

## Módulo 13

---

# Crescimento com regulação em reprodutores contínuos

*A matemática do crescimento descontrolado é assustadora. Uma única célula da bactéria *E. coli* pode, em circunstâncias ideais, dividir-se de 20 em 20 minutos. A coisa pode parecer inofensiva enquanto não se pensa nela a sério. O facto é que a bactéria multiplica-se geometricamente: uma transforma-se em duas, duas em quatro, quatro em oito e assim por diante. Desta forma, pode-se mostrar que num só dia uma célula de *E. coli* poderia originar uma super-colónia de massa e tamanho idêntico a todo o planeta.*

*M. Crichton. 1969. The Andromeda Strain. Dell, NY, NY, US.*

Alguém viu o filme "A Ameaça de Andrómeda" ? Quantas células de *E. coli* haveria então ao fim do dia ?

O número de indivíduos da grande maioria das populações está sujeito a consideráveis flutuações. Existem populações que flutuam frequentemente, outras que permanecem estáveis por longos períodos de tempo entre duas flutuações, populações que flutuam com padrões regulares e outras que o fazem sem que se consiga detectar qualquer regularidade. As causas são muito variadas e na maior parte dos casos mal conhecidas. Por vezes é possível identificar um factor particular como sendo a principal causa das flutuações, seja este de natureza abiótica (e.g. acção da temperatura sobre a taxa de mortalidade), biótica e extrínseca à população (e.g. flutuações em outras populações que interactivam com a primeira) ou biótica e intrínseca à própria população, como se verá neste capítulo. A aparente irregularidade das flutuações de muitas populações pode sugerir a inexistência deste último factor. Com efeito, a subida ou descida do efectivo populacional aparenta por vezes ocorrer de forma aleatória ou, pelo menos, se existem mecanismos regulatórios, estes parecem estar totalmente fora do controle da própria população. Contudo, é pouco provável que assim seja. Se uma população fôr completamente destituída de mecanismos de regulação da sua própria densidade, nada impede que os seus "altos e baixos" se dirijam predominantemente numa única direcção, mais tarde ou mais cedo levando a população à extinção ou ao esgotamento dos recursos do habitat. A grande maioria das populações reais não faz isto, pelo menos se o seu habitat não fôr severamente perturbado. Pelo contrário, não obstante evidentes flutuações de geração para geração, as populações tendem a manter um nível de abundância característico, de tal forma que nos habituamos a dizer que a espécie A é "muito abundante" e que a espécie B "é rara". É mesmo frequente, que após perturbações relativamente rápidas que desloquem as populações do seu nível habitual de abundância, algum tempo depois estas tendam

a retornar ao nível em que estavam antes da perturbação.

É provável portanto que todas as populações possuam mecanismos próprios de regulação da sua densidade populacional. É possível que estes mecanismos actuem apenas fora de uma certa gama de valores da densidade populacional. Dentro dessa gama as flutuações da população serão principalmente determinadas por factores extrínsecos, porém, logo que o efectivo da população diminui perigosamente ou aumenta para níveis incomportáveis, fazem-se sentir os efeitos correctores dos mecanismos de regulação. Nenhuma população pode portanto crescer ou decrescer indefinidamente com taxa constante, seguindo as leis do crescimento exponencial. Se a população cresce ( $\lambda > 1$ ), mais tarde ou mais cedo limitações de espaço e/ou de alimento obrigam ao despoletar de processos de auto-regulação. A teoria clássica da Dinâmica Populacional ensina que a densidade das populações naturais tende, aumentando ou diminuindo, para uma densidade equilibrada máxima (K) (nos textos ingleses, K é em geral designada por "carrying capacity") em que os recursos espaciais e energéticos do meio equilibram exactamente a população nessa densidade. Se, num dado instante, a densidade fôr menor que K, a população cresce utilizando o excesso de recursos disponíveis; se fôr maior, a população diminui, porque os recursos do meio são insuficientes para a manter. Esta tendência, intrínseca à população, de regular a sua própria densidade em função dos recursos do meio, chama-se auto-regulação.

Os recursos do meio, em função dos quais se regula a densidade populacional, podem ser bióticos ou físicos. A variação de uns ou de outros podem fazer deslocar a densidade K. Assim, as populações de uma comunidade biótica tendem a ajustar ou regular as suas densidades em função umas das outras. Por exemplo, o aumento da densidade de uma dada população pode causar a diminuição da densidade de outra população de uma espécie diferente com a qual compete na utilização de recursos limitados do meio, e, indirectamente, o aumento da densidade de uma terceira de que a segunda é predador, e por aí adiante ao longo da teia trófica. Estas causas de variação da densidade são intrínsecas à comunidade biótica, já que dependem das densidades das populações que a constituem. As populações tendem também a regular as suas densidades em resposta a variações (aleatórias, sazonais, cíclicas ou seculares) do meio físico. Estas causas de variação, extrínsecas à comunidade, não dependem em geral das densidades populacionais.

