

Módulo 2

A população sem estrutura etária

When the birth-rate exceeds the death-rate, the population increases in numbers at a rate dependent upon the difference between them [...]. This argument is simple enough. But complexity is introduced as soon as we seek to estimate quantitatively the rate at which the population increases or decreases. The difficulties are encountered because both the number of births and the probability of death vary with the age of the animal.

Andrewartha and Birch, 1954

A dinâmica populacional é o ramo do conhecimento que se ocupa do estudo da variação do número de indivíduos da população no tempo e no espaço. É uma ciência de números e de variações: nascimentos, mortos, movimentos, fluxos. Idealmente, o estudo da dinâmica da população tem em conta que esta se encontra estruturada por estádios fisiológicos. Isto é, a população é formada por indivíduos, diferentes entre si, mas que podem ser agrupados segundo critérios como a idade ou o seu tamanho corporal. Quando assim é, a dinâmica populacional confunde-se com a demografia, objecto principal deste curso. Mas a dinâmica da população pode também ser estudada, numa abordagem preliminar, ignorando a estrutura demográfica. Este estudo é necessariamente mais simples, mas permite a compreensão de conceitos elementares, mais tarde úteis em demografia e, mais importante, apreciar o extraordinário potencial que as populações biológicas têm para crescer. É este o objectivo deste capítulo.

Em dinâmica populacional, é conveniente efectuar uma distinção entre as populações cuja reprodução ocorre numa época relativamente restrita do ano, os chamados **reprodutores sazonais**, e as populações em que a reprodução ocorre de forma contínua ao longo do ano, os **reprodutores contínuos** (Figura 2.1). A grande maioria das populações não humanas são reprodutores sazonais, enquanto as populações humanas constituem um exemplo típico de reprodutores contínuos. A seguir apresentam-se modelos muito simples do crescimento destes dois tipos de populações. Estes modelos assumem que a população é homogénea, i.e., os indivíduos são todos idênticos entre si, ignorando-se, por exemplo, as diferenças entre idades na capacidade de deixar descendentes ou na probabilidade de morrer, como lembram Andrewartha e Birch, mas são úteis para interpretar mais tarde o crescimento da população estruturada por estádios fisiológicos.

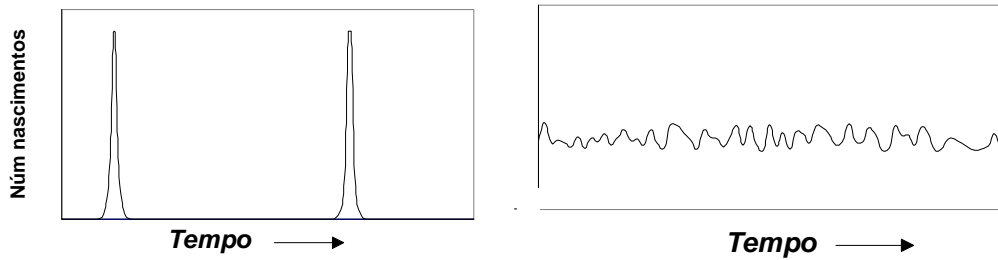


Figura 2.1 Imagem estereotipada do número de nascimentos ao longo do tempo numa população de reprodutores sazonais (esquerda) e de reprodutores contínuos (direita).

2.1 Reprodutores sazonais

Nos reprodutores sazonais, em que os nascimentos ocorrem por impulsos, a forma mais natural de estudar a dinâmica da população consiste em considerar a variação do número total de indivíduos imediatamente depois, ou imediatamente antes (o que fôr mais conveniente), da época de reprodução. Estas duas situações extremas (*imediatamente*) depois ou antes da reprodução, surgem repetidamente ao lidar com reprodutores sazonais e designar-se-ão por, respectivamente, pós-reprodução e pré-reprodução. O número total de indivíduos no instante t , que se representa por N_t , é uma função da variável discreta t , ($t=0, 1, 2, \dots$), a qual assinala as sucessivas épocas de reprodução. O tempo é quantificado em múltiplos dum intervalo de tempo básico, Δt , o intervalo decorrido entre duas épocas de reprodução consecutivas (Fig. 2.2). Em geral, Δt é um ano, mas poderá também ser um mês, semana, ou o que fôr apropriado.

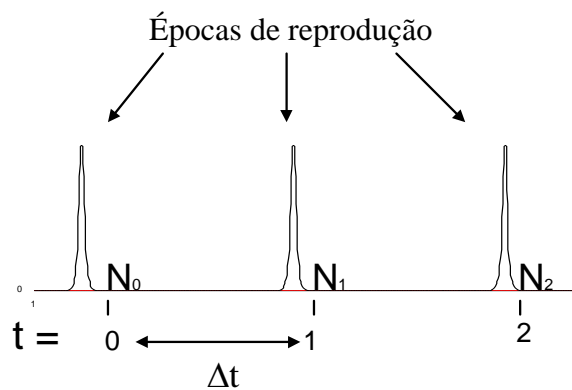


Figura 2.2. O número de indivíduos da população (N_t) é observado em situação pós-reprodução, nos instantes sucessivos $t=0, 1, 2, \dots$ separados pelo intervalo Δt .

Suponhamos que a abundância duma população de reprodutores sazonais é recenseada¹ em duas épocas sucessivas t e $t+1$, separadas por Δt . Sejam N_t e N_{t+1} os respectivos números de indivíduos nestas duas épocas. A variação ocorrida no número de indivíduos pode ser medida de, pelo menos, três formas distintas. A **variação absoluta** do número de indivíduos, simbolicamente ΔN , define-se como $\Delta N = N_{t+1} - N_t$. Note-se que ΔN é negativo, nulo ou positivo, conforme a população durante Δt , em média, tenha diminuído, não variado, ou aumentado. Dentro do intervalo Δt , a variação provavelmente não foi sempre igual. Para obter a variação média do número de indivíduos durante Δt , a chamada *variação por unidade de tempo*, divide-se ΔN pelo tempo durante o qual se produziu esta variação. Assim, a quantidade,

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} \quad [2.1]$$

designa-se por **variação média** do número de indivíduos e a equação [2.1] indica como é que ela pode ser medida. Para mais facilmente avaliar se a variação ocorrida foi grande ou pequena, é habitual definir a variação relativamente a um certo valor fixo da variável N . Assim, a **variação média relativa** durante o intervalo Δt define-se como sendo:

$$\frac{1}{N_i} \frac{\Delta N}{\Delta t} \quad [2.2]$$

Sendo N_i o valor de N tomado para referência. Frequentemente, N_i é o próprio N_t , a abundância da população no início de Δt . Neste caso, a variação média relativa é vulgarmente designada por **percentagem de variação**. As unidades da variação relativa são indivíduos por indivíduo por unidade de tempo ou, simplesmente, tempo⁻¹.

Nas populações naturais, existe uma relação entre os sucessivos valores N_t e N_{t+1} . Na ausência de fenómenos migratórios, ou assumindo que *emigração* e *imigração* se anulam mutuamente, o número de mortos e de nascimentos ocorridos durante Δt determina inteiramente a diferença ΔN . Designe-se por D_t o número absoluto de mortos ocorridos ao longo de Δt e por B_t o número de nascimentos ocorridos na época de reprodução, imediatamente antes de $t+1$ ou imediatamente após t , conforme o recenseamento é feito, respectivamente, depois ou antes da época de reprodução (Figura 2.3). A relação entre N_t e N_{t+1} é então,

$$N_{t+1} = N_t + B_t - D_t \quad [2.3]$$

¹ **Recenseamento** é sinónimo de **census**. Significa que absolutamente todos os indivíduos da população foram contabilizados. Não deve ser confundido com **sondagem**, na qual é tomada uma *amostra* da população. Sondagem é sinónimo de amostragem, embora esta última palavra tenha outros significados em estatística.

sendo $B_t - D_t$ por vezes designado por **saldo natural** da população no intervalo de tempo Δt .

Vejam os em seguida como calcular sobrevivência e mortalidade na nossa população de reprodutores sazonais. O número de mortes pode ser relativamente alto ou baixo. Para avaliar isso e, simultaneamente, comparar mortalidade entre populações, definem-se taxas de sobrevivência e, o seu complemento, taxas de mortalidade da população, nas situações de pós- e de pré-reprodução. Em situação de pós-reprodução, os sobreviventes de N_t no instante $t+1$ são simplesmente $N_t - D_t$. Isto é, são o número de indivíduos presentes em t menos os que morreram durante Δt . Note-se (eq. [2.3] e Fig. 2.3) que podem também ser dados pelo número de indivíduos vivos em $t+1$ menos os recém-nascidos: $N_{t+1} - B_t$. Dividindo os sobreviventes pelo número inicial de indivíduos, obtém-se S_t , a **taxa de sobrevivência global** da população (todas as idades incluídas) entre t e $t+1$,

$$S_t = \frac{N_t - D_t}{N_t} = \frac{N_{t+1} - B_t}{N_t} \quad [2.4]$$

Se, pelo contrário, o recenseamento foi feito antes da reprodução, então o intervalo Δt foi iniciado com $N_t + B_t$ indivíduos e os seus sobreviventes são $N_t + B_t - D_t$ ou, simplesmente, N_{t+1} (conferir eq. [2.3]). Neste caso, a taxa de sobrevivência total é,

$$S_t = \frac{N_t + B_t - D_t}{N_t + B_t} = \frac{N_{t+1}}{N_t + B_t} \quad [2.5]$$

Numa população com várias idades, S_t deve ser o resultado da combinação das taxas de sobrevivência de todas as idades e, uma vez que a sobrevivência varia com a idade, pode-se prever que a composição etária da população deve influenciar a sua sobrevivência total, S_t .

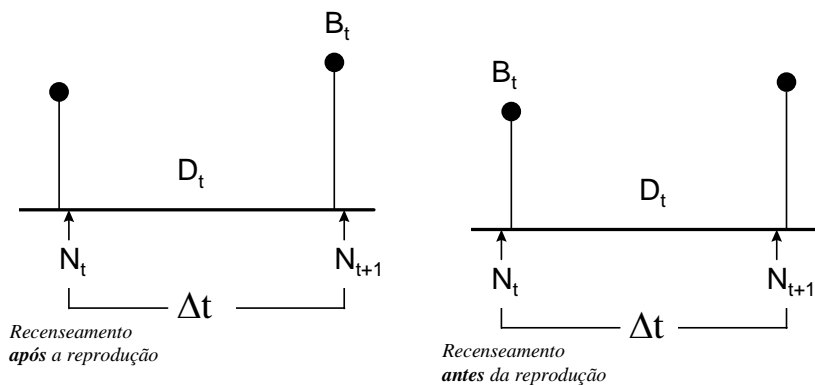


Figura 2.3 Posição dos instantes de recenseamento (assinalados com setas), nos quais se toma conhecimento de N_t e N_{t+1} , relativamente aos instantes de reprodução (assinalados por linhas com bola preta no topo) numa população de reprodutores sazonais. À esquerda, recenseamento logo a seguir à reprodução e à direita antes da reprodução. O intervalo Δt separa os dois instantes de recenseamento. B_t é o número de recém-nascidos e D_t é o número de mortes ao longo de todo o intervalo Δt .

A **taxa de mortalidade** global da população (todas as idades incluídas), no intervalo Δt , define-se como sendo $1-S_t$. Verifica-se facilmente, usando [2.4] e [2.5], que a taxa de mortalidade é D_t/N_t ou $D_t/(N_t+B_t)$, quando o recenseamento é feito, respectivamente, imediatamente depois ou antes da reprodução. A taxa de mortalidade (e, pela mesma razão, a taxa de sobrevivência), definida desta forma, toma valores forçosamente dentro do intervalo $[0,1]$ e representa a *probabilidade* de que um indivíduo vivo no instante t , morra durante o intervalo Δt . Esta forma de definir mortalidade, comum em ecologia, é consequência de dividir o número de mortos pela população *em risco* no início do intervalo (N_t ou N_t+B_t , respectivamente, em situação pós- ou pré-reprodução). Veremos adiante que os demógrafos humanos muitas vezes não definem a mortalidade nestes termos.

Considere-se agora a reprodução. Esta pode ser descrita segundo duas perspectivas. Uma é como o conjunto de processos fisiológicos e comportamentais, mais ou menos complexos, que conduz à geração de filhos. A outra é apenas a contagem do número de filhos *per capita* por unidade de tempo. Só a segunda perspectiva é estritamente demográfica e é a única usada neste texto. Usa-se o termo **natalidade** para designar o total de nascimentos gerados no seio de uma população, tomada como um todo. Assim, a **taxa de natalidade**, simbólicamente b_t , é definida como o número de nascimentos, *por ascendente, por unidade de tempo*. Se o recenseamento da população ocorre logo após a reprodução, os ascendentes que darão origem aos nascimentos, B_t , (os quais serão contabilizados em $t+1$) são N_t-D_t (ver Fig. 2.3). Recordando que $N_t-D_t = N_{t+1}-B_t$ (eq. [2.3]), a taxa de natalidade é:

$$b_t = \frac{B_t}{N_t - D_t} = \frac{B_t}{N_{t+1} - B_t} \quad [2.6]$$

mas se o recenseamento decorreu imediatamente antes da reprodução, então,

$$b_t = \frac{B_t}{N_t} \quad [2.7]$$

Seguidamente, procuro representar a variação do efectivo populacional ao longo dos intervalos de tempo, mas fazendo-o de forma que fique bem explícito o modo como as taxas vitais² de sobrevivência e natalidade influenciam essa variação. Uma forma simples de o fazer consiste em representar o quociente N_{t+1}/N_t em função das taxas vitais de sobrevivência e natalidade. Designe-se este quociente por λ . Substituindo [2.4] e [2.6] na equação [2.3], para o caso de recenseamento pós-

² **Taxas vitais** é o termo usado para designar a quantificação do movimento dos indivíduos ao longo do seu ciclo de vida (nascimento, juventude, idade de primeira maturação, ...). As mais comuns são as taxas de natalidade, crescimento, maturação, fertilidade e mortalidade.

reprodução, ou substituindo [2.5] e [2.7] na equação [2.3], para o caso de recenseamento pré-reprodução, é fácil verificar que,

$$\lambda = \frac{N_{t+1}}{N_t} = S_t(1 + b_t) \quad [2.8]$$

(os estudantes aplicados devem verificar que as substituições indicadas conduzem a [2.8])

λ é o número de indivíduos presente em $t+1$ *por cada indivíduo* que estava em t , e é designado por **taxa finita de incremento** (ou apenas taxa de incremento) da população no intervalo Δt . Há dois pontos a assinalar aqui. O primeiro, é que λ é uma função simples das taxas vitais S_t e b_t , o que vem ao encontro da nossa intuição. O segundo, é que o futuro da população depende do valor de λ . Uma vez que,

$$N_{t+1} = \lambda N_t \quad [2.9]$$

nos sucessivos intervalos Δt , a população diminui, mantém-se constante, ou cresce, conforme $0 < \lambda < 1$, $\lambda = 1$ ou $\lambda > 1$, respectivamente (Fig. 2.4). Se λ se mantiver constante e maior que 1, durante vários intervalos Δt , a população cresce **geométricamente**.

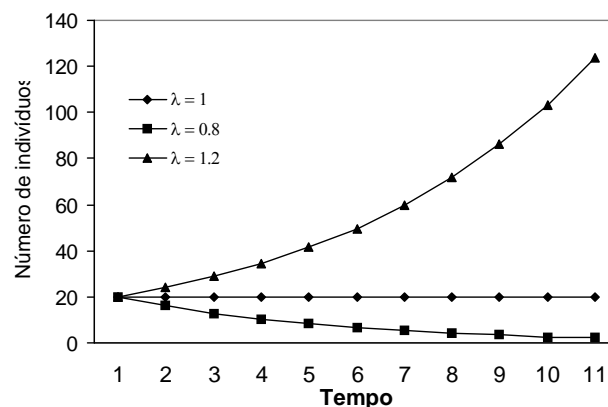


Figura 2.4. Variação do número de indivíduos de uma população de reprodutores sazonais que se inicia com 20 indivíduos e é observada ao longo do tempo, em três casos diferentes de valores de λ .

Examine-se a relação geral entre N_t e N_{t+n} , sendo n um número arbitrário de intervalos de tempo Δt . Considere-se a relação entre o efectivo populacional entre 2 intervalos Δt consecutivos, isto é N_{t+2} e N_t . A equação [2.9] permite escrever $N_{t+2} = N_{t+1}\lambda$. Substituindo aqui N_{t+1} em função de N_t (de novo usando [2.9]), obtém-se

$$N_{t+2} = N_{t+1}\lambda = N_t\lambda\lambda = N_t\lambda^2$$

seguindo o mesmo raciocínio, podia-se escrever $N_{t+3} = N_t\lambda^3$. De um modo geral, designando por n um número arbitrário de intervalos de tempo,

$$N_{t+n} = N_t \lambda^n \quad [2.10]$$

Dois exemplos numéricos servirão para apreciar o potencial deste tipo de crescimento. Imagine-se uma população que tenha inicialmente $N_t=10$ indivíduos e uma taxa de crescimento de $\lambda=1.1$ por semana. Ao fim de 52 semanas (≈ 1 ano) a equação [2.10] mostra que estarão 1420 indivíduos na população ($1420=10 \times 1.1^{52}$) e, ao fim de 2 anos, a população terá 201762 indivíduos ($201762=10 \times 1.1^{104}$).

Quanto tempo é que uma população em crescimento, com λ maior que 1, constante, leva para duplicar o seu número? Simbolicamente, a questão colocada consiste em saber qual o valor de n necessário para que $N_{t+n} = 2N_t$. Substituindo em [2.10]:

$$2N_t = N_t \lambda^n$$

Resolvendo para n :

$$\begin{aligned} \ln 2 &= n \ln \lambda \\ n &= \frac{\ln 2}{\ln \lambda} \end{aligned}$$

Se uma população tiver uma taxa de incremento de apenas $\lambda=1.05$ por ano, então:

$$n = \frac{\ln 2}{\ln 1.05} = \frac{0.693}{0.049} = 14.2$$

Isto é, de 14.2 em 14.2 anos, duplica o seu número.

Exemplo numérico 2.1

Considere-se uma população de pequenos mamíferos que tem o seu pico reprodutor em Abril, estendendo-se a reprodução habitualmente pelos meses de Março a Maio. A tabela seguinte apresenta recenseamentos do total de indivíduos (todos os estádios do ciclo de vida incluídos), em 2009 e 2010, contados pouco antes do início da época de reprodução, em Fevereiro:

		Número de animais
2009	Fevereiro	2350
2010	Fevereiro	3100

Assumindo que os fenômenos migratórios são negligíveis, a variação observada no efetivo populacional deve-se ao saldo natural. A quantificação da variação da população é feita recorrendo aos instrumentos já apresentados:

Varição absoluta (= saldo natural): $3100-2350 = 750$ indivíduos

Varição média anual: $(3100-2350)/1 \text{ ano} = 750$ indivíduos por ano, ou
 $(3100-2350)/12 \text{ meses} = 62.5$ indivíduos por mês

Varição média, relativa a Fevereiro de 2009, numa base anual:

$$(1/2350) (3100-2350)/(1 \text{ ano}) = 0.319 \text{ ano}^{-1} = 31.9\% \text{ de aumento}$$

Varição média, relativa a Fevereiro de 2009, numa base mensal:

$$(1/2350) (3100-2350)/(12 \text{ meses}) = 0.027 \text{ mês}^{-1} = 2.7\% \text{ de aumento}$$

Pode-se também calcular a taxa finita de incremento (eq. [2.9]), anual, entre os meses de Fevereiro: $\lambda = 3100/2350 = 1.319$, um valor que, como seria de esperar é maior que 1, uma vez que a população cresceu durante este período.

Os dados apresentados não permitem o cálculo de taxas de sobrevivência (e de mortalidade) ou de natalidade. Estas requerem o conhecimento dos nascimentos (B_t) ou dos mortos (D_t), em períodos precisos de tempo (conferir eqs. [2.5] e [2.7]). Suponhamos então que o número de mortos ocorridos entre os dois meses de Fevereiro foi de $D_{2009} = 400$ animais. Sob o pressuposto de migração negligível, a equação [2.3] permite calcular o número de nascimentos ocorridos em 2009:

$$B_{2009} = N_{2010} - N_{2009} + D_{2009} \quad \text{isto é, } B_{2009} = 3100 - 2350 + 400 = 1150$$

A taxa de sobrevivência anual (eq. [2.5]) é:

$$S_{2009} = \frac{N_{2010}}{N_{2009} + B_{2009}} = \frac{3100}{2350 + 1150} = 0.886 = 88.6\%$$

indicando que sobreviveu 88.6% da população total em risco (isto é $N_{2009} + B_{2009}$) entre as duas épocas de reprodução. A taxa de mortalidade foi de,

$$1 - S_{2009} = 1 - 0.886 = 0.114 = 11.4\%$$

e pode ser interpretada como a probabilidade de que um indivíduo vivo, aquando da época de reprodução de 2009, morra antes no recenseamento de Fevereiro de 2010. A taxa de natalidade, dada por [2.7] é,

$$b_{2009} = \frac{B_{2009}}{N_{2009}} = \frac{1150}{2350} = 0.489$$

e indica que *por cada indivíduo* presente em Fevereiro de 2009, foram “produzidos”, em média, 0.489 indivíduos *viáveis* no espaço de 1 ano. Viáveis significa que sobreviveram o tempo suficiente para surgirem no recenseamento imediatamente a seguir, neste caso Fevereiro de 2010.

Se os recenseamentos forem efectuados imediatamente após a reprodução, por exemplo em fins de Maio, os cálculos da variação da população decorrem da mesma forma. As taxas vitais podem também ser calculadas, usando as equações [2.4] e [2.6], desde que seja conhecido o número de mortos ocorridos entre Maio de 2009 e Maio de 2010 ou, em alternativa, o número de nascimentos na época de 2010.

2.2 Reprodutores contínuos

Nas populações de reprodutores contínuos, como é o caso da população humana, não há épocas de reprodução delimitadas: os nascimentos podem ocorrer em qualquer altura do ano (Fig. 2.5).

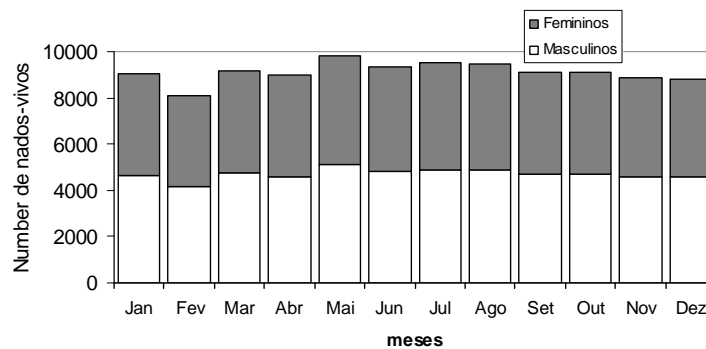


Figura 2.5. Número de nascidos-vivos (isto é, recém-nascidos que vivem pelo menos 24h independentes da mãe) masculinos e femininos, em Portugal, por mês, durante o ano de 1994 (INE, 1994)

Se a população for bastante grande, o mais provável é que ocorram nascimentos e mortos em qualquer instante de tempo, quer dizer, a população está *continuamente* a variar. O estudo do crescimento da população, estabelecendo um intervalo de tempo Δt , no principio e no fim do qual são efectuadas medições de N , é, neste caso, um procedimento arbitrário e pouco natural. O que parece fazer sentido biológico é utilizar medidas de sobrevivência (ou de mortalidade) e de natalidade, que não se refiram a um intervalo discreto particular, mas sim a um *instante* de tempo. É assim que nasce a ideia de trabalhar com *taxas instantâneas*. Vejamos em seguida como é que se pode formalizar esta ideia em termos exactos.

Se N varia continuamente, a realidade é melhor representada se se pensar no que acontece num instante de tempo, quer dizer, num intervalo de tempo muito pequeno, infinitamente pequeno. Examine-se então o que se passa com a expressão [2.1] quando $\Delta t \rightarrow 0$ (onde \rightarrow se lê “tende para”). A

equação toma a forma de uma variação *instantânea* do número de indivíduos. Note-se que isto é exactamente o conceito de derivada do número de indivíduos em ordem ao tempo. Por outras palavras,

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{dN}{dt} \quad [2.11]$$

quantidade esta que se designa por **variação instantânea** do número de indivíduos. Ao contrário da variação média (eq. [2.1]), a taxa instantânea é uma abstracção matemática que tem de ser calculada a partir de uma regra: na prática não pode ser medida rigorosamente. Contudo, ao contrário da variação média, que só é válida para um intervalo de tempo *como um todo*, a variação instantânea pode ser calculada para qualquer *instante* t . Uma propriedade importante das variações instantâneas é que o efeito conjunto de dois ou mais factores capazes de provocar variação em N , pode ser tido em conta muito facilmente, bastando para isso adicioná-los (cf. eq. [2.12]). Note-se também que a variação instantânea é expressa em indivíduos por unidade de tempo (as mesmas unidades de [2.1]).

Num determinado instante de tempo, t , a variação instantânea do número absoluto de indivíduos é, evidentemente, igual à variação instantânea do número absoluto de nascimentos em t (dB_t/dt) menos a variação instantânea do número absoluto de mortos em t (dD_t/dt) (assumindo que não há migração). Em vez de pensar em “variações instantâneas”, uma forma mais amigável (mas menos rigorosa) de encarar isto é pensar em número de nascimentos que ocorrem no instante t (B_t) e em número de mortes que ocorrem no mesmo instante (D_t):

$$\frac{dN}{dt} = B_t - D_t \quad [2.12]$$

A equação [2.12] tem uma variável dependente, N , e uma variável independente, o tempo t . Na mesma equação, está representada a derivada da variável dependente em ordem à dependente (dN/dt). Uma equação com estas características designa-se por *equação diferencial*, o instrumento matemático apropriado para lidar com variações instantâneas.

Mas tanto o número de nascimentos como de mortos devem ser, eles próprios, proporcionais à dimensão da população no instante de tempo t , isto é N_t . A forma mais simples de conceber esta relação de proporcionalidade é,

$$B_t = N_t b \quad \text{e} \quad D_t = N_t d$$

sendo b e d as constantes de proporcionalidade que se designam, respectivamente, por **taxas instantâneas de natalidade e de mortalidade da população**. A sua definição é, simplesmente,

$$b = B_t / N_t \quad \text{e} \quad d = D_t / N_t \quad [2.13]$$

Estas definições das taxas vitais correspondem às definições já dadas anteriormente a propósito de populações de reprodutores sazonais, mas aqui não faz sentido distinguir a situação do recenseamento relativamente a uma (inexistente) época de reprodução. As taxas aqui referem-se a instantes de tempo e designam-se por isso taxas instantâneas.

Em vez de trabalhar directamente com números absolutos de nascimentos e mortos, é preferível trabalhar directamente com N_t e as respectivas taxas. Substituindo [2.13] em [2.12], obtém-se,

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N_t \quad [2.14]$$

É costume representar o balanço entre as taxas de natalidade e mortalidade pela letra r :

$$r = b - d \quad [2.15]$$

Esta taxa tem tido várias designações ao longo da história. Os autores mais inclinados para as ciências sociais, designam r por parâmetro Malthusiano (em 1798 o economista Malthus utilizou a equação [2.14] para descrever o crescimento da população humana). Em ecologia, é mais frequente encontrar os termos taxa intrínseca de crescimento, taxa específica de crescimento, ou **taxa instantânea de crescimento** para designar r .

A equação [2.14] mostra que a variação instantânea da população (dN/dt) é directamente proporcional à sua própria dimensão (N) e o coeficiente de proporcionalidade é r . Se, em dado instante t , r for positivo, isto é, se a taxa instantânea de natalidade superar a de mortalidade (eq. [2.15]), a variação da população é positiva ($dN/dt > 0$) – i.e., nesse instante a população cresce. Mas se $b < d$, então $r < 0$ e, nesse instante, a população decresce, pois $dN/dt < 0$.

Admita-se agora que a taxa instantânea r permanece constante durante um *intervalo* de tempo Δt . Para que isso aconteça, basta que B_t e D_t sejam sempre uma proporção constante de N_t nesse intervalo, pois assim b e d serão também constantes. Se assim for, como é que cresce uma população cuja variação instantânea se define por [2.14] ? Por outras palavras, qual o valor de N ao fim do tal intervalo de tempo ? Para responder, é necessário obter primeiro a chamada *solução* da equação diferencial [2.14]. Esta solução permite escrever a variável dependente, N , como uma função explícita da variável independente t , tornando possível calcular o número de indivíduos na população ao fim de qualquer intervalo de tempo Δt . A solução obtém-se integrando a equação diferencial,

$$\frac{dN}{dt} = rN_t \quad [2.16]$$

entre o instante inicial t e o instante final $t+\Delta t$. Esta equação tem variáveis separáveis e a sua solução é de fácil obtenção. Separam-se as variáveis e integra-se:

$$\int_t^{t+\Delta t} \frac{dN}{N} = r \int_t^{t+\Delta t} dt \quad \text{donde} \quad \text{Ln } N_{t+\Delta t} - \text{Ln } N_t = r\Delta t$$

deslogaritmizando obtém-se,

$$N_{t+\Delta t} = N_t e^{r\Delta t} \quad [2.17]$$

sendo N_t a grandeza da população no início da contagem do tempo e $N_{t+\Delta t}$ a sua grandeza decorrido o intervalo Δt . Se se souber quantos indivíduos estavam presentes no início e se r for conhecido, então [2.17] permite saber quantos indivíduos estão presentes Δt tempo mais tarde. A equação [2.17] assume que r é constante durante Δt , e assim a população varia exponencialmente. A rapidez com que o faz, é medida pela taxa instantânea r (Fig. 2.6).

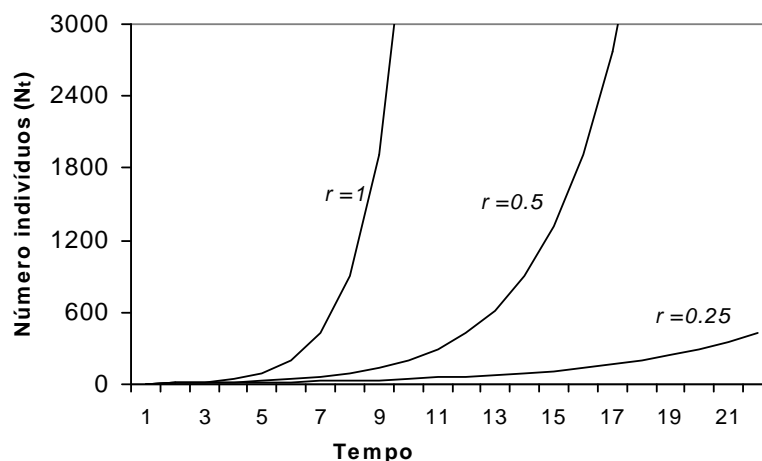


Figura 2.6. Curvas exponenciais de crescimento populacional em função do tempo: $N_t = N_0 e^{rt}$, onde $N_0=10$ é o número inicial de indivíduos e $r = 0.25, 0.5$ e 1 .

Existe um paralelismo entre a descrição do crescimento da população de reprodutores sazonais (eq. [2.9]) e a de reprodutores contínuos (eq. [2.17]). Ambas prevêm quantos indivíduos existem ao fim do intervalo Δt , dado um número inicial de indivíduos. No caso dos reprodutores sazonais, porém, o crescimento foi descrito em termos de *intervalos de tempo discretos*, enquanto nos contínuos foi descrito em termos de *tempo contínuo*. No primeiro caso, concluiu-se que a população tem potencial para crescimento *geométrico* (se $\lambda > 1$), enquanto no segundo caso conclui-se que tem potencial para crescimento *exponencial* (se $r > 0$). A distinção é quase semântica e pouco importante. O essencial é o extraordinário potencial para crescer de todas as populações naturais.

A constatação deste facto, explica a concentração de esforços dispendidos pelos ecologistas na compreensão dos factores que, na natureza, impedem o crescimento exponencial descontrolado das populações. Os pressupostos subjacentes, nomeadamente, $\lambda > 1$ ou $r > 0$, não podem permanecer indefinidamente verdadeiros pois, se tal acontecesse, a população atapetava o planeta. O assunto é importante mas, de momento, concentremo-nos em esclarecer um pouco melhor a relação entre as taxas definidas para reprodutores sazonais e para reprodutores contínuos, com vista a conseguir uma unificação da representação matemática dos dois tipos de populações.

Comparando as equações [2.9] e [2.17], verifica-se que,

$$e^{r\Delta t} = \lambda \quad [2.18]$$

para o intervalo básico Δt , comum às duas equações. Se adoptarmos este intervalo como unidade de contagem de tempo, $\Delta t=1$, então a relação entre a taxa instantânea r e a taxa de incremento λ fica ainda mais simples (ver também [2.8]):

$$e^r = \lambda = (1 + b_t) S_t \quad [2.19]$$

sendo b_t e S_t as taxas de natalidade e sobrevivência referentes ao intervalo Δt .

Pode-se ainda estabelecer uma relação útil entre a taxa instantânea de mortalidade, d , e a taxa de sobrevivência da população em tempo discreto S_t . Considere-se a equação [2.17], que descreve a variação da população total, *mas tenha-se em consideração apenas a acção de d* . Assumindo que d se mantém constante durante um intervalo Δt , a população no instante $t+\Delta t$ ainda pode ser dada por [2.17], desde que sejam retirados os indivíduos nascidos durante Δt , isto é B_t , ao resultado. Ou seja,

$$N_{t+\Delta t} = N_t e^{-d\Delta t}$$

Do lado esquerdo do sinal igual estão os sobreviventes dos N_t iniciais. Se forem divididos por N_t , está-se em presença da taxa de sobrevivência da população,

$$\frac{N_{t+\Delta t}}{N_t} = S_t = e^{-d\Delta t} \quad [2.20]$$

Note-se que isto, na verdade, é a equação [2.4], mas aqui com a taxa d explicitamente envolvida. Se Δt for a unidade básica de intervalos de tempo, usados para recensear a população, então

$$S_t = e^{-d} \quad \text{ou} \quad d = -\text{Ln}S_t \quad [2.21]$$

A equação [2.21] estabelece uma relação entre uma taxa instantânea, d , e uma taxa relativa a um intervalo de tempo discreto, S_t . É válida tanto para reprodutores sazonais, nos quais, note-se, a mortalidade actua continuamente, como para reprodutores contínuos, os quais, na prática, são recenseados descontinuamente. Se, entre o instante t e o instante $t+\Delta t$, a mortalidade actuar continuamente com taxa d , constante, então a taxa de sobrevivência dos N_t indivíduos iniciais pode ser usada para calcular d por meio de [2.21]. É esta a utilidade principal de [2.21]. Permite o cálculo de uma entidade pouco familiar e impossível de medir directamente, d , a partir de uma quantidade familiar e facilmente mensurável. E isto é verdadeiro, tanto para reprodutores contínuos como sazonais.

Exemplo numérico 2.2

Embora o modelo exponencial de crescimento seja muito simples, provavelmente não é desadequado para descrever o crescimento da população humana (!) (Fig. 2.7). Neste exemplo vai-se estimar o valor de r da segunda metade do séc. XX.

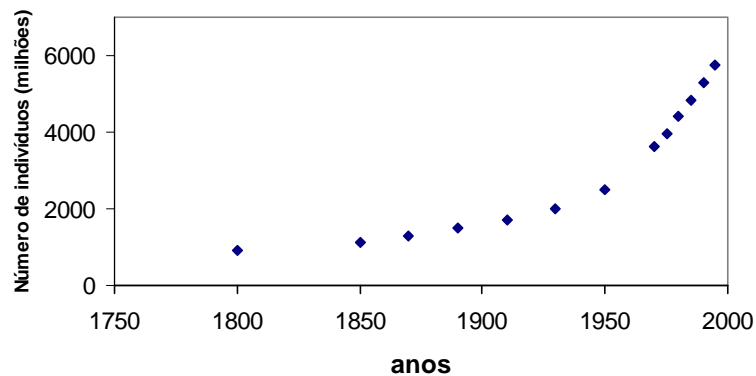


Figura 2.7. Estimativas da população humana (milhões) entre 1800 e 1995 (Pulliam and Haddad, 1994). Compare-se com a forma dos gráficos da Fig. 2.6.

Em 1950, a população mundial total foi estimada em 2510 milhões de indivíduos e, 45 anos depois, em 1995, foi estimada em 5750 milhões. Em termos do modelo [2.17], pode-se escrever,

$$5750 = 2510 e^{r \cdot 45}$$

$$\text{Ln} \frac{5750}{2510} = r \cdot 45$$

$$r = \text{Ln} \frac{5750}{2510} \frac{1}{45} = 0.018 \text{ ano}^{-1}$$

Ou seja, entre 1950 e 1995, cada indivíduo, em média, deu origem a 0.018 indivíduos por ano. Note-se que a divisão por 45 anos torna as unidades de r em “por ano”. Tomando o ano como unidade de tempo, Δt , a equação [2.19] permite calcular a taxa de incremento anual,

$$\lambda = e^{0.0184} = 1.01859$$

a qual sugere um aumento anual de 1.01859 vezes, ou seja, 1.859% por ano. Quanto tempo leva a população a duplicar com uma taxa destas? Voltando à equação já encontrada na Secção 2.1:

$$n = \frac{\text{Ln } 2}{\text{Ln } 1.01859} = 37.6 \text{ anos}$$

O que faz prever que por volta do ano 2033 (=1995+37.6) a população mundial seja o dobro do que era em 1995.

Literatura Citada

Andrewartha, H.G. and L.C. Birch. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

INE. 1994. *Estatísticas Demográficas*, Instituto Nacional de Estatística, Lisboa.

Pulliam, H.R. and N.M. Haddad. 1994. Human population growth and the carrying capacity concept. *Bulletin of the Ecological Society of America* **75**:141-157.