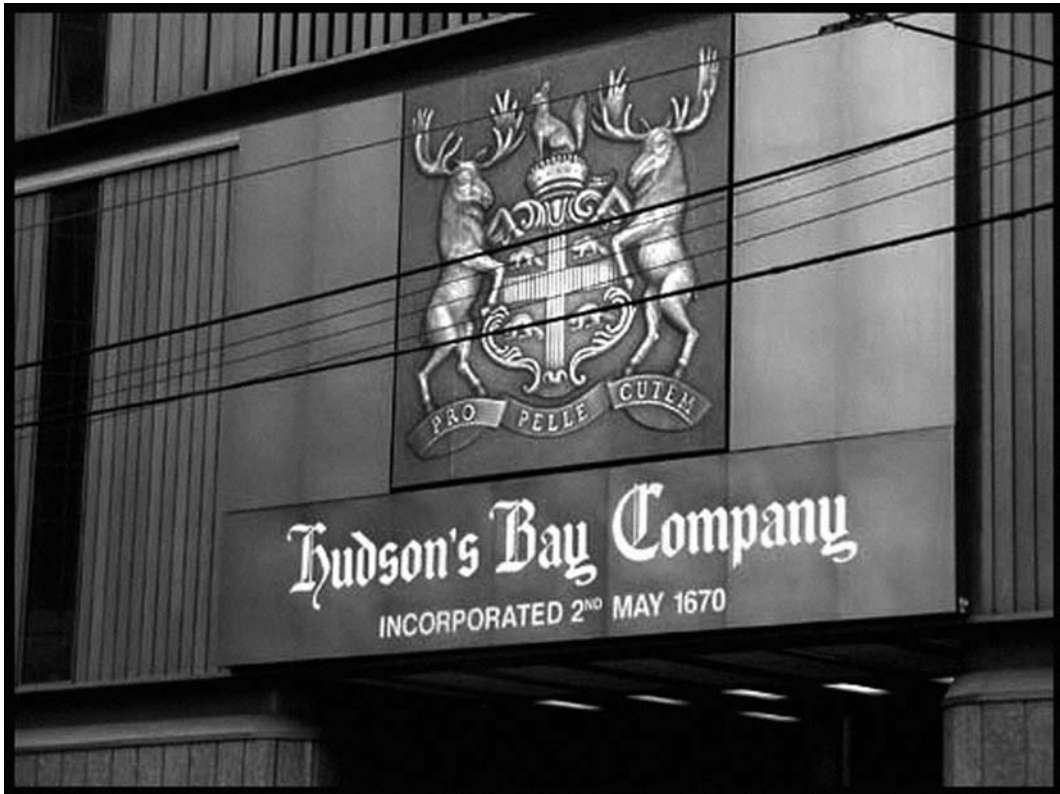
Série de dados coletados de forma regular, em um mesmo local ou região, ao longo de um período de tempo usualmente longo.



**Figura 8.2:** Exemplos de dinâmicas populacionais com padrões multianuais. (a) Número de peles de linces canadenses (*Lynx canadense*) caçados para a Hudson's Bay Company (baseado em SYMONIDES, 1979 e em BEGON *et al.*, **Figura 15.12.a**). (b) Dinâmica populacional da planta *Androsace septentrionalis* em um período de oito anos (baseado em BEGON *et al.*, 1986, **Figura 15.2**). Os números e símbolos correspondem às fases do ciclo da planta: 1 – início da germinação (triângulo claro); 2 – ápice da germinação (traço horizontal); 3 – final da fase de plântula (quadrado escuro); 4 – crescimento vegetativo (círculo claro); 5 – floração (losango claro); 6 – frutificação (losango escuro).

No caso do lince, os ciclos multianuais são regulares e bem marcados, mas o mesmo não é tão claro para a planta. Você pode perceber também que os dados sobre o lince têm uma duração bem maior, de 1821 a 1932, ou seja, mais de um século! Já para a planta, os dados são mais detalhados, bimensais, mas com duração de apenas oito anos. A comparação é, portanto, injusta para a planta, já que ciclos de dez anos de duração não poderiam ser percebidos com apenas oito anos de dados.

A caça e o comércio de peles eram atividades importantes e legais durante o século XIX até o início do século XX, no Reino Unido e na América do Norte. Uma grande empresa, a Hudson's Bay Company, comprava de caçadores e administrava as vendas para a Europa e a América do Norte. A fachada abaixo, sede da companhia, dá idéia de sua importância.



A parte administrativa desta companhia controlava o número de peles de animais caçados a cada ano. O inglês Charles Elton foi contratado, então, como consultor, de 1927 a 1931, quando teve acesso a estes dados, que permitiram obter algumas das séries temporais mais longas e disponíveis sobre a dinâmica de algumas espécies que eram caçadas. Como uma compilação de dados, a população no caso era a de todo um país, principalmente, o Canadá e norte dos Estados Unidos.

Entretanto, o maior detalhamento dos dados da planta permite perceber que, entre os picos de população de cada ano, existem oscilações menores, também periódicas e regulares, com duração de cerca de um ano. É mais fácil elaborar uma hipótese para explicar estes ciclos menores, de um ano de duração.



### ATIVIDADE

1. Examine os ciclos com duração anual da planta *Androsace septentrionalis*. Tente relacionar as fases do ciclo de vida da planta (germinação, fase de plântula, crescimento, floração e frutificação) com as estações. O pico populacional ocorre sempre na mesma fase do ciclo de vida. Lembre-se de que é uma planta do hemisfério norte, o que quer dizer que o verão vai de julho a setembro, e o inverno de dezembro a março, com outono e primavera bem marcados entre essas estações.

---

---

---

---

### RESPOSTA COMENTADA

*O ciclo das estações e o pico da população parecem bem marcados: no início do ano, provavelmente no final do inverno e início da primavera, acontece o pico de germinação. Depois do pico de germinação, muitas plântulas morrem devido à variação de temperatura, competição por luz e nutrientes, e a população sempre diminui muito em tamanho. Passada a fase de plântula, a mortalidade se reduz muito durante a primavera, verão e outono. A maior parte dos indivíduos floresce e frutifica. A associação entre o ciclo das estações e a dinâmica da população parece bem clara. Nas regiões temperadas, existe uma grande variação de temperatura ao longo do ano, com diferenças muito grandes entre o verão e inverno, o que deve ter consequências para as populações em termos de disponibilidade de alimento, chance de ser predado (no caso da planta, por um herbívoro), ficar doente, ou apenas conseguir um local apropriado para germinar.*

## O TESTE DE HIPÓTESES SOBRE A DINÂMICA DAS POPULAÇÕES

Os exemplos anteriores também servem para ilustrar como se desenvolve o conhecimento científico, particularmente na Ecologia. Por exemplo, a hipótese é que ciclos sazonais sejam causados pelo ciclo das estações. Porém, se não apresentarmos evidências, teremos apenas uma hipótese. No dia-a-dia das pessoas é frequentemente chamada uma “explicação” e é considerada suficiente. Para se tornar um conhecimento científico é necessário mais que isso. É preciso, primeiro, testar essa hipótese. Se a hipótese consistir apenas numa associação entre os dois ciclos – o das estações e o do tamanho da população – o teste de

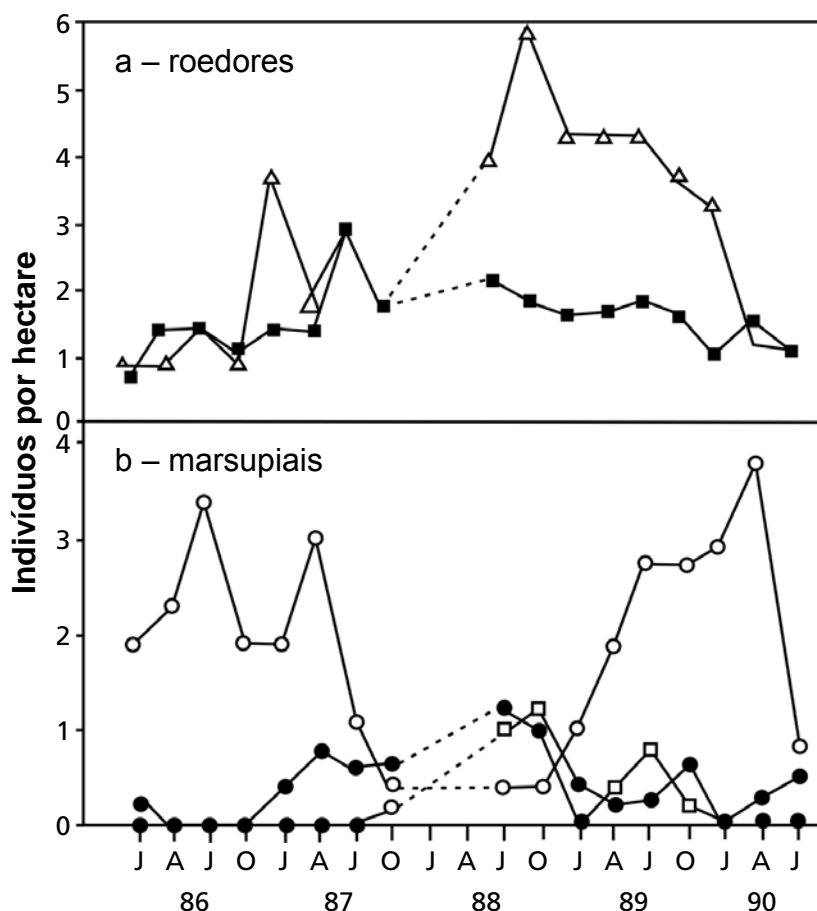
verificação dessa hipótese seria simples e consistiria em alguma verificação estatística dessa associação. Como exemplo mais concreto, poderíamos citar uma correlação de Pearson entre temperatura e o tamanho da população em cada ano (Aula 21 do curso Elementos de Matemática e Estatística).

A hipótese não será apenas de associação, mas sim de um ciclo ser a causa do outro, ou de uma *relação de causa e efeito*. Quando se diz que os dois ciclos estão associados, não se está afirmando que um causa o outro, apenas que andam juntos (ou estão associados). Para configurar uma relação de causa e efeito é preciso haver uma hipótese, afirmando exatamente como um causará o outro. É preciso incluir na hipótese, por exemplo, o mecanismo que resulta na alta mortalidade de plântulas depois do pico de germinação. O teste de uma hipótese como essa não precisa ocorrer necessariamente por meio de um experimento. Podemos fazer previsões a partir dela e testar se realmente acontecem. No caso da planta em questão, a mortalidade das plântulas poderia ser atribuída, simplesmente, às condições de temperatura no final do inverno, ainda rigorosas. Se esta hipótese for correta, nos anos em que os invernos forem mais rigorosos ou mais longos, a mortalidade de plântulas deve ser maior.

Neste ponto, você pode perguntar “Mas e os ciclos multianuais do lince, quais seriam as suas causas?” Poderia haver oscilações climáticas que durassem dez anos e os ciclos do lince seriam apenas uma consequência? É uma boa hipótese para começar, e ela, naturalmente, já foi elaborada e testada para o lince. O resultado foi negativo, isto é, não houve ciclos climáticos de período semelhante que pudessem ser a causa dos ciclos do lince. Dentre as várias outras hipóteses para explicá-los, muitas foram descartadas, pois os testes de suas previsões falharam. Das que sobreviveram a esses testes, até hoje, não houve uma única “vencedora”, ou seja, uma que fosse aceita pelos ecólogos como a mais provável. No caso do lince, as evidências e estudos acumulados até hoje sugerem que os ciclos de dez anos sejam resultado de uma interação entre as dinâmicas da principal presa do lince, uma espécie de lebre, das plantas de que essa lebre se alimenta, e do próprio lince (BEGON *et al.*, 1996, p. 589).

## EXISTEM CICLOS POPULACIONAIS EM OUTRAS REGIÕES, COMO POR EXEMPLO, NO BRASIL?

Em todos os ambientes onde existem estações do ano, a dinâmica da maioria das populações reflete essa sazonalidade, mesmo onde as variações de temperatura não são tão marcantes como nas regiões temperadas, como nas florestas tropicais. Já vimos exemplos disso na Aula 7, com pequenos mamíferos da Mata Atlântica (CERQUEIRA *et al.*, 1993). Vamos voltar aos exemplos de pequenos mamíferos na restinga de Barra de Maricá, RJ (apesar de ser uma restinga, os pequenos mamíferos que lá ocorrem são todos comuns à Mata Atlântica). As populações de pequenos mamíferos foram acompanhadas por cinco anos em uma área de quatro hectares (Figura 8.3).



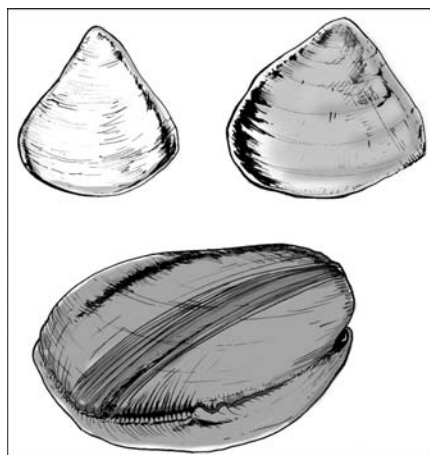
**Figura 8.3:** Variação populacional das espécies de pequenos mamíferos de Barra de Maricá, entre os meses de janeiro (J), abril (A), julho (J) e outubro (O), de 1986 a 1990. (a) Roedores *Proechimys iheringi* (quadrado escuro) e *Akodon cursor* (triângulo claro). (b) Marsupiais *Philander frenatus* (círculo claro), *Didelphis aurita* (círculo negro) e *Metachirus nudicaudatus* (quadrado claro) (modificado CERQUEIRA *et al.*, 1993) (idêntica à Figura 4.3).



O objetivo principal deste estudo com os pequenos mamíferos foi justamente acompanhar a dinâmica temporal destas populações, procurando determinar variações entre os anos. É uma das séries temporais mais longas de pequenos mamíferos disponível. Isto revela que as populações freqüentemente apresentam um ciclo sazonal, mas também variações muito grandes entre os anos, muitas vezes até desaparecendo de uma área, como o gambá de orelha preta, *Didelphis aurita*, que não foi capturado de outubro de 1987 a julho de 1988 e depois reaparece, aumentando sua população por dois anos consecutivos, de outubro de 1988 a abril de 1990 (Figura 8.3).

Outros casos estudados, também com séries temporais de até dez anos, revelam que populações de aves e invertebrados na Amazônia, por exemplo, seguem o ciclo das estações, mas seus tamanhos populacionais variam muito entre os anos. Não há nenhuma série com duração comparável à do linco da América do Norte, para que se possa afirmar algo sobre ciclos de longa duração. Entretanto, existem evidências de efeitos de mudanças climáticas multianuais sobre as populações, como nos anos em que ocorre o efeito El Niño/La Niña.

El Niño é o nome de uma corrente do Oceano Pacífico que, vindo da região do Equador, traz águas aquecidas, movendo-se para o sul ao longo da costa do Peru. Em alguns anos essa corrente fica mais forte, afastando a corrente de Humboldt, uma corrente fria, para longe da costa da América do Sul ("El Niño" quer dizer "o menino" em espanhol, nome relacionado ao menino Jesus e escolhido porque seu movimento mais intenso ao sul costuma ocorrer próximo do Natal). A mudança de uma corrente costeira fria para uma quente traz grandes conseqüências não só para o clima da América do Sul, mas também para o clima global. Séries temporais de temperatura na superfície do mar revelam um ciclo de oito ou dez anos entre os movimentos mais fortes de El Niño.



**ATIVIDADE**

2. Compare a densidade e biomassa médias em uma população do molusco bivalve *Donax dentifer* entre períodos de El Niño, La Niña e pós El Niño (**Tabela 8.1**). Esta espécie de molusco é dominante nas praias arenosas de muitos locais do litoral da Colômbia. Durante o evento El Niño, foram observadas menores temperaturas e maior salinidade, condições de maior estresse fisiológico para o molusco. Quais seriam os efeitos de El Niño e La Niña sobre esta população?

**Tabela 8.1:** Efeitos de El Niño/La Niña sobre uma população do molusco bivalve *Donax dentifer* na Bahia Málaga, Colômbia (baseado em RIASCOS; URBAN, 2002). A biomassa calculada representa a quantidade de matéria orgânica de molusco, excluindo água e material inorgânico.

Parâmetro	El Niño (1997-1998)	La Niña (1999-2000)	Pós-El Niño (2000-2001)
Densidade média anual (n/m <sup>2</sup> /ano)	64,0	126,3	62,73
Biomassa média anual (g/m <sup>2</sup> /ano)	1,111	0,230	0,621
Razão Biomassa/Densidade	0,0174	0,0018	0,0099

**RESPOSTA COMENTADA**

A densidade não parece se alterar muito entre El Niño e pós El Niño, mas dobrou durante La Niña. Em contraste, foi durante o El Niño que ocorreu a maior biomassa. Olhando a razão Biomassa/Densidade temos a quantidade de matéria orgânica por indivíduo, ou seja, uma medida de seu tamanho. Assim, a matéria orgânica ou o tamanho dos indivíduos era maior durante El Niño, menor durante La Niña, e intermediário durante o período pós-El Niño. O maior tamanho dos indivíduos durante El Niño foi interpretado como resposta ao estresse fisiológico causado pelas menores temperaturas e maior salinidade durante El Niño. Neste período houve uma redução da atividade reprodutiva dos indivíduos, que alocaram mais recursos e energia para o crescimento. Durante La Niña ocorreu o inverso: as condições foram favoráveis, com maiores temperaturas e menor salinidade, favorecendo a reprodução. Houve aumento na atividade reprodutiva dos indivíduos, que alocaram mais recursos para a reprodução e menos para o crescimento (RIASCOS; URBAN, 2002).

A compreensão dos efeitos das mudanças climáticas — causadas pela atividade humana — nas populações é uma das questões de maior aplicação e relevância. As mudanças causadas por El Niño/La Niña permitem entender o efeito das variações do clima e fazer previsões sobre elas e suas conseqüências. O *efeito estufa* é o exemplo mais conhecido.

O efeito estufa é resultado do aumento dos níveis de certos gases na atmosfera, mas principalmente o dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ), resultante da queima de combustíveis e substâncias em geral. A luz infravermelha que vem do Sol atravessa a atmosfera chega à superfície da Terra, que absorve uma pequena parte e reflete todo o resto. Acontece que o vapor d'água e gases como dióxido do carbono e metano tornam a atmosfera relativamente opaca à luz infravermelha. Assim, depois de refletida pela superfície, a luz infravermelha é novamente refletida por esses gases, retornando à superfície. O resultado é um aumento da temperatura por esse “aprisionamento” da luz infravermelha.

## DETERMINAÇÃO E REGULAÇÃO DAS POPULAÇÕES

Diversos fatores podem determinar o tamanho das populações, afetando-as de alguma maneira, como temperatura, disponibilidade de alimento, abrigos, predadores e doenças. Alguns serão mais importantes que outros, isto é, serão responsáveis pela maior parte do aumento da mortalidade e/ou redução de natalidade, ou aumento de imigração e/ou redução da emigração (para populações abertas).

Entretanto, os exemplos vistos nesta aula demonstram que as populações na Natureza variam dentro de limites, crescendo e diminuindo de acordo com a fase do ciclo em que estejam. Assim, muitas espécies são consideradas tipicamente raras e outras abundantes, nos locais onde ocorrem.

Um caso que ilustra bem a existência de limites é o de uma população de andorinhões europeus (“European swift”, *Apus apus*), muito parecidos com andorinhas, que tiveram seus ninhos estudados na vila de Selborne no sul da Inglaterra (LAWTON; MAY, 1984) (Figura 8.4).



**Figura 8.4:** Andorinhão europeu (European swift, *Apus apus*), muito semelhantes a andorinhas, mas na verdade são parentes mais próximos dos beija-flores.

Talvez seja o conjunto de dados de abundância que abranja o maior intervalo de tempo: a primeira contagem do número de casais ocorreu em 1778. Foram contados oito casais com ninhos na vila. Em 1983, os ecólogos Lawton e May visitaram a vila novamente e encontraram doze casais nidificando. Passaram-se mais 200 anos, a paisagem da região mudou bastante com muitas casas sendo substituídas por pastagens e cercas, e novas casas surgindo. Mesmo assim, o número de casais destes andorinhões não mudou muito.

Evidências como as dos andorinhões de Selborne e a existência de espécies raras e comuns levaram à hipótese de haver fatores que não só determinem o tamanho das populações, mas também o regulem. *Determinação e regulação* das populações são dois mecanismos diferentes. Quando um fator é dito determinador, significa apenas que afeta fortemente o tamanho da população. Um fator é dito regulador da população quando a mantém em torno de um valor médio de abundância. Há uma diferença entre estas duas definições, que pode ser percebida com um exemplo. Um fator abiótico como a temperatura certamente afeta o desenvolvimento de indivíduos de uma população de pernilongos, com temperaturas baixas retardando o desenvolvimento ou mesmo matando indivíduos. Este efeito da temperatura será independente da densidade da população de pernilongos: quer esteja abundante ou escassa, os indivíduos serão afetados da mesma maneira. Assim, quando a população estiver escassa e temperaturas baixas ocorrerem, a população ficará menor

ainda; quando a população for abundante e a temperatura amena, tenderá a aumentar mais ainda. Você percebe que a temperatura afeta a população, mas não tende a mantê-la em torno de um valor médio? Os fatores abióticos em geral, como temperatura e pluviosidade, afetam e, portanto, determinam o tamanho das populações de muitas espécies, mas não levariam a uma regulação de seu tamanho. Assim, um fator pode determinar o tamanho de uma população mas não regulá-la!

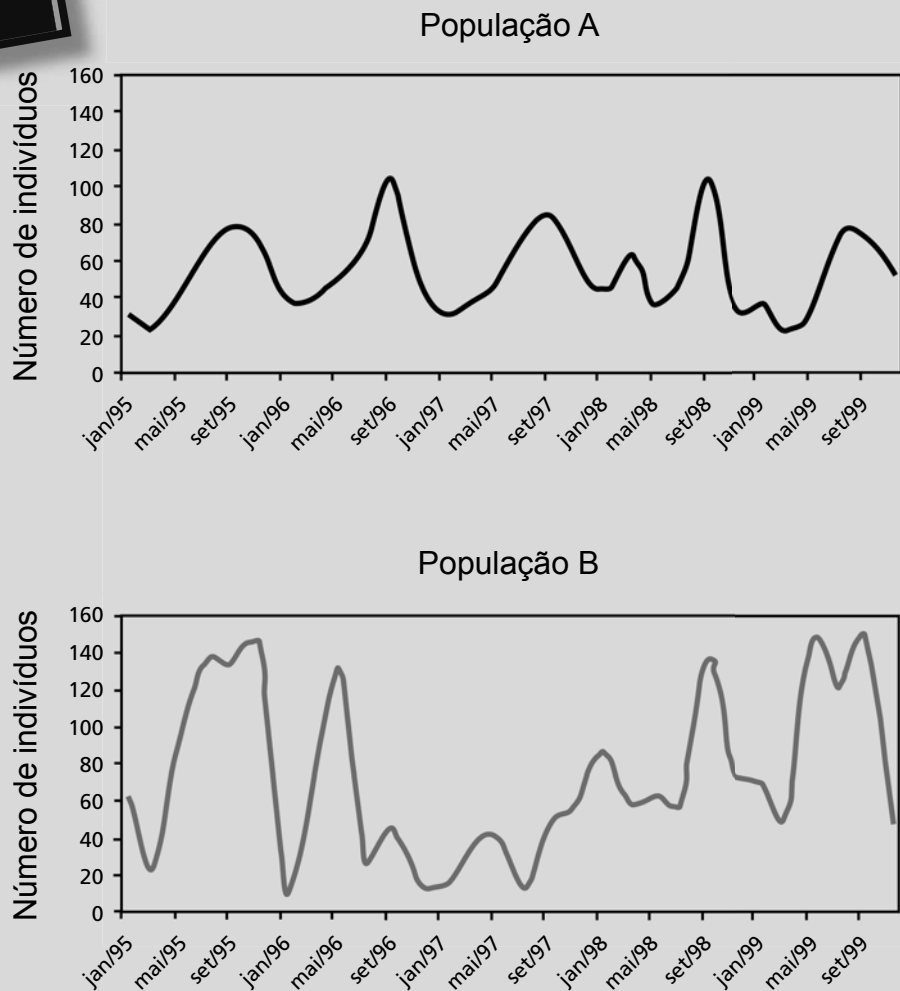


Determinação e regulação das populações são dois mecanismos diferentes.

### ATIVIDADE



3. Compare as duas populações fictícias da **Figura 8.5**. Baseando-se na variação dos tamanhos populacionais a cada ano, e considerando a definição de regulação mencionada anteriormente, qual das duas é mais provável de estar sob a ação de um fator regulador?



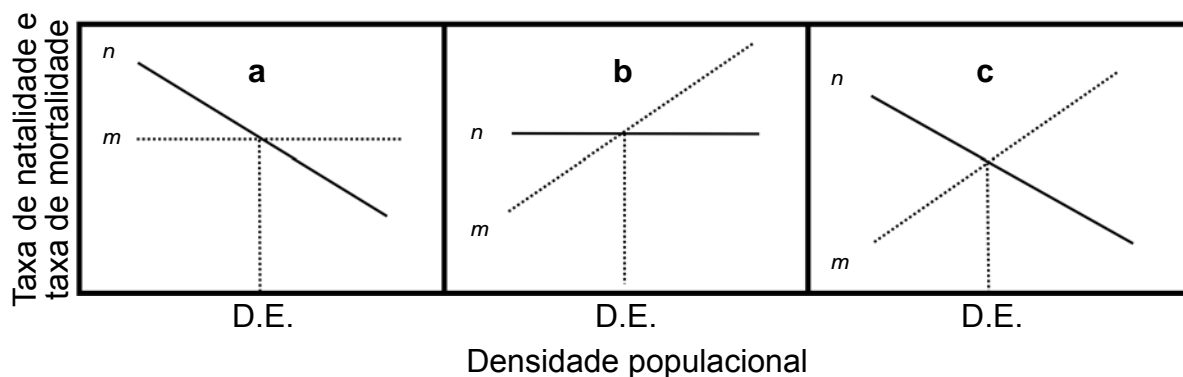
**Figura 8.5:** Dinâmica de duas populações fictícias, A e B.

**RESPOSTA COMENTADA**

A população A mostra mais evidências de regulação. Primeiro, porque se mantém dentro de limites mais estreitos. Só isso não seria uma evidência muito forte, mas há também evidência de uma correlação negativa significativa entre abundância e taxa de crescimento seguinte: quando o pico da população em um ano é alto, no ano seguinte cresce menos e vice-versa, exatamente o que definimos antes como regulação.

**FATORES “DEPENDENTES” DA DENSIDADE**

Como exatamente ocorreria esta regulação? Qual seria o mecanismo? Da mesma maneira que regulamos qualquer máquina ou equipamento, como, por exemplo, um aparelho de som: reduzir o volume (ou tamanho da população) quando estiver alto demais, ou aumentá-lo quando estiver baixo demais. Lembre-se de que o tamanho da população é resultado do balanço entre perdas e ganhos de indivíduos, isto é, entre natalidade-mortalidade, imigração-emigração. Portanto, um fator regulador poderia agir apenas sobre um desses parâmetros da população. Vamos começar de uma situação simples, uma população fechada, por exemplo, em que apenas natalidade e mortalidade ocorram. Vamos imaginar que a taxa de natalidade aumente ou a de mortalidade reduza na mesma proporção que a população aumente. A regulação poderia ocorrer de três formas (**Figura 8.6**). Este é um gráfico diferente: preste atenção que o tempo não aparece em nenhum dos eixos!



**Figura 8.6:** A regulação do tamanho populacional pode ocorrer por fatores que ajam sobre natalidade ( $n$ ) e mortalidade ( $m$ ) das seguintes formas: (a) reduzindo a taxa de natalidade com o aumento da densidade; (b) aumentando a taxa de mortalidade com o aumento da densidade, ou (c) por efeitos tanto na natalidade como na mortalidade. Há uma densidade populacional em que a taxa de natalidade iguala a de mortalidade, portanto, a população estaria em uma densidade de equilíbrio (D.E.), sem nenhum crescimento.

Fatores que ajam sobre a natalidade como na **Figura 8.6.a** têm que afetar a população de forma diferente, dependendo da densidade da mesma: em altas densidades reduz-se muito a natalidade, mas em baixas densidades não há alteração. Por isso, são chamados *fatores dependentes da densidade*. É preciso deixar claro que fatores dependentes da densidade não dependem da densidade da população. Seus efeitos sobre a população é que serão diferentes, dependendo da densidade da população. Vamos a um exemplo genérico. A disponibilidade de alimento pode agir de forma dependente da densidade, isto é, quando a densidade da população é muito baixa, há alimento para todos os indivíduos e a tendência é alta natalidade/baixa mortalidade. Com o aumento da densidade, mesmo que a quantidade de alimento seja a mesma, o maior número de indivíduos levará à competição entre eles. O efeito agora será diferente, pois a tendência será baixa natalidade/alta mortalidade. Portanto, o mesmo fator, a quantidade de alimento, tem efeito diferente sobre uma população de consumidor quando em baixa ou alta densidade, exatamente o que está representado na **Figura 8.6**.

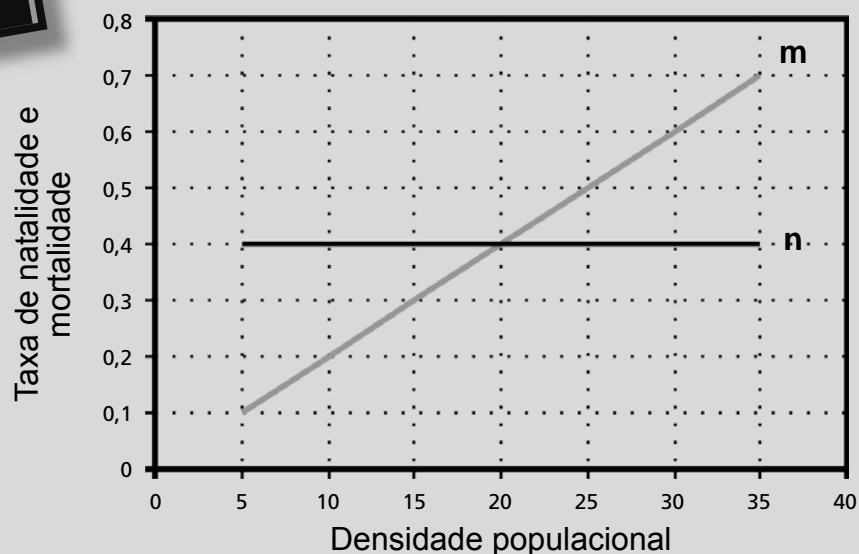


Fatores dependentes da densidade não são fatores que dependem da densidade da população. O termo causa confusão, mas é usado para designar fatores que têm efeito diferente sobre uma população, dependendo da sua densidade.

#### ATIVIDADE



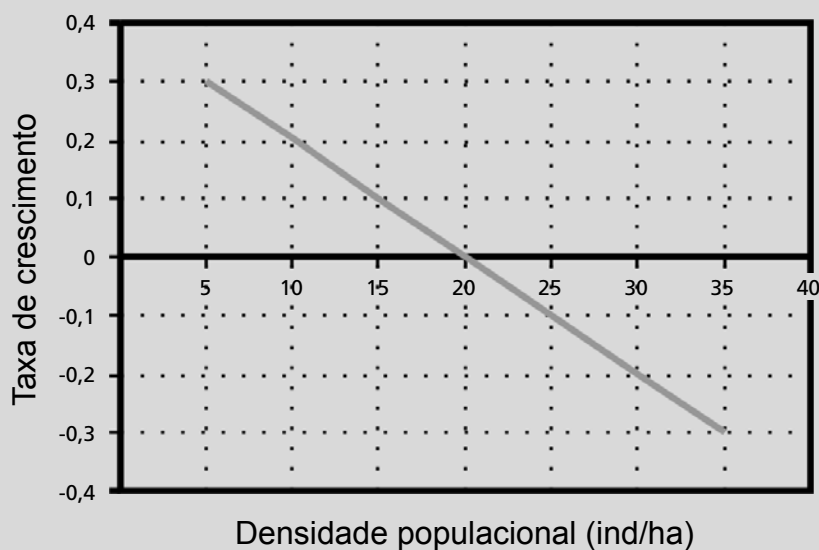
4. Examine a **Figura 8.7** e calcule a diferença entre a taxa de natalidade ( $n$ ) e a de mortalidade ( $m$ ) quando a densidade populacional for de 5, 10, 15, 20, 25, 30 e 35 indivíduos. Os valores obtidos serão taxas de crescimento. Agora faça um gráfico da taxa de crescimento (eixo y) contra a densidade populacional (eixo x).



**Figura 8.7:** Taxas de natalidade e mortalidade em função da densidade populacional. A taxa de natalidade (linha negra) é constante, mas a taxa de mortalidade aumenta proporcionalmente à densidade da população.

**RESPOSTA COMENTADA**

A taxa reduz-se continuamente, de forma linear, devido ao aumento da mortalidade com a densidade da população. Pela **Figura 8.7**, a taxa de natalidade não é afetada pela densidade, sendo constante e igual a 0,4, mas a taxa de mortalidade varia com a densidade. Quando a densidade é 5 ind/ha, a taxa de natalidade é 0,4 e a de mortalidade 0,1. Portanto,  $n - m = 0,3$ , que será a taxa de crescimento da população. Quando a densidade for de 10 ind/ha,  $m = 0,2$ , portanto  $n - m = 0,1$ , e assim por diante. Os resultados de todas as densidades estão na figura abaixo. Quando a densidade é de 20 ind/ha, natalidade e mortalidade são iguais e o crescimento é zero. Densidades maiores que 20 ind/ha terão taxas de mortalidade maiores que a de natalidade, resultando em taxa de crescimento negativo.



**Figura 8.8:** Taxa de crescimento da população da Figura 8.7 em função da densidade populacional.

### FATORES QUE AGIRIAM DE FORMA DEPENDENTE DA DENSIDADE

Que fatores agiriam de forma dependente da densidade? A disponibilidade de alimento e abrigo seria um dos fatores. Em baixas densidades, haveria alimento ou abrigo abundante, para todos os indivíduos da população, e o crescimento seria favorecido (a natalidade seria maior que a mortalidade). Conforme a densidade fosse aumentando,



a disponibilidade de alimento (ou abrigo) reduziria e aumentaria a competição entre os indivíduos da população (**COMPETIÇÃO INTRA-ESPECÍFICA**), o que diminuiria a taxa de crescimento da população (a mortalidade seria maior que natalidade). Em altas densidades, a taxa de crescimento seria negativa, isto é, a população diminuiria.

Antes de tentarmos ver como ficaria a dinâmica de uma população regulada, incluindo o tempo como eixo de um gráfico, vamos pensar em outros fatores reguladores.

### COMPETIÇÃO INTRA- ESPECÍFICA

Competição entre indivíduos da mesma espécie. Quando ocorre competição entre indivíduos de espécies diferentes, esta é chamada interespecífica.

### ATIVIDADE



5. Predadores poderiam afetar a população de forma dependente da densidade, isto é, poderiam ser reguladores? Como? (dica: pense em como deveria ser o comportamento de um predador antes tentar responder).

---



---



---

### RESPOSTA COMENTADA

*Para agir de forma dependente da densidade sobre uma população, um predador precisaria predação menos em baixas densidades e proporcionalmente mais em altas densidades. Isso poderia acontecer se, em baixas densidades, o predador preferisse outras presas, mais abundantes. Seria um predador generalista, que preferiria sempre as presas mais abundantes. É um comportamento comum em muitos predadores carnívoros, mas não em todos. Você verá muito sobre predação na Aula 13 desta disciplina.*

*Outro fator que tende a ser dependente da densidade é o parasitismo. Isto acontece porque em baixas densidades os organismos se encontram pouco, e a transmissão freqüentemente depende da proximidade dos indivíduos. Quando se pensa em um vírus, este contágio é claramente dependente da proximidade e do encontro dos indivíduos. Mesmo quando existem hospedeiros intermediários, que podem contaminar um hospedeiro final, a manutenção do ciclo depende da presença e abundância do hospedeiro final.*

### FATORES INDEPENDENTES DA DENSIDADE

Como agiriam fatores físicos ou abióticos, basicamente ligados ao clima? É possível imaginar uma situação em que o efeito da temperatura sobre os indivíduos, por exemplo, seja pequeno ou fraco em baixas densidades e aumente à medida que a densidade da população cresce?

Não. O efeito da temperatura sobre a fisiologia de um indivíduo será o mesmo, independentemente da densidade da população. Os efeitos diretos de fatores abióticos sobre os organismos são considerados, então, *independentes da densidade*. A pluviosidade, isto é, a quantidade de chuva, é outro fator abiótico cujos efeitos diretos sobre os organismos serão independentes da densidade.

Estamos sempre falando de efeitos diretos porque, indiretamente, como parte do clima de uma região, a temperatura e a pluviosidade afetam uma variedade de fatores, como a disponibilidade de alimento e abrigo. Estes, por sua vez, podem ter efeitos dependentes da densidade, como já vimos antes. Existe uma série de relações entre os fatores que afetam uma população, podendo haver vários tipos de efeitos indiretos. Entretanto, quando estamos falando de determinação e regulação, devemos considerar apenas efeitos diretos.

## DETERMINAÇÃO E REGULAÇÃO NA NATUREZA

Existem duas tendências nos estudos sobre determinação do tamanho das populações. Uma propõe que fatores biológicos, como predadores e parasitas, são os principais agentes na determinação, chamada “Escola Biótica”. A outra sugere que o clima é o principal agente na determinação do tamanho populacional, chamada “Escola Climática”. Assim, a Escola Biótica atribuía uma importância principal aos fatores dependentes de densidade na determinação do tamanho populacional. Já a Escola Climática acreditava que os fatores independentes de densidade são os maiores determinantes do tamanho populacional.

Principalmente na década de 1950, os ecólogos seguidores de cada escola discutiram o assunto intensamente. O conjunto de séries temporais disponível na época era ainda limitado, representando uma amostra pequena de populações em ambiente natural. Além disso, freqüentemente os dados não tinham sido coletados ou analisados de forma apropriada para detectar efeitos que dependiam da densidade, e estavam restritos a certos grupos de insetos e regiões temperadas. O número de estudos com duração apropriada aumentou e, embora ainda limitado, permite vislumbrar que a regulação ocorre em muitas populações, naturais, mas não em todas. Por exemplo, efeitos dependentes da densidade foram detectados em sete entre dez estudos que acompanharam populações por

no mínimo doze gerações (HASSELL *et al.*, 1989). Entretanto, em muitas dessas populações os efeitos dependentes da densidade não ocorriam todo o tempo, mas apenas em certas épocas, e os fatores reguladores nem sempre foram identificados. Concluindo, considera-se que a regulação das populações ocorra na Natureza, mas as evidências não permitem ainda uma afirmação segura sobre sua frequência.

## MODELOS DE CRESCIMENTO POPULACIONAL COM REGULAÇÃO

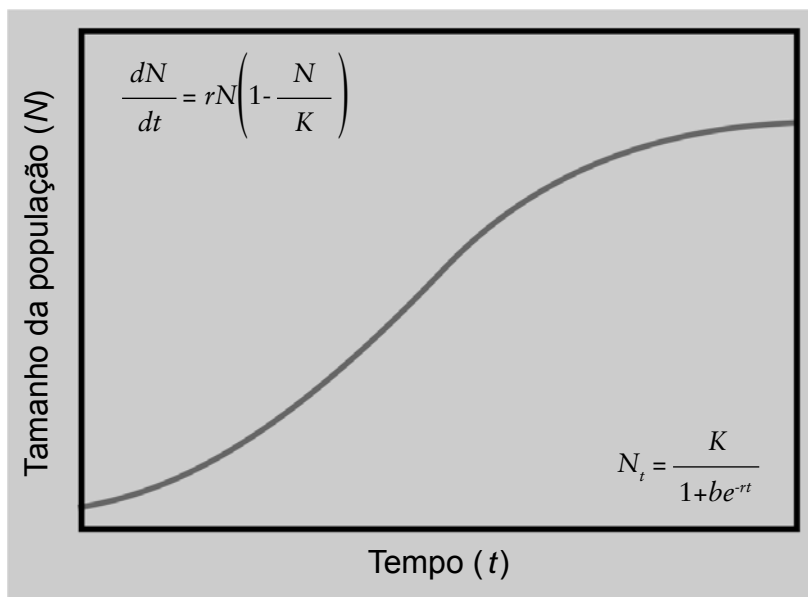
Neste ponto, precisamos incorporar a regulação as populações aos modelos de crescimento sem limites, vistos na aula anterior (Aula 7). Mecanismos determinadores não são incorporados porque são mecanismos totalmente extrínsecos à população, isto é, não alteram a população em proporção ao seu crescimento. Além disso, vamos nos concentrar nos modelos de reprodução e crescimento contínuos. Por uma série de razões matemáticas, os modelos de crescimento contínuo são mais apropriados para simulações e análise.

Podemos imaginar que o crescimento da população se reduza exatamente na mesma proporção do aumento da densidade, o que é chamado de uma relação linear, como na **Figura 8.8**. Tratando de crescimento contínuo, isto implica que a taxa de variação ou de crescimento instantâneo da população,  $dN/dt$  (Aula 7), deverá reduzir-se linearmente com o aumento da densidade populacional. Como incorporar isto ao modelo de crescimento exponencial visto na Aula 7? A solução foi encontrada pelo matemático Verhulst em 1838, e redescoberta pelos ecólogos Raymond Pearl e L. J. Reed em 1920:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) \quad (\text{equação 8.1})$$

em que  $(dN/dt)$  é a taxa de crescimento instantâneo da população,  $(r)$  é taxa intrínseca de crescimento,  $(N)$  é o tamanho da população e  $(K)$  a capacidade suporte do ambiente (falaremos sobre o seu significado no item A capacidade suporte do ambiente,  $K$ ).

Esta equação é chamada de *equação logística*, possivelmente devido a representar a “logística” de um ambiente em termos dos indivíduos que pode suportar de uma população. A forma geral do crescimento logístico é uma curva em “S”, ou sigmóide, como na **Figura 8.9**.



**Figura 8.9:** Curva de crescimento logístico.

Você deve ter notado a outra equação no canto inferior do gráfico:

$$N_t = \frac{K}{1 + b e^{-rt}} \quad (\text{equação 8.2})$$

Esta é a solução da equação logística. A solução de equações diferenciais nem sempre é fácil, e muitas vezes nem é possível (simplesmente não há solução). No caso da equação 8.2, foi preciso introduzir um novo parâmetro, a constante ( $b$ ). Como o nome diz é uma constante, que depende do valor da população no tempo inicial, quando  $t = 0$ . O parâmetro ( $e$ ) é a base dos logaritmos neperianos ( $e = 2,71828\dots$ ), ( $r$ ) é a taxa intrínseca de crescimento que vimos na Aula 7, e  $t$  o tempo no futuro em que queremos prever o tamanho da população.

A equação logística (equação 8.1) é uma equação diferencial, assim como a equação do crescimento exponencial vista na aula anterior. Foi preciso resolver a equação diferencial de crescimento exponencial para poder prever o tamanho da população em um tempo futuro, e o mesmo será necessário agora para a equação logística. Como dito na

Aula 7, você não precisa aprender a resolver equações diferenciais, mas precisa lembrar o que representa uma equação diferencial (se estiver esquecido, reveja a explicação na Aula 7). Também não é necessário que você decore a equação 8.2, mas é importante que saiba que a equação logística tem uma solução e que, com ela, é possível prever o tamanho da população.

### A CAPACIDADE SUPORTE DO AMBIENTE, $K$

Ao observar a **Figura 8.9**, você pode perceber que os parâmetros da curva de crescimento exponencial continuam presentes e uma parte da equação logística é igual à de crescimento exponencial. A novidade é o termo entre parênteses multiplicando  $rN$ . Esse termo contém um parâmetro novo,  $K$ , chamado capacidade suporte do ambiente, ou seja, o número de indivíduos de uma espécie que o ambiente suportaria. Talvez você já tenha até ouvido falar em capacidade de suporte do planeta Terra, relacionando-a ao crescimento da população humana. Pois bem, o termo vem do modelo de crescimento logístico, redescoberto por Pearl e Reed em 1920.

#### ATIVIDADE



6. Qual seria a capacidade suporte da população das **Figuras 8.7 e 8.8**?

---

---

---

#### RESPOSTA COMENTADA

Para responder, basta determinar o maior valor de densidade populacional na **Figura 8.8** que tem crescimento zero ou positivo. No caso,  $K = 20$ . Densidades acima desse valor não são suportadas pelo ambiente, resultando em taxas de mortalidade maiores que as de natalidade, e em crescimento negativo.

### COMO O NOVO TERMO (K) ALTERA O RESULTADO DE $DN/DT$

Imagine que o tamanho ( $N$ ) da população seja muito pequeno em relação à capacidade de suporte ( $K$ ) do ambiente. Neste caso,  $N \ll K$  (o símbolo “ $\ll$ ” quer dizer “muito menor que”). O que aconteceria com o termo  $(1 - N/K)$  presente na equação 8.1? Primeiro,  $N/K$  seria muito pequeno, próximo de zero. Logo o resultado entre parênteses seria próximo de um (1). Por exemplo, se  $N = 2$  e  $K = 2000$ , então  $N/K = 0,001$  e  $1 - N/K = 0,999$ .

$$\text{Para } N \ll K: \frac{N}{K} \approx 0 \quad \frac{dN}{dt} = rN(1-0,001)=rN(0,999) \approx rN$$

(onde o símbolo “ $\approx$ ” quer dizer “aproximadamente igual a”)

A equação logística se reduziria a uma equação de exponencial. Isso faz sentido já que em baixas densidades haverá recursos ou abrigo suficiente para todos, ou ainda, a chance de predação ou parasitismo seria pequena. Os fatores dependentes da densidade não agiriam, e a população crescerá exponencialmente.

Com o aumento do tamanho da população,  $N$  se aproximaria de  $K$  e o termo  $(1 - N/K)$  estaria entre zero e um. O resultado final é que  $rN$  será mais reduzido quanto mais  $N$  se aproximar de  $K$ , isto é, a taxa de crescimento ( $rN$ ) se reduzirá linearmente com o aumento do tamanho populacional ( $N$ ) como visto na **Atividade 4** e nas **Figuras 8.7 e 8.8**.

E se a população atingir a capacidade suporte,  $K$ ? Nesse caso:

$$\text{Para } N=K: \frac{N}{K} = 1 \quad \frac{dN}{dt} = rN(1-1)=rN(0)=0$$

A população pára de crescer, isto é, tem crescimento zero, quando  $N = K$ .

## CONCLUSÃO

Alguns fatores podem determinar, ou mesmo regular, a variação observada na Natureza do tamanho das populações no tempo. A observação destes fatores fez com que um novo modelo de crescimento fosse construído a partir do modelo de crescimento exponencial visto na Aula 7. Esse novo modelo, de crescimento logístico, é base para a construção de outros modelos e teorias da Ecologia, incorporando parâmetros que descrevem competição entre indivíduos de espécies diferentes (competição interespecífica), ou mesmo predação e parasitismo.

## ATIVIDADES FINAIS

1. Quais são as principais fontes de variação do tamanho das populações no tempo?

---

---

---

### RESPOSTA COMENTADA

*Uma fonte de variação é a variação sazonal do clima e fatores abióticos, como temperatura e pluviosidade. Outra fonte de variação é a variação climática entre os anos, que pode ser maior que a variação sazonal no caso dos trópicos. É o caso de mudanças climáticas causadas por fenômenos como El Niño. Mudanças climáticas globais causadas pelas atividades humanas podem ter o mesmo efeito.*

2. Populações naturais variam em tamanho ao longo do tempo. Uma das forças que causa esta variação é a própria variação nos fatores do ambiente físico (fatores abióticos). Pode-se dizer, então, que os fatores abióticos regulam as populações?

---

---

---

### RESPOSTA COMENTADA

*Não, os fatores abióticos determinam o tamanho das populações, mas não tendem a mantê-las próximas de tamanhos médios. Só neste caso haveria regulação, que somente poderia ser feita por fatores que agem de forma dependente da densidade, em geral, fatores bióticos como disponibilidade de alimento e competição.*

3. As questões a seguir referem-se a uma população que cresce, seguindo o modelo de crescimento logístico.

a. Qual o valor da taxa intrínseca de crescimento,  $r$ , quando a população se torna estável (isto é, não muda seu tamanho)?

- a)  $r = 0$                       b)  $r = K$                       c)  $r = N$

**RESPOSTA COMENTADA**

Letra a. A taxa intrínseca de crescimento,  $r$ , tem que se tornar zero: se for negativa, a população diminuirá de tamanho; se for positiva, aumentará de tamanho.

b. Em que tamanho da população a taxa  $dN/dt$  se torna zero?

- a)  $N = 0$                       b)  $N = K$                       c)  $N = K/2$

**RESPOSTA COMENTADA**

Letra b. Quando  $N = K$ , a razão  $N/K = 1$ . Na equação logística:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) \quad \text{então,} \quad \frac{dN}{dt} = rN(1-1) = rN(0) = 0$$

c. O que acontece se a população exceder a capacidade suporte,  $K$ ?

- a) A população passa a crescer exponencialmente.  
b) O tamanho da população permanece constante.  
c) O tamanho da população começa a diminuir.  
d) A população se extingue.

**RESPOSTA COMENTADA**

Letra c. Quando a população excede a capacidade suporte,  $N > K$ . Neste caso,

$$\left( 1 - \frac{N}{K} \right) \text{ será um número negativo.}$$

A equação logística se tornará  $\frac{dN}{dt} = rN$

(número negativo) = taxa de crescimento negativa.



**RESUMO**

Na Natureza, a maioria das populações tem variação no seu tamanho populacional, freqüentemente periódica, isto é, com um padrão de ciclos, períodos de altos e baixos que se alternam com uma certa regularidade.

A variação do tamanho das populações está muito relacionada ao ciclo das estações, mas também foram detectados ciclos multianuais em algumas populações de regiões temperadas do hemisfério norte. No hemisfério sul, particularmente no Brasil, não existem séries temporais de duração suficiente para detectar a ocorrência de ciclos, mas já foi possível detectar grande variação nos picos populacionais anuais associada a flutuações climáticas como El Niño/ La Niña.

A associação entre a dinâmica de uma população e algum fator ambiental, como o ciclo das estações, sugere que esta seja a causa da variação do tamanho da população. Esta “explicação” é apenas uma hipótese, e pode até ser falsa no sentido de não ser a causa principal. É preciso testar essa hipótese, por exemplo, testando o mecanismo que causaria a população variar em tamanho.

Determinação e regulação de populações são processos diferentes. Um fator pode determinar o tamanho de uma população, mas não regulá-la, como fatores abióticos relacionados ao clima. Para um fator regular uma população é preciso que aja de forma dependente da densidade da população, como a disponibilidade de recursos e abrigo, entre outros.

A equação logística descreve o crescimento instantâneo em uma população regulada, em que o ambiente tem uma capacidade máxima de suporte. Quando é muito pequena, a população cresce de forma semelhante ao crescimento exponencial, mas à medida que aumenta de tamanho, a taxa de crescimento diminui até chegar a zero, quando o número de indivíduos atinge a capacidade suporte.

**AUTO-AVALIAÇÃO**

Ao longo dos exemplos vistos nesta aula, você deve ter sido capaz de relacionar a dinâmica de uma população com a variação de algum fator ambiental, de modo a formular uma hipótese sobre fatores que estejam determinando o tamanho da população. As **Atividades 1 e 2** requeriam exatamente isso. A formulação de hipóteses a partir de observações e conceitos como determinação e regulação é um procedimento básico que caracteriza a pesquisa em Ecologia das Populações como uma atividade científica.

Você deve ter sido capaz também de compreender a diferença entre determinação e regulação das populações, assim como populações nas quais esses conceitos possam estar ocorrendo (**Atividades 3 e 5**). Se ao final da aula, esses dois termos ainda parecerem sinônimos para você, revise suas respectivas definições para perceber a diferença. É importante também que você perceba a relação entre a regulação de populações e a existência de fatores dependentes da densidade, quais fatores podem agir de forma dependente da densidade e quais fatores só podem agir de forma independente da densidade.

O modelo de crescimento logístico é uma pedra fundamental no conjunto da teoria sobre a Ecologia das Populações, assim como o conceito de capacidade suporte. Ficou claro como a taxa de crescimento da população é reduzida conforme aumenta o tamanho da população? Este foi o assunto das **Atividades 4 e 6**. A compreensão do “mecanismo” do modelo logístico indica como outros fatores que reduzem a taxa de crescimento podem ser incluídos nesse modelo, como, por exemplo, competição interespecífica e predação.

# AULA 9

## Prática sobre crescimento populacional

### Meta da aula

Propor uma simulação, através de jogo, para perceber como os modelos de crescimento estudados se aplicam a uma situação real.

## objetivo

Esperamos que, após o estudo desta aula, você seja capaz de:

- Avaliar o papel da competição intra-específica e dos fatores dependentes da densidade na regulação populacional.

### Pré-requisitos

Rever as Aulas 7 e 8 desta disciplina e a Aula 16, sobre distribuição de frequências, da disciplina de Elementos de Matemática e Estatística.

## INTRODUÇÃO

Esta aula teve como base um exercício prático ministrado na disciplina Ecologia Básica, do curso de Ciências Biológicas, da UFRJ, organizado pelos professores Marcus Vinícius Vieira e Margarete Valverde de Macedo.

Imagine uma situação em que sementes de duas espécies de plantas anuais, que morrem logo após a reprodução, sejam capazes de alcançar e de se fixar numa duna recém-formada, livre de qualquer outra planta. As sementes que se instalarem primeiro numa área aberta da duna levam vantagem e não permitem que outras sementes da mesma espécie se instalem.

Uma das espécies, *Mengus infamis*, reproduz-se mais rapidamente, podendo quadruplicar sua população a cada ano se crescesse sem limites (o que corresponderia a uma taxa de crescimento geométrico, calculada em aumento por ano, de  $R = 4$ ). A outra espécie, *Nensis maximus*, só poderia quadruplicar seu tamanho a cada dois anos, crescendo sem limites ( $R = 4/2 = 2,0$ ). Porém, os indivíduos de *N. maximus* são capazes de produzir uma substância química que é tóxica para os indivíduos de *M. infamis* que crescem ao seu redor, matando-os. Portanto, *N. maximus* leva vantagem numa situação de competição por espaço. Mais adiante, estão mapeados 36 *quadrats* da duna em questão. A área de cada *quadrat* suporta apenas uma planta. A semente que se instalar primeiro num *quadrat* leva vantagem e não permite que outras da mesma espécie se instalem, causando sua morte, seja por sombreamento, seja por competição entre raízes na busca de nutrientes. Entretanto, devido à toxina que produzem, indivíduos de *N. maximus* são capazes de eliminar indivíduos de *M. infamis* em qualquer situação, mesmo aqueles já estabelecidos em um *quadrat*.

Vamos simular a dinâmica e o crescimento das populações dessas duas espécies com um jogo. Em cada rodada, novos indivíduos (sementes) de cada espécie tentarão se fixar num dos *quadrats*. O número daqueles que tentam fixar-se numa rodada dependerá do tamanho populacional,  $N$ , no final da rodada (ano) anterior e do  $R$  da espécie. Estaremos apenas aplicando a equação de crescimento geométrico que vimos na Aula 7:  $N_{t+1} = N_t R$ .

## PROCEDIMENTO DA PRÁTICA

1. Inicialmente, no tempo zero ou, abreviando, quando  $t = 0$ , quatro dos 36 *quadrats* serão sorteados usando-se a tabela de números aleatórios (Tabela 9.1). Se você fosse escolher, ao acaso, quatro entre 36 números, provavelmente tenderia a escolher números com distribuição mais para uniforme que para aleatória.

2. A **Tabela 9.1** é resultado de vários sorteios que podem ser realizados em computador ou tirando-se bolinhas numeradas de 1 a 36 de um globo giratório, como em loterias. Para utilizá-la em um sorteio, podemos fazer o seguinte:

- a. escolher um ponto, sem olhar;
- b. a partir desse ponto, ler os números de cima para baixo, até o final da coluna. Se precisar de mais números para esse sorteio, começar lendo do topo da coluna à direita;
- c. repetir esse procedimento para cada sorteio.

3. Em cada um dos quatro *quadrats* sorteados, serão alocados dois indivíduos de cada espécie. Apenas para facilitar, os indivíduos de *M. infamis* serão alocados primeiro, e os de *N. maximus* depois. Marque, então, na **Tabela 9.2**, em  $t = 0$ , um círculo nos *quadrats* de *M. infamis* e um X nos *quadrats* de *N. maximus*.

4. Em  $t = 1$ , na **Tabela 9.2**, os indivíduos de *M. infamis* que estavam vivos no momento anterior ( $t = 0$ ) se reproduzem, produzindo quatro sementes cada. Os indivíduos antigos de *M. infamis* morrem e só suas sementes tentam se fixar. O número de sementes e *quadrats* sorteados será, então, oito, já que havia dois adultos de *M. maximus* no ano anterior, cada qual produzindo quatro sementes.

É provável que haja repetição de números no sorteio dos oito *quadrats* onde as oito sementes tentarão se fixar. Isso quer dizer que algumas sementes caíram no mesmo *quadrat*, e uma delas morrerá. Se caírem em um *quadrat* onde uma semente de *M. infamis* já houver se instalado, serão mortas por competição intra-específica; se caírem em um *quadrat* onde um indivíduo de *N. maximus* já houver se instalado, serão mortas por competição interespecífica. Esses resultados devem ser anotados na **Tabela 9.3**, como também o número de indivíduos vivos ao final da rodada.

Já os indivíduos de *N. maximus* de  $t = 0$  continuam vivos em  $t = 1$ . Embora não se reproduzam, é preciso marcá-los na **Tabela 9.2** em  $t = 1$ .

O número de indivíduos vivos e de mortos por competição intra- e interespecífica ao final da rodada ou ano deve ser acompanhado e anotado na **Tabela 9.3**.

Resumindo o procedimento dessa rodada, foi preciso fazer o seguinte:

- a. sortear os números dos *quadrats* onde as sementes nascidas iriam tentar se fixar;
- b. tentar “fixar” os indivíduos nos *quadrats* sorteados;
- c. se um *quadrat* estiver ocupado com qualquer indivíduo, aquele que estiver tentando se fixar morre, e é preciso contar também o número de vivos e o número de mortos por competição intra – e interespecífica na Tabela 9.3.

O mesmo procedimento será repetido a cada ano, para cada espécie que estiver se reproduzindo, simulando-se, assim, o evento reprodutivo de cada espécie e sua dinâmica. Vamos ao próximo ano.

5. Em  $t = 2$ , na Tabela 9.2, as duas espécies se reproduzem *M. infamis*; primeiramente. Repete-se o procedimento anterior, feito em  $t = 1$ , com o novo número de sementes tentando se fixar, após o que *N. maximus* se reproduz. O número de sementes tentando se fixar (e de *quadrats* a serem sorteados) será igual ao número de indivíduos vivos no ano anterior ( $t = 1$ ) vezes quatro (o número de sementes que cada um produz). Entretanto, as sementes de *N. maximus* são capazes de matar indivíduos de *M. infamis* já fixados. Portanto, os indivíduos de *M. infamis* podem morrer ao caírem onde já havia um indivíduo da própria espécie, da outra espécie, ou ainda quando um indivíduo de *N. maximus* chega ao *quadrat*. Não se esqueça de marcar esses resultados na Tabela 9.3.

6. Repetir o procedimento anterior para os anos seguintes, até a extinção da população de *M. infamis*, lembrando que *N. maximus* reproduz-se apenas nos anos pares e que continua vivo nos anos ímpares.

Tabela 9.1:

## TABELA DE NÚMEROS ALEATÓRIOS DE 1 A 36

25	12	26	9	18	8	14	32	18	11	29	29	24	24	20	22	28	10	7	9	6	8	28	32	21
1	29	23	22	28	8	15	28	22	24	12	28	16	3	8	1	8	16	10	30	24	1	23	18	5
27	9	18	3	9	2	9	29	34	15	19	21	3	33	2	33	24	31	4	23	14	2	2	26	29
10	20	26	10	25	34	21	13	30	1	21	32	4	26	15	26	3	18	3	11	33	9	12	24	6
21	30	19	33	5	20	33	31	30	1	29	24	24	8	15	35	34	19	23	20	32	21	4	32	3
31	19	26	26	1	19	34	15	20	6	7	15	16	27	15	30	16	15	8	30	25	8	2	19	7
30	23	7	4	2	10	36	33	29	12	18	5	2	6	1	30	11	1	26	8	7	20	31	9	15
30	13	24	1	23	9	17	8	14	29	28	14	4	6	32	22	25	11	31	31	1	35	12	15	12
19	25	36	10	12	13	16	27	25	32	34	21	27	24	34	23	18	16	28	15	21	32	29	14	16
15	20	2	33	6	12	30	34	25	30	26	34	4	21	36	2	2	35	3	29	26	20	34	28	35
32	21	17	21	25	30	33	2	22	1	28	36	11	1	28	6	12	15	14	17	12	14	9	34	4
19	13	2	36	27	26	10	11	7	7	5	34	9	14	3	16	3	19	1	36	5	17	35	33	4
24	31	19	18	28	13	5	25	19	23	23	5	4	10	14	6	8	11	23	21	6	29	12	19	12
35	17	9	4	4	2	31	30	10	19	26	27	5	31	18	19	34	9	4	14	35	20	27	9	11
10	23	9	20	17	36	20	3	7	7	17	20	36	2	5	9	35	7	36	6	32	11	29	1	1
13	23	12	1	13	4	34	28	34	7	27	35	16	25	7	3	21	35	10	36	8	35	30	1	30
34	11	29	23	32	15	19	15	21	14	36	28	28	19	15	29	12	28	31	2	12	20	14	28	23
13	5	12	33	20	5	13	25	18	4	12	18	7	26	19	22	7	19	2	13	32	34	12	21	3
3	11	12	3	28	36	9	31	17	19	24	21	10	11	1	26	4	20	19	36	2	28	29	31	21
18	6	15	17	15	19	5	15	36	22	5	15	7	6	32	32	11	4	19	27	32	13	34	5	23
1	35	11	36	31	18	1	25	24	1	18	26	16	16	23	4	11	23	28	3	14	22	10	13	8
21	10	8	27	6	14	12	6	29	24	31	5	9	26	19	15	5	36	25	8	20	13	2	24	1
27	6	24	5	13	26	9	16	1	4	35	17	33	21	10	25	27	26	24	11	10	7	8	26	11
21	15	36	5	13	4	11	24	29	11	26	27	26	18	12	18	7	13	34	27	23	32	13	22	29
5	33	13	4	35	11	5	14	8	16	15	35	8	34	9	1	13	21	2	33	16	1	24	31	1
24	28	1	24	5	23	3	31	10	15	1	27	32	24	33	20	16	21	1	28	35	22	25	16	35
26	8	28	30	32	10	22	30	30	20	14	29	25	10	30	25	34	33	28	1	16	25	34	26	32
36	22	1	12	18	32	7	3	26	11	20	33	16	18	21	22	12	1	25	36	34	25	18	7	3
16	32	16	4	19	34	18	22	29	6	12	30	25	20	16	31	34	21	33	3	25	4	27	26	27
24	7	15	28	35	14	3	10	36	1	11	7	29	18	32	20	1	34	32	16	16	36	14	31	29
17	27	32	26	29	14	29	5	13	28	36	19	26	29	36	22	36	6	15	4	31	5	8	28	33
24	17	8	28	9	10	23	21	26	14	22	6	10	24	1	32	32	36	21	7	12	17	12	18	16
13	23	18	32	12	4	16	35	26	12	30	27	25	1	21	3	6	5	7	20	32	29	26	15	2
19	27	4	24	16	6	20	31	6	7	1	20	9	2	10	27	7	2	16	24	16	11	26	32	22
6	28	9	17	3	29	3	31	9	30	28	23	34	30	12	21	24	26	26	36	28	36	31	11	8
5	33	34	35	10	30	14	8	26	23	19	24	10	24	3	16	17	4	10	10	9	33	28	18	13
29	21	33	7	34	7	2	35	14	3	4	8	35	31	15	15	5	2	19	31	2	25	36	10	5
3	35	24	15	22	8	23	35	31	11	28	20	13	6	12	4	32	29	25	32	17	25	8	35	22
7	11	5	10	17	29	19	17	8	24	9	2	9	20	18	6	5	14	34	16	3	32	10	36	17
28	31	25	36	28	18	12	19	7	18	15	14	30	2	11	24	24	19	4	33	14	31	15	36	20
35	36	9	22	11	20	32	6	29	36	2	34	10	32	30	30	10	26	3	18	23	34	11	29	35
26	17	24	23	36	32	16	7	24	35	28	25	8	11	18	10	32	20	35	35	15	30	15	15	32
31	7	16	14	22	2	36	35	2	8	23	31	8	4	28	5	19	30	5	9	13	1	19	34	5
10	16	24	23	30	13	20	33	20	24	3	14	5	23	33	24	6	28	17	30	13	22	4	2	24
17	11	4	34	17	27	9	23	25	31	28	27	13	16	12	19	28	1	32	20	24	24	11	31	4
32	33	27	6	12	21	11	24	25	36	4	22	32	12	2	31	28	6	23	8	12	6	13	11	26
29	21	15	12	30	1	32	21	4	24	22	19	4	4	32	7	31	9	6	2	24	31	11	26	4
28	15	35	11	19	36	11	5	12	34	2	36	21	19	24	16	8	28	18	18	28	17	6	36	28
36	31	18	24	16	20	14	7	4	7	20	31	27	11	15	23	33	3	17	27	19	27	14	14	5
3	17	8	30	16	2	34	22	3	34	11	34	22	5	25	4	29	23	14	21	32	16	5	24	22
17	27	32	26	29	14	29	5	13	28	36	19	26	29	36	22	36	6	15	4	31	5	8	28	33
24	17	8	28	9	10	23	21	26	14	22	6	10	24	1	32	32	36	21	7	12	17	12	18	16
13	23	18	32	12	4	16	35	26	12	30	27	25	1	21	3	6	5	7	20	32	29	26	15	2
19	27	4	24	16	6	20	31	6	7	1	20	9	2	10	27	7	2	16	24	16	11	26	32	22
6	28	9	17	3	29	3	31	9	30	28	23	34	30	12	21	24	26	26	36	28	36	31	11	8
5	33	34	35	10	30	14	8	26	23	19	24	10	24	3	16	17	4	10	10	9	33	28	18	13
29	21	33	7	34	7	2	35	14	3	4	8	35	31	15	15	5	2	19	31	2	25	36	10	5
3	35	24	15	22	8	23	35	31	11	28	20	13	6	12	4	32	29	25	32	17	25	8	35	22
7	11	5	10	17	29	19	17	8	24	9	2	9	20	18	6	5	14	34	16	3	32	10	36	17
28	31	25	36	28	18	12	19	7	18	15	14	30	2	11	24	24	19	4	33	14	31	15	36	20
35	36	9	22	11	20	32	6	29	36	2	34	10	32	30	30	10	26	3	18	23	34	11	29	35
26	17	24	23	36	32	16	7	24	35	28	25	8	11	18	10	32	20	35	35	15	30	15	15	32
31	7	16	14	22	2	36	35	2	8	23	31	8	4	28	5	19	30	5	9	13	1	19	34	5
10	16	24	23	30	13	20	33	20	24	3	14	5	23	33	24	6	28	17	30	13	22	4	2	24
17	11	4	34	17	27	9	23	25	31	28	27	13	16	12	19	28	1	32	20	24	24	11	31	4
32	33	27	6	12	21	11	24	25	36	4	22	32	12	2	31	28	6	23	8	12	6	13	11	26
29	21	15	12	30	1	32	21	4	24	22	19	4	4	32	7	31	9	6	2	24	31	11	26	4
28	15	35	11	19	36	11	5	12	34	2	36	21	19	24	16	8	28	18	18	28	17	6	36	28
36	31	18	24	16	20	14	7	4	7	20	31	27	11	15	23	33	3	17	27	19	27	14	14	5
3	17	8	30	16	2	34	22	3	34	11	34	22	5	25	4	29	23	14	21	32	16	5	24	22
17	27	32	26	29	14	29	5	13</																

Tabela 9.2:

$t = 0$

1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12
13	14	15	16	17	18
19	20	21	22	23	24
25	26	27	28	29	30
31	32	33	34	35	36

$t = 1$

1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12
13	14	15	16	17	18
19	20	21	22	23	24
25	26	27	28	29	30
31	32	33	34	35	36

$t = 2$

1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12
13	14	15	16	17	18
19	20	21	22	23	24
25	26	27	28	29	30
31	32	33	34	35	36

$t = 3$

1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12
13	14	15	16	17	18
19	20	21	22	23	24
25	26	27	28	29	30
31	32	33	34	35	36

$t = 4$

1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12
13	14	15	16	17	18
19	20	21	22	23	24
25	26	27	28	29	30
31	32	33	34	35	36

$t = 5$

1	2	3	4	5	6
7	8	9	10	11	12
13	14	15	16	17	18
19	20	21	22	23	24
25	26	27	28	29	30
31	32	33	34	35	36



Tabela 9.3:

t	<i>Mengus infamis</i> $R = 4,0$			<i>Nensis maximus</i> $R = 2,0$	
	Vivos	Mortos		Vivos	Mortos
		Competição intra-específica	Competição interespecífica		
1					
2					
3					
4					
5					
6					

**ATIVIDADES**

1. Faça um gráfico do crescimento das duas populações com tempo ( $N \times t$ ).

---



---

2. Qual seria a capacidade suporte deste ambiente (a duna recém-formada) em termos de densidade?

---



---

3. A taxa de crescimento geométrico seria  $R = 4,0$  para *M. infamis* e  $R = 2,0$  para *N. maximus*. Calcule as taxas de crescimento observadas de uma geração para outra. São diferentes da taxa de crescimento geométrico? São diferentes entre si? Por quê?

---



---



---



---

4. Faça um gráfico dos valores de  $R$  observados (eixo y) contra o tamanho da população observado ( $N$ ).

---



---



## O ambiente e seus efeitos sobre populações e seus indivíduos

### Metas da aula

A partir da seleção natural de indivíduos com maior sucesso reprodutivo de uma população, caracterizar como mudam, no tempo evolutivo, as populações, sendo ajustadas ao ambiente.

Ao mesmo tempo, comparar os ajustes fisiológicos e comportamentais dos indivíduos ao ambiente durante seu tempo de vida.

Esperamos que, após o estudo desta aula, você seja capaz de:

- Descrever como a seleção natural pode levar ao surgimento de adaptações.
- Distinguir aclimatação de adaptação.
- Listar respostas dos organismos a mudanças ambientais como aclimatação, seleção de micro-hábitats e estratégias de forrageamento.
- Aplicar o conceito de forrageamento ótimo e o de seleção de hábitats a situações reais.

### Pré-requisitos

Para que você possa acompanhar bem esta aula, reveja as noções de fenótipo e genótipo em Genética Básica, a Aula 8 de Elementos de Ecologia e Conservação e, principalmente, a Aula 18 de Evolução.

## **INTRODUÇÃO**

Nesta aula, vamos começar a ver como as populações mudam em uma escala de tempo maior, de milhares de gerações. Até agora, nas aulas anteriores deste curso, vimos a dinâmica das populações no tempo e no espaço, mas a escala era, no máximo, de uma centena de anos (no caso das séries temporais mais longas) e, mais freqüentemente, de apenas alguns anos. Resultam de processos evolutivos algumas características das populações e seus indivíduos, como tamanho da prole dos indivíduos, o próprio tamanho dos indivíduos e sua capacidade de conseguir alimento, entre outras. Estas características também mudam com o tempo, e sua dinâmica ocorre numa escala de tempo evolutiva, de milhares de gerações. São mudanças que ocorrem na composição genética das populações, responsáveis por manter a aptidão ou o ajustamento evolutivo dos indivíduos ao ambiente.

Isto não quer dizer que todas as mudanças no fenótipo dos indivíduos, ajustando-os ao ambiente, sejam evolutivas. Aclimação, plasticidade fenotípica e mesmo o comportamento são características que permitem ao indivíduo ajustar-se ao ambiente rapidamente durante o seu tempo de vida. Entretanto, a capacidade de aclimação e a plasticidade dos fenótipos devem ser resultado de seleção natural! Pode parecer confuso, mas se pensarmos em um exemplo com plantas, mesmo que fictício, podemos entender esta aparente contradição.

Como as plantas não são capazes de se locomover como os animais, particularmente quando são ainda sementes, ficam à mercê do acaso: se a semente “der sorte” e cair em local favorável em termos de recursos, muito bem; mas se “der azar”, terá poucas chances de germinar e se desenvolver. Indivíduos ou sementes que ajustem seu desenvolvimento às condições locais terão maior chance de sobreviver e se reproduzir. Deixarão mais descendentes que outros indivíduos que não tenham esta plasticidade e dependam da sorte de cair em locais mais favoráveis. Assim, a seleção natural favorecerá indivíduos que tenham maior plasticidade no desenvolvimento do fenótipo.

## O USO DO TERMO “ADAPTAÇÃO” EM ECOLOGIA

Em Ecologia, assim como em Biologia, o termo “adaptação” é usado no sentido evolutivo, isto é, no mesmo sentido usado na Teoria Sintética da Evolução (veja a Aula 18 da disciplina Evolução). Portanto, não estamos falando simplesmente da capacidade de o indivíduo se adequar a diferentes situações (senso comum) ou de sua capacidade de aclimatação (fisiologia). Estamos falando de adaptação como um processo ou caráter que resulte de seleção natural. Isto não quer dizer que aclimatação não seja um fenômeno importante em Ecologia? Muito pelo contrário! Aclimatação é uma resposta fisiológica ou comportamental muito importante dos indivíduos, que lhes dá flexibilidade e mais chances de sobrevivência. Estamos apenas dizendo que adaptação e aclimatação são fenômenos diferentes. Além disso, o *processo de adaptação* (como ele ocorre) não é o mesmo que o de *adaptação* como um caráter, ou seja, uma estrutura morfológica ou fisiológica. Esta diferença fica mais clara na análise de algumas perguntas típicas sobre adaptação.

### ATIVIDADE



1. A seguir, é feita uma pergunta comum sobre adaptação. Entretanto, o objetivo desta atividade não se limita a suscitar uma resposta a esta pergunta, e sim levar a perceber a diferença entre o conceito de adaptação como um caráter e o conceito de adaptação como um processo. Assim, considere a seguinte pergunta: “As penas das aves são adaptações para o voo?” Como esta pergunta poderia ser reformulada de forma a tornar-se uma pergunta sobre o processo de adaptação?

---



---



---



---



---

### RESPOSTA COMENTADA

“As penas das aves são adaptações para o voo?” É uma pergunta sobre adaptação como um caráter; no caso, as penas das aves. Uma pergunta análoga, mas relativa ao processo de adaptação, seria “Como estruturas tão complexas como as penas das aves evoluíram por seleção natural para o voo?”. Agora, temos uma pergunta sobre o processo de adaptação das penas das aves ao voo. Nesta segunda pergunta, não estamos mais tão interessados em saber se as penas

*são adaptações ao voo ou não, e sim no processo que levou à evolução das penas e favoreceu o voo das aves. No caso das penas das aves, acredita-se que tenham se desenvolvido inicialmente para outra função, possivelmente regulação de temperatura do corpo, já que as aves são animais endotermos, como os mamíferos. Como efeito secundário, indivíduos de uma ou mais espécies podem ter adquirido alguma capacidade de planar, o que poderia, então, iniciar um processo de seleção natural sobre indivíduos com penas mais apropriadas para planar e, posteriormente, voar.*

O processo de adaptação foi assunto de algumas aulas da disciplina Evolução e da Aula 8 da disciplina Elementos de Ecologia e Conservação. Vale a pena lembrar algumas de suas características básicas. Primeiro, são necessários e suficientes três ingredientes básicos para que haja evolução das populações e seus indivíduos:

1. Variação individual.
2. Herança das características individuais.
3. Sucesso reprodutivo diferente entre os indivíduos.

**Erro comum número 1:** “Evolução é sinônimo de progresso, evoluindo de um estado primitivo para um avançado.” Como você viu na disciplina Evolução, o processo evolutivo ocorre no âmbito das populações das espécies e diz respeito à mudança das populações no tempo. Mais especificamente, à mudança na composição genética das populações ao longo do tempo. Portanto, não há sentido em se associar a idéia de progresso à idéia de evolução, ainda que esta seja uma mudança adaptativa, isto é, uma mudança que resulta em manter os indivíduos aptos ao ambiente, também em mudança.

Estes três ingredientes garantem a evolução, mas não necessariamente adaptação ao ambiente. Para isto, é preciso que o sucesso reprodutivo seja determinado pelo ambiente, isto é, pela seleção natural, com maior sucesso reprodutivo dos indivíduos mais aptos. Este tipo particular de sucesso reprodutivo foi denominado “ajustamento evolutivo” na disciplina Elementos de Ecologia e Conservação, mas é mais conhecido simplesmente como “aptidão” em Genética de Populações e Evolução desde 1960. Na deriva gênica, os três ingredientes básicos estão presentes e pode haver evolução da população, mas não adaptação.

**Erro comum número 2:** “Os indivíduos mais aptos são os mais fortes ou os que vivem mais.” Aptidão é uma combinação de reprodução com sobrevivência. A maior aptidão será aquela cujo resultado final seja um maior número de descendentes férteis, que reproduzam ao longo das gerações futuras. Estes genótipos ou indivíduos disseminarão naturalmente suas características com mais eficiência na população. Frequentemente, o indivíduo mais forte não é o mais apto, pois investe pouco em reprodução. A “sobrevivência do mais forte” é uma expressão infeliz neste caso, já que perpetua uma idéia errada de como ocorre a seleção natural.

**Erro comum número 3:** “Esta espécie é bem adaptada.” Aptidão é uma medida relativa de um genótipo ou indivíduo, isto é, só pode ser considerada “maior” ou “menor” em relação à aptidão de outro genótipo ou indivíduo. Portanto, não é uma medida da espécie e não é uma medida absoluta. Vários genótipos e indivíduos diferentes podem sobreviver num mesmo ambiente, mas alguns indivíduos terão características que permitirão uma combinação de sobrevivência e reprodução mais eficiente em termos de sucesso reprodutivo.

Muito bem, mas onde estes conceitos de adaptação se encaixam na Ecologia de Populações? Como veremos nesta e nas próximas aulas deste curso, existem teorias na Ecologia de Populações que prevêm quando características como amadurecimento reprodutivo (cedo x tardio), número de filhotes por prole e número de proles devem evoluir em resposta a pressões do ambiente. Resultariam, portanto, de seleção natural e de um processo de adaptação. Hipóteses relacionadas a estas teorias são hipóteses sobre adaptação, que requerem testes que verifiquem se um caráter é adaptativo ou não. Entretanto, não é fácil determinar se um caráter é adaptativo ou não. Por exemplo, uma adaptação resulta em uma correspondência entre a forma de uma estrutura e sua função, como na forma das penas das aves e sua função para o voo.

Então, toda vez que houver correspondência entre forma e função, teremos uma adaptação? Somente se apenas a adaptação pudesse levar a esta correspondência. Mas, como já foi visto na Aula 18 do curso de Evolução, existem vários problemas com este tipo de raciocínio. Lembra-se do *programa adaptacionista*, termo cunhado por Gould e Lewontin (1979) (Cf. seção “Nem tudo que reluz é ouro” da Aula 18 de Evolução)? Segundo estes autores, havia uma grande premissa, nem sempre declarada, de que todas as características seriam adaptativas, quase sempre as melhores soluções desempenhariam uma função. Portanto, seriam resultado da ação da seleção natural, isto é, a estrutura teria evoluído devido ao maior sucesso reprodutivo dos indivíduos que a possuíssem, já que teriam melhor desempenho funcional.

A premissa de que todas as características de um organismo são adaptações desconsidera várias questões importantes, entre as quais a de que os organismos desempenham várias funções, mas que todas dependem de um funcionamento integrado dos órgãos, estruturas e fisiologia do organismo. Não é possível que cada parte do organismo evolua independentemente de outras, já que uma afeta a outra. Por exemplo, se considerarmos o queixo humano ou o dos primatas em geral, teríamos, dentro do programa adaptacionista, de considerar hipóteses adaptativas para sua forma. Gould e Lewontin argumentam que é mais simples e provável que a forma do queixo seja apenas um resultado secundário da evolução da mandíbula, sua dentição e encaixe na maxila. Estas últimas estruturas, sim, poderiam ter uma parte de sua forma otimizada por seleção natural, para capturar e mastigar certos tipos de alimento. Ainda assim, teriam de estar integradas com o funcionamento do resto do crânio, que desempenha outras funções importantes. No crânio, estão localizados órgãos sensoriais e motores.

Uma das principais críticas ao programa adaptativo é a de que sempre é possível produzir um sem-número de cenários que expliquem a evolução adaptativa de qualquer conjunto de caracteres, principalmente se forem considerados isoladamente, um a um. Para cada caráter, é possível produzir um cenário diferente. Assim, é possível explicar quase tudo, deixando de ser uma atividade científica e passando a ser uma atividade de contadores de histórias. Vale lembrar que existem outros processos, além de adaptação, que podem levar à evolução dos organismos e seus caracteres, como deriva gênica, características vestigiais e correlação genética entre características devido à pleiotropia (veja a disciplina Genética Básica e a Aula 18 de Evolução).

Portanto, a correspondência entre forma e função é condição necessária ao processo de adaptação, mas não é uma evidência suficiente para concluirmos tratar-se de uma adaptação. Existem algumas hipóteses adaptativas para explicar a evolução de parâmetros populacionais, como número de filhotes por prole e número de proles. Entretanto, para podermos testá-las, devemos compará-las não só entre si, mas também com hipóteses baseadas em processos que não envolvam adaptação, como características vestigiais, herdadas da linhagem ancestral, da deriva gênica ou da pleiotropia.





### ATIVIDADE

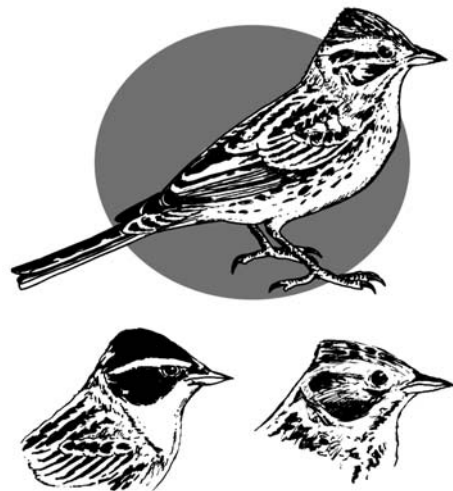
2. Na **Figura 10.1**, o pássaro *Emberiza rustica* muda sua plumagem durante o inverno, passando para uma plumagem menos aparente. Você poderia concluir, então, que esta seria uma adaptação para camuflar-se e ficar menos visível a predadores durante o inverno?

### RESPOSTA COMENTADA

*Talvez a coloração de inverno até seja uma adaptação para camuflagem, implicando com isto que os indivíduos com plumagem menos aparente durante o inverno teriam maior sucesso reprodutivo. Porém, sem maiores evidências, esta é apenas uma hipótese para explicar a coloração da plumagem de inverno. É possível pensar em hipóteses alternativas. Por exemplo, a coloração de inverno poderia ser uma adaptação sim, mas para manter a temperatura corporal (algumas cores são mais eficientes para isso que outras), ou ainda, a plumagem de inverno é uma característica herdada da linhagem ancestral, isto é, um vestígio da espécie herdado pelo *Emberiza rustica*.*

## ACLIMATAÇÃO E PLASTICIDADE FENOTÍPICA

Apesar de a adaptação ser o mecanismo básico por trás do ajuste dos organismos ao ambiente, existem outros processos que também promovem este ajuste em um tempo relativamente rápido. A *aclimação* de um organismo é um deles, e envolve mudanças em seus tecidos ou fisiologia em resposta a mudanças no ambiente. Nesta descrição inicial, aclimação até se parece com adaptação; entretanto, a aclimação ocorre durante a vida do organismo, e não ao longo de gerações, e é reversível. Por exemplo, nas regiões frias de clima temperado, muitas aves desenvolvem uma plumagem mais pesada ou densa do que a plumagem de verão. O mesmo acontece com a pelagem de mamíferos como as lebres e os lince no hemisfério norte, durante o inverno. Em ambos os casos, tanto na plumagem quanto na pelagem, a mudança permite manter a aptidão dos organismos ao ambiente em mudança.



**Figura 10.1:** O pássaro *Emberiza rustica* com as plumagens de inverno (indivíduo macho embaixo, à direita) e verão (indivíduo macho à esquerda). Os machos têm plumagem de verão brilhante e, durante o inverno, têm a plumagem menos aparente, semelhante à das fêmeas (indivíduo acima).



**Figura 10.2:** Plasticidade fenotípica no tamanho da borboleta *Heliconius erato phyllis*.

Já a *plasticidade fenotípica* pode ser definida como a propriedade de o genótipo produzir fenótipos diferentes, dependendo do ambiente a que for exposto. Não é a mesma coisa que aclimação, já que, na aclimação, todo o desenvolvimento do organismo é resultado da interação com o ambiente, não sendo possível uma reversão. A plasticidade fenotípica das plantas é mais conhecida, mas, recentemente, uma série de estudos tem descoberto formas de plasticidade fenotípica em insetos, como na borboleta *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera: Nymphalidae, **Figura 10.2**) (RODRIGUES; MOREIRA, 2002).

Há uma variação geográfica no tamanho do corpo de *H. erato phyllis*, variação esta que era, anteriormente, considerada também genética. Entretanto, se fosse genética, o tamanho grande ou pequeno seria uma característica herdável. A herdabilidade do tamanho foi testada, tendo sido praticamente zero, isto é, o tamanho da prole não teve relação com o tamanho dos pais. Como a variação geográfica é real e muito clara, mas não tem base genética, só pode ser atribuída a fatores ambientais distintos, como temperatura e vegetação nas diferentes regiões geográficas. Entretanto, não foi possível ainda determinar se existem diferenças relacionadas a estas nas regiões geográficas entre borboletas de tamanhos diferentes.

Além de testes de herdabilidade, como no caso da borboleta *H. erato phyllis*, a plasticidade fenotípica é estudada experimentalmente de várias formas, de experimentos de campo a manipulações em laboratório ou estufas (no caso das plantas), e pode ser encontrada em características morfológicas, anatômicas, fisiológicas e bioquímicas (SCHLICHTING; PIGLIUCCI, 1998).

Tanto a aclimação como a plasticidade fenotípica tornam ou mantêm o organismo ajustado ao seu ambiente, mas o fazem num intervalo de tempo muito curto em relação ao processo de adaptação. A aclimação é, de forma geral, adaptativa, ou seja, resulta em manter a aptidão do organismo. Portanto, deve ter evoluído como resultado de seleção natural. A plasticidade fenotípica também contribui para manter a aptidão quando resulta de um processo adaptativo, mas nem toda plasticidade fenotípica é adaptativa (SCHLICHTING; PIGLIUCCI, 1998).

**ATIVIDADE**

3. Bromélias são plantas comuns na Mata Atlântica e em ambientes com vegetação de restinga. Na restinga, bromélias-tanque que crescem à sombra de árvores são grandes e têm folhas compridas e verdes. Bromélias-tanque que crescem na borda de moitas, expostas ao sol mais frequentemente e a altas temperaturas, são menores, com folhas mais curtas e amareladas. Poderiam ser consideradas, então, duas espécies de bromélias-tanque?

---



---



---



---

**RESPOSTA COMENTADA**

*Somente se houver alguma barreira impedindo o cruzamento entre as duas formas de bromélia-tanque. Uma hipótese mais simples para explicar esta diferença seria por plasticidade fenotípica. Tal diferença poderia ser testada, plantando, em área sombreada, uma bromélia-tanque originária da borda da moita e vice-versa. Este experimento já foi feito e comprovado ser plasticidade fenotípica.*

## RESPOSTAS COMPORTAMENTAIS E ECOLOGIA DO COMPORTAMENTO

Uma outra forma de ajustar-se a mudanças ambientais seriam mudanças no comportamento dos indivíduos. Assim como outras características da população, há variação entre os indivíduos na resposta comportamental, mas pode-se abstrair um comportamento médio, típico da população ou mesmo da espécie (que pode ter mais de uma população natural ao longo de sua distribuição geográfica). A *Ecologia do Comportamento* desenvolveu-se muito e tornou-se um campo de estudo próprio dentro da Ecologia, com um corpo teórico próprio que procura prever as escolhas e a evolução do comportamento em função do ambiente. As escolhas individuais dos itens alimentares a incluir na dieta e que habitats utilizar são aspectos importantes do comportamento, que permitem o ajuste dos indivíduos ao ambiente e têm conseqüências para a população. Influenciam na distribuição dos indivíduos no espaço e são importantes para a coexistência de populações de espécies competidoras ou para a coexistência de predadores e presas (os problemas na coexistência de competidores e de predador/presa serão vistos mais adiante neste curso, nas aulas sobre interações entre populações).

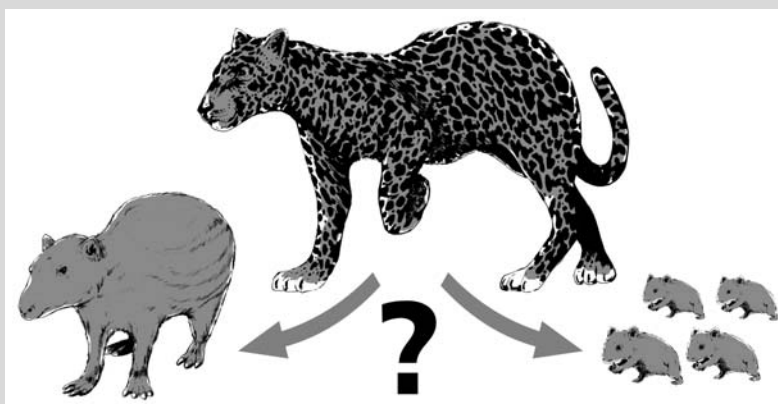
## FORRAGEAMENTO ÓTIMO

A resposta comportamental permite grande flexibilidade ao indivíduo no seu ajuste ao ambiente, particularmente se houver um componente de aprendizado no comportamento. Muitos comportamentos são totalmente determinados geneticamente, particularmente em invertebrados, não tendo flexibilidade devida ao aprendizado. Outros comportamentos, principalmente em vertebrados, têm apenas uma base genética e um grande componente dependente de aprendizado. Por exemplo, quando a disponibilidade de itens alimentares muda com o tempo ou varia no espaço, a capacidade de o indivíduo aprender a identificar os melhores itens permitirá que os selecione de forma a conseguir mais energia, proteínas e nutrientes na alimentação. O termo “*forrageamento*” é usado para descrever o comportamento de escolha de itens alimentares na dieta. A teoria do *forrageamento ótimo* procura, então, determinar as regras para a inclusão de itens alimentares na dieta dos indivíduos, regras estas que otimizam a dieta dos indivíduos em termos adaptativos.

### ATIVIDADE



4. Vamos imaginar o comportamento de forrageamento de um predador que ocupe o topo da cadeia alimentar, como uma onça, um caso mais simples em que todas as presas têm valor nutricional semelhante, diferindo basicamente na quantidade de energia e de proteína que têm.



Vamos imaginar uma onça andando por diferentes habitats e encontrando presas ao longo de sua busca. Se a seleção natural tiver agido sobre o comportamento de forrageamento da onça de forma a maximizar sua aptidão, ela deveria escolher suas presas de forma a maximizar seu ganho energético e protéico. Entretanto, uma presa não representa apenas “ganhos”, mas também “gastos”: tempo de busca, subjugação e consumo. Podemos adicionar à nossa história um terceiro elemento: existem dois tipos

de presa: as de alta e as de baixa qualidade. Podemos imaginar que uma presa de alta qualidade seja uma paca (um roedor grande, de uns 5kg) e que um pequeno roedor (com menos de 500g) seja uma presa de baixa qualidade. As pacas existem em quantidade bem menor que os pequenos roedores. A pergunta é: deve a onça tentar capturar e consumir um pequeno roedor quando o encontrar, ou ignorá-lo e procurar uma paca?

---



---



---



---



---

#### RESPOSTA COMENTADA

*Tudo depende da abundância de pacas. Considerando que o gasto energético na busca de uma presa é proporcional ao tempo de busca e encontro, o tempo de busca e o gasto energético serão muito grandes se as pacas forem muito raras. Assim, em densidades muito baixas, o gasto na busca de uma paca será maior que o ganho quando esta for encontrada. Nesta situação, é melhor incluir os pequenos roedores na dieta, gastando algum tempo subjugando os roedores que forem encontrados. As pacas serão consumidas só se forem encontradas casualmente. Se o tempo de busca por pacas diminuir e os ganhos em buscá-las passarem a ser maiores que os gastos, valerá a pena ser mais seletivo na dieta e não gastar tempo com as pequenas presas. Este tempo é precioso e pode ser usado na busca de uma paca.*

Quando dizemos que um predador “prefere” ou “seleciona” as presas que vai ingerir, como um louva-a-deus, ou mesmo uma onça, não estamos dizendo que este predador tenha consciência de suas necessidades protéicas e nutricionais. Da mesma maneira, o homem seleciona os alimentos que consome muito antes dos avanços relativamente recentes no conhecimento sobre a nutrição humana. Os organismos têm mecanismos fisiológicos internos que disparam estímulos como a “fome” e a “sede”. Não só isso; podemos falar em “tipos” diferentes de fome. Quantas vezes as pessoas sentem fome de algum doce, e não de carne, ou vice-versa? Há uma interação complexa entre fisiologia (respostas inatas) e aprendizado, principalmente em espécies sociais como a humana, mas o fato é que temos mecanismos fisiológicos que nos “avisam” sobre o tipo de alimento de que precisamos. Estes mecanismos podem e devem ser resultados de seleção natural.

## SELEÇÃO DE HÁBITATS E MICRO-HÁBITATS

Os itens alimentares geralmente estão distribuídos de forma heterogênea no ambiente, em habitats diferentes ou em “manchas” de um mesmo habitat. Os organismos têm, então, de escolher não somente quais itens consumir em uma mancha de habitat, mas também quando devem partir e procurar outra mancha. Em geral, a disponibilidade de alimento em uma mancha diminui à medida que o alimento é consumido. Portanto, a qualidade de habitats ou manchas de habitats favoráveis muda com o tempo ou varia no espaço, e a capacidade de o indivíduo aprender a identificar estes habitats certamente seria vantajosa em termos de aptidão. De fato, a *seleção de habitats* é um mecanismo muito comum, tanto em animais como em plantas.

### ATIVIDADE



5. Plantas não se movimentam, certo? Então, como pode ocorrer seleção de habitats nas plantas?

---

---

---

---

---

### RESPOSTA COMENTADA

A visão de que as plantas não se movimentam é relativa. Já vimos isto na Aula 4 desta disciplina em relação à dispersão de sementes. Vimos também, na Aula 1, que as plantas se reproduzem assexuadamente por estolões, formando clones. Estes clones são partes do mesmo indivíduo, que, desta maneira, ocupa o ambiente de forma seletiva. Pode-se dizer, então, que há um movimento dos indivíduos genéticos das plantas, que ocorre via produção de clones. As raízes das plantas, por sua vez, crescem continuamente em direção a regiões do solo com mais nutrientes ou água, isto é, em direção às manchas de habitat favorável no solo. Portanto, há uma forma de seleção de micro-habitats nas plantas (veja a seguir).

Os indivíduos podem mesmo selecionar *micro-hábitats*, isto é, dentro de uma área ou mancha de hábitat podem preferir estar ou usar mais frequentemente alguns microambientes. Por exemplo, muitos pernilongos que vivem em florestas úmidas, como a Mata Atlântica, selecionam não somente o hábitat (a floresta úmida), mas também o micro-hábitat, vivendo apenas sob as folhas de algumas plantas. Animais maiores, como os marsupiais, também selecionam micro-hábitats frequentemente. É o caso do gambá de orelha preta da Mata Atlântica (*Didelphis aurita*), espécie já vista em exemplos das Aulas 4 e 8 deste curso. Na restinga de Barra de Maricá, RJ, *D. aurita* seleciona as maiores moitas de vegetação da restinga como hábitats e, dentro das moitas, prefere micro-hábitats com maior densidade de folhíço (FREITAS *et al.*, 1997).



## CONCLUSÃO

O comportamento, assim como a aclimação e a plasticidade fenotípica, permite ajustes rápidos de um organismo a mudanças no ambiente durante sua vida. São ajustes finos no fenótipo do organismo. A base genética do fenótipo é moldada numa escala de tempo maior, resultando de processos evolutivos. Muitos destes processos são adaptativos, ocorrendo em âmbito individual e favorecendo os indivíduos com maior sucesso reprodutivo. A unidade básica é o indivíduo, e não a espécie.

## ATIVIDADE FINAL

Voltando ao exemplo das pacas, na Atividade 4, pense no que seria mais vantajoso para as onças, se as pacas se tornarem escassas: continuar na mesma mancha, passando a consumir os pequenos roedores, ou procurar outras manchas, onde haja abundância de pacas?

---

---

---

---

---

### REPOSTA COMENTADA

*A escolha depende da abundância de pacas nas outras manchas de hábitat, assim como da capacidade de uma onça avaliar a abundância das pacas em outras manchas. Portanto, mesmo que haja abundância de pacas em outra mancha de hábitat, é preciso que a onça tenha capacidade de avaliação. Pode parecer muito improvável que uma onça tenha esta capacidade, mas, em alguns casos, é possível usar indicadores. Por exemplo, se a abundância das pacas varia sazonalmente, é possível usar a época do ano como um indicador da chance de encontrar pacas em outras manchas. Outra forma usada por muitos animais é praticar alguma forma de amostragem do ambiente. A onça poderia visitar duas ou três manchas e, a partir daí, generalizar sobre a abundância de pacas em todas as manchas.*

## RESUMO

O ambiente afeta as populações e seus indivíduos não somente numa escala de tempo de algumas gerações, mas também numa escala de tempo evolutiva. Como resultado, alguns indivíduos têm mais sucesso reprodutivo que outros, e as características que conferem mais sucesso passam às gerações futuras. O resultado é o processo de evolução da população em direção ao ajuste de seus indivíduos ao ambiente, que está sempre em mudança, tornando o processo contínuo.

Os indivíduos têm também mecanismos de ajuste fino ao ambiente, como respostas mais rápidas, às vezes até reversíveis, como no caso da aclimação. Outros ajustes ocorrem ao longo do desenvolvimento e não são reversíveis, resultantes da plasticidade fenotípica. Por fim, existem mecanismos comportamentais, que também contribuem para o ajuste à mudança ambiental.



## AUTO-AVALIAÇÃO

Considerando que adaptações e seleção natural são tópicos já estudados em, pelo menos, dois cursos antes deste, de Evolução e de Elementos de Ecologia e Conservação, você deve ter agora uma visão ampla do assunto. Deve ter claro que a adaptação, como um processo, ocorre no âmbito das populações e de seus indivíduos, e não no da espécie toda. Outras concepções amplamente divulgadas, mas que você deve perceber agora como equivocadas, são a da seleção natural como a “sobrevivência do mais forte” e a da evolução como sinônimo de progresso. Perceber isto é fundamental para um profissional de Biologia e para acompanhar a próxima aula, em que falaremos mais sobre características que resultam de evolução.

Ao mesmo tempo, você deve ter noção de que nem todo ajuste do organismo ao ambiente é resultado de seleção natural. Em última análise, talvez; mas existem fatores que promovem ajuste fino ao ambiente e que ajustam o fenótipo durante o tempo de vida dos organismos. Falamos bastante sobre estes fatores nesta aula.



## Populações, Comunidades e Conservação

---

Referências

## Aula 1

---

KREBS, Charles J. *Ecology*. 4.ed. New York: Harper Collins, 1994.

RICKEFS, Robert R. *A economia da natureza*. 5.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2001.

## Aula 2

---

BEGON, Michael. *Investigating animal abundance: capture-recapture for biologists*. London: Edward Arnold, 1979.

FERNANDEZ, Fernando Antonio dos Santos. Métodos para estimativas de parâmetros populacionais por captura, marcação e recaptura. In: PERES-NETO, Pedro Rodrigues; VALENTIN, Jean Louis; FERNANDEZ, Fernando Antonio dos Santos. *Tópicos em tratamento de dados biológicos*. Rio de Janeiro: UFRJ, 1995. (Série oecologia brasiliensis, v. 2. Seriado do PPGE-UFRJ).

KREBS, Charles J. *Ecological methodology*. New York: Harper & Row, 1989.

SOUTHWOOD, T. R. E. *Ecological methods*. London: Chapman & Hall, 1978. 524 p.

ZAR, Jerrold H. *Bioestatistical analysis*. 2.ed. Englewood Cliffs: Prentice Hall, 1984.

## Aula 3

---

ALMEIDA, Lúcia Massutti de; COSTA, RIBEIRO, Cibele S.; MARINONI, Luciene. *Manual de coleta, conservação, montagem e identificação de insetos*. Ribeirão Preto: Holos, 1998. 78p.

FIGUEIREDO-BARROS, M. P. et al. Bioturbação por macroinvertebrados bentônicos na interface sedimento-água em ambientes lacustres brasileiros: uma abordagem experimental. In: ROLAND, F.; CESAR, D. E. (Eds.). *Lições em limnologia*, 2005. No prelo.

MARTIN, J. E. H. *The insects and arachnids of Canada. Part 1. Collecting, preparing, and preserving insects, mites, and spiders*. Ottawa, Research Branch, Canada Department of Agriculture, Agriculture Canada, 1977. 182 p.

SOUTHWOOD, T. R. E. *Ecological methods: with special reference to the study of insect populations*. London: Chapman & Hall, 1980. 524 p.

UIEDA, V. C.; CASTRO, R. M. C. Coleta e fixação de peixes de riachos. In: CARAMASCHI, Erica P.; MAZZONI, Rosana; PERES-NETO, Pedro Rodrigues (Eds.). *Ecologia de peixes de riacho*. Rio de Janeiro: UFRJ, 1999. (Série oecologia brasiliensis, v. 6. Seriado do PPGE-UFRJ).

#### Aula 4

---

BEGON, Michael; HARPER, John L.; TOWNSEND, Colin R. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3.ed. Oxford: Blackwell Science, 1996. 1068p.

BURT, W. H. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy*, v. 24, p. 346-352, 1943.

CERQUEIRA, Rui et al. A five-year population study of an assemblage of small mammals in southeastern Brazil. *Mammalia*, Paris, v. 57, p. 507-517, 1993.

DAVIDSON, James; ANDREWARTHA, Herbert George. Annual trends in a natural population of *Thrips imaginis* (Thysanoptera). *Journal of Animal Ecology*, v. 17, p. 193-199, 1948.

QUENTAL, Tiago B. *et al.* Population dynamics of the marsupial *Micoureus demerarae* in small fragments of Atlantic Coastal Forest in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, v. 17, p. 339-352, 2001.

#### Aula 5

---

HUTCHINSON, George E. The concept of pattern in ecology. *Proceedings Academy of Natural Sciences*, Philadelphia, v. 105, p. 1-12, 1953.

KREBS, Charles J. *Ecological methodology*. New York: Harper & Row, 1989.

LUDWIG, John A.; REYNOLDS, James F. *Statistical ecology*. New York: John Wiley & Sons, 1988.

## Aula 6

---

CAUGHLEY, G.; SINCLAIR, A. R. E. *Wildlife ecology and management*. Cambridge: Blackwell Science Publications, 1994. 334p.

KREBS, Charles J. *Ecology*. 4.ed. New York: Harper Collins, 1994.

PEARL, Raymond. *The rate of living*. New York: Knopf, 1928.

RICKEFS, Robert R. *A economia da natureza*. 5.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2001.

## Aula 7

---

LORINI, Maria Lúcia; OLIVEIRA, J. A.; PERSSON, Vanessa G. Annual age structure and reproductive patterns in *Marmosa incana* (Lund, 1841) (Didelphidae: Marsupialia), Gena, *Mammalian Biology*, v. 59, p. 65-73, 1994.

MCCALLUM, Hamish. Population parameters: estimation for ecological models. Oxford, Blackwell Science, 2000. 348 p.

OLIVEIRA, Evandr G.; SRYGLEY, Robert B.; DUDLEY, Robert. Do neotropical migrant butterflies navigate using a solar compass? *Journal of Experimental Biology*, v. 201, p. 3317-3331, 1998.

## Aula 8

---

BEGON, Michael; HARPER, John L.; TOWNSEND, Colin R. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3.ed. Oxford: Blackwell Science, 1996. 1068 p.

CERQUEIRA, Rui et al. A five-year population study of an assemblage of small mammals in southeastern Brazil. *Mammalia*, Paris, v. 57, p. 507-517, 1993.

ELTON, C.S.; NICHOLSON, A.J. The ten-year cycle in numbers of the lynx in Canada. *Journal of Animal Ecology*, v. 11, p. 215-244, 1942.

GIOVANELLI, Alexandre; VIEIRA, Marcos Vinicius; COELHO-DA-SILVA, Cezar Luiz P. Ayres. Interaction between the intermediate host of schistosomiasis in Brazil *Biomphalaria glabrata* (Planorbidae) and a possible competitor *Melanoides tuberculata* (Thiaridae): I. Laboratory experiments. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, v. 97, n. 3, p. 363-369, 2002.

HASSELL, Michael P.; LATTO, J.; MAY, R.M. Seeing the wood for the trees: detecting density dependence from existing life-table studies. *Journal of Animal Ecology*, v. 58, p. 883-892, 1989.

LAWTON, J. H.; MAY, R. M., The birds of Selborne. *Nature*, v. 306, p. 732-733, 1984.

RIASCOS, José M.; URBAN, H.-JÖRG. Impacts of El Niño/La Niña on the Population Dynamics of the Tropical Bivalve *Donax dentifer* from Bahía Málaga, Colombian Pacific. *Investigaciones marinas*, v. 30, n. 1, p. 152-154, ago. 2002. Suplemento. [online]. Disponível em: <[http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0717-71782002030100054&lng=es&nrm=iso](http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0717-71782002030100054&lng=es&nrm=iso)>. Acesso em: 26 jan. 2005.

SYMONIDES, E. The structure and population dynamics of psammonophytes on inland dunes. II. Loose-sod populations. *Ekologia Polska*, v. 27, p. 191-234, 1979.

---

## Aula 10

FREITAS, S. R. et al. Habitat preference and food use by *metachirus nudicaudatus* and *didelphis aurita* in a restinga forest at Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Biologia*, v. 57, p. 93-98, 1997.

FUTUYMA, Douglas J. *Biologia evolutiva*. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1997.

Serviço gráfico realizado em parceria com a Fundação Santa Cabrini por intermédio do gerenciamento laborativo e educacional da mão-de-obra de apenados do sistema prisional do Estado do Rio de Janeiro.



Maiores informações: [www.santacabrini.rj.gov.br](http://www.santacabrini.rj.gov.br)





ISBN 85-7648-131-6



9 788576 148131 7



**UENF**  
Universidade Estadual  
do Norte Fluminense



Universidade Federal Fluminense



Provedora de acesso à Cidadania



Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo  
à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro



**GOVERNO DO  
Rio de Janeiro**

SECRETARIA DE  
CIÊNCIA E TECNOLOGIA

Ministério  
da Educação