Em algumas espécies em que a reprodução é, em grande medida, independente da sucessão das estações do ano, como por exemplo a nossa própria espécie e, especialmente, a de espécies mantidas em condições ambientais constantes dos biotérios e culturas laboratoriais, não existem épocas de reprodução bem definidas, e os nascimentos e mortes ocorrem durante todo o ano. Consequentemente as gerações não se sucedem separadas umas das outras e não se formam classes de idade separadas naturalmente por descontinuidades no tempo. Enquanto as populações de reprodutores sazonais são adequadamente representadas por equações às diferenças, os modelos matemáticos apropriados para estudar a variação da grandeza das populações de reprodutores contínuos são *equações diferenciais*.

### 13.1 Introdução à representação do crescimento contínuo: O crescimento exponencial.

Os modelos clássicos do crescimento contínuo podem derivar-se da equação de recorrência das populações de reprodutores sazonais:

$$N_{t+1} = N_t + B_t - D_t \quad [13.1]$$

Nas populações de reprodutores contínuos os nascimentos e as mortes ocorrem todo o ano. Numa população suficientemente grande pode então admitir-se que ocorrem continuamente. Suponha-se que a densidade da população é avaliada entre dois instantes de tempo muito perto um do outro,  $t$  e  $t + \Delta t$ . Sendo  $\Delta t$  o intervalo entre estes dois instantes. A taxa de crescimento no intervalo  $\Delta t$  é então

$$N_{t+\Delta t} - N_t = (B_t - D_t) \Delta t \quad [13.2]$$

ou seja,

$$\frac{N_{t+\Delta t} - N_t}{\Delta t} = B_t - D_t \quad [13.3]$$

Ocorrendo os nascimentos e mortes continuamente, a medição do crescimento da população será tanto mais precisa quanto menor for o intervalo  $\Delta t$ . No limite,  $\Delta t$  tende para zero e a equação [13.3] pode ser aproximada pela seguinte equação diferencial ordinária:

$$\frac{d N_t}{d t} = B_t - D_t \quad [13.4]$$

que representa a taxa instantânea de crescimento da população quando a sua grandeza é  $N_t$ , i.e. no instante  $t$ . Substitua-se agora os números de nascimentos e de mortes por quantidades que sejam proporcionais à grandeza populacional  $N_t$ , usando para isso as taxas de nascimento ( $b_t$ ) e de mortalidade ( $d_t$ ). Note-se, contudo, que enquanto nos reprodutores sazonais com gerações separadas a taxa de mortalidade era dada pelo número de mortes ( $D_t$ ) a dividir pelo número de nascimentos ( $B_t$ ) (uma vez que  $B_t$  era o número de indivíduos no início de cada intervalo de tempo discreto), nos reprodutores contínuos faz sentido obter a taxa de mortalidade dividindo  $D_t$  pelo número de indivíduos em cada instante  $t$  ( $N_t$ ). Assim,

$b_t = B_t / N_t$  é a taxa de natalidade por indivíduo e,

$d_t = D_t / N_t$  é a taxa de mortalidade por indivíduo

A equação diferencial que representa o crescimento contínuo é então<sup>1</sup>

$$\frac{d N_t}{d t} = (b_t - d_t) N_t \quad [13.5]$$

A equação [13.5] é por vezes conhecida por Lei de Malthus, e a diferença  $(b_t - d_t)$  representa-se em geral por  $r$  (érrre minúsculo, para se distinguir do  $R$  dos reprodutores sazonais - mas ver adiante, a propósito da equação [13.7], uma explicação mais completa do significado de  $r$ ). A equação foi utilizada por Malthus, no seu tratado "*An essay on the Principle of Population*" (1798), para estudar o crescimento da população humana. Este trabalho de Malthus foi o primeiro tratamento teórico rigoroso de Dinâmica Populacional, tendo na época causado sensação na comunidade científica. Com base em [13.5], Malthus defendeu que, na ausência de grandes desastres naturais, a população humana cresceria exponencialmente, enquanto os seus recursos cresceriam apenas aritmeticamente. A população esgotaria os recursos do planeta, estando a nossa espécie condenada à morte pela fome.

*EXERCÍCIO.* Justificar o raciocínio de Malthus, usando [13.5]. (Sugestão: qual é a solução analítica da equação?). Apresentar argumentos pró e contra o raciocínio de Malthus.

Convém desde já fazer notar que  $r$  não pode permanecer constante por longos períodos de tempo. Para verificar esta afirmação, procure-se a solução analítica de [13.5] (o velho livro de cálculo continua-nos a perseguir). O primeiro passo para resolver [13.5] consiste em separar variáveis:

$$\frac{dN}{N} = r dt \quad [13.6]$$

e o segundo passo em integrar ambos os lados da equação

$$\int_0^t \frac{dN}{N} = r \int_0^t dt$$

donde,

$$\ln N_t - \ln N_0 = r t$$

---

<sup>1</sup> Esta equação pode deduzir-se também da seguinte forma: No instante  $t$ , quando a população é  $N_t$ , a probabilidade de qualquer indivíduo dar origem a 1 nascimento no intervalo infinitesimal  $dt$  é  $b_t dt$ , e a probabilidade de que qualquer indivíduo morra no mesmo intervalo  $dt$  é  $d_t dt$ ; o incremento infinitesimal  $dN_t$  por indivíduo da população  $N_t$  (no instante  $t$ ),  $dN_t/N_t$ , é portanto igual à diferença dessas duas probabilidades:

$$dN_t/N_t = (b_t - d_t) dt$$

isto é,

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

sendo  $N_0$  a grandeza da população na origem da contagem do tempo e  $N_t$  a sua grandeza decorrido o tempo  $t$ . Se  $r > 0$  (i.e.  $b_t > d_t$ ) a população cresce exponencialmente para grandezas incompatíveis com os recursos do meio; se  $r < 0$  (i.e.  $b_t < d_t$ ) a população diminui exponencialmente e extingue-se.

*EXERCÍCIO.* O que sucede no caso improvável em que  $b_t = d_t$  ?

Traçar o gráfico de [13.6] num sistema de eixos coordenados em que as abcissas são o tempo ( $t$ ) e as ordenadas o logaritmo da densidade populacional.

### 13.2 A equação logística de Verhulst-Pearl

Quarenta anos após o ensaio de Malthus, o matemático belga Verhulst (1838) apresentou pela primeira vez a equação logística no seu trabalho "*Notice sur la loi que la population suite dans son accroissement*", a segunda grande contribuição para o desenvolvimento da Dinâmica Populacional. Para que a população não cresça exageradamente nem se extinga, a taxa de natalidade e/ou a taxa de mortalidade devem poder variar em função da própria densidade populacional. Se a densidade subir acima de níveis sustentáveis pelo meio ambiente, deve ocorrer uma retroacção negativa que incida sobre a taxa de natalidade, diminuindo-a, e/ou sobre a taxa de mortalidade, aumentando-a. Em termos biológicos, isto resulta de que quanto maior for a densidade populacional, maior é a interferência dos indivíduos uns com os outros: por exemplo reduzindo o espaço disponível, cometendo actos de canibalismo, ou esgotando nutrientes limitados. Inversamente, quando a população está em níveis abaixo da capacidade de sustentação do meio, a taxa de natalidade deve aumentar e/ou a taxa de mortalidade deve diminuir.

A forma analítica mais simples de exprimir estas ideias é admitir que  $b_t$  e  $d_t$  são funções lineares, respectivamente, decrescente e crescente de  $N_t$ :

$$\begin{aligned} b_t &= b_0 - p N_t \\ d_t &= d_0 + q N_t \end{aligned} \tag{13.7}$$

em que  $b_0$  e  $d_0$  são as taxas de natalidade e de mortalidade que se observam quando a densidade populacional for tão baixa que os indivíduos não interfiram nocivamente uns com os outros (teoricamente quando  $N_t \approx 0$ ). Os parâmetros  $b_0$  e  $d_0$  são portanto, respectivamente, a taxa de natalidade máxima e a taxa de mortalidade mínima, específicas da espécie para cada conjunto de circunstâncias ambientais. A sua diferença ( $b_0 - d_0$ ) simboliza-se por  $r$ , a taxa intrínseca de crescimento populacional ou parâmetro malthusiano. É evidente que

na natureza  $r$  deve ser sempre positivo, ou a população extingue-se.

Os símbolos  $p$  e  $q$  representam os declives das rectas [13.7] e medem a rapidez com que natalidade e mortalidade, respectivamente, diminuem e aumentam à medida que a densidade populacional cresce.

Substituindo [13.7] em [13.5], obtém-se a equação diferencial

$$\frac{d N_t}{d t} = (b_0 - d_0) N_t - (p + q) N_t^2 \quad [13.8]$$

*EXERCÍCIO.* Demonstrar [13.8].

A equação [13.8] é designada por equação logística de Verhulst-Pearl. No entanto, a sua forma clássica, aquela que mais frequentemente se vê nos livros de ecologia, não é aquela, mas sim uma outra em que a taxa instantânea de crescimento ( $dN_t / dt$ ) é expressa em função da capacidade de sustentação do meio,  $K$ . Para tal, escreva-se [13.8] substituindo  $(b_0 - d_0)$  por  $r$  e colocando  $N_t$  em evidência

$$\frac{d N_t}{d t} = [ r - (p + q) N_t ] N_t \quad [13.9]$$

o que mostra que a derivada de  $N_t$  em ordem ao tempo (i.e. a variação instantânea da densidade) se anula quando  $N_t = 0$  e quando  $N_t = r / (p + q)$ . Este segundo ponto corresponde a uma situação em que a taxa instantânea de crescimento da população é nula e, portanto, a população permanece inalterada à medida que o tempo passa: é, por definição, um ponto de equilíbrio, neste caso um equilíbrio não-trivial.

Represente-se este ponto de equilíbrio por  $K$ , ( $K = r / (p + q)$ ). Substituindo agora  $(p + q)$  por  $r/K$  em [13.9], obtém-se

$$\frac{d N_t}{d t} = r N_t - \frac{r}{K} N_t^2 \quad [13.10]$$

ou ainda,

$$\frac{d N_t}{d t} = r N_t \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) \quad [13.11]$$

*EXERCÍCIO.* Demonstrar as duas formas da logística [13.10] e [13.11].

Escrita na forma [13.11], a equação logística tem os seus dois principais componentes em evidência: O componente  $rN_t$  que representa o crescimento da população quando os recursos do meio são muito abundantes em relação à densidade populacional (ver eq. [13.5]), isto é, quando  $N_t$  é muito pequeno em relação a  $K$ , e o componente  $(1 - N_t/K)$ , que representa o efeito regulador de retroacção negativa. À medida que  $N_t$  cresce em direcção a  $K$ , o componente regulador toma valores sucessivamente mais pequenos, até que se anula (quando  $K = N_t$ ). Nessa altura a população pára de crescer ( $dN_t/dt = 0$ ). Quando  $N_t$  é maior do que

$K$ , o termo regulador é negativo e, portanto, o crescimento é negativo ( $dN_t/dt < 0$ ), a população decresce até atingir  $K$ . Vários autores têm considerado o factor  $(1 - N_t/K)$  como sendo a fracção da capacidade de sustentação do meio,  $K$ , que ainda está disponível para a população utilizar. Se, por exemplo, uma área puder suportar 1000 animais ( $K=1000$ ) e já há 175 animais na área ( $N_t=175$ ), então a população está a crescer a  $(1 - 175/1000)$ , ou seja 82.7%, do seu potencial exponencial. Isto é, devido a limitações de recursos, a população não está a ser capaz de entrar em crescimento exponencial.

É interessante observar como o modelo logístico prevê que ocorre a variação (instantânea) da abundância da população (i.d.  $dN/dt$ ), à medida que a própria população aumenta. Geometricamente, a forma diferencial da equação logística (eq. [13.11]) é uma parábola (Fig. 13.1) e pode-se demonstrar que o crescimento mais rápido ocorre quando  $N_t = K/2$  (fazer como Exercício !).

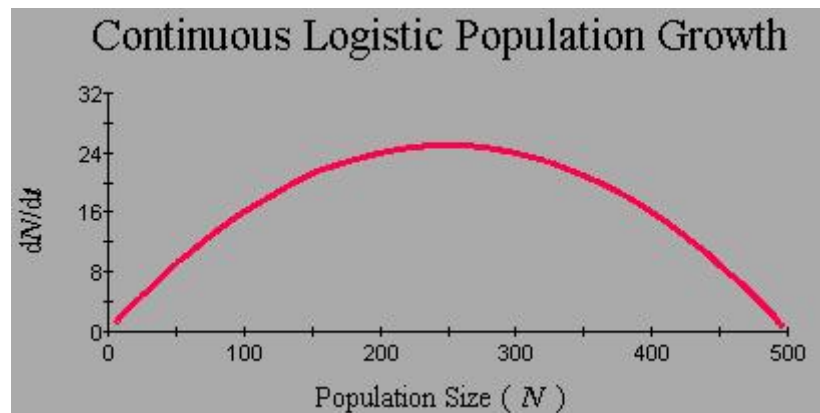


Figura 13.1. Relação entre a taxa de crescimento instantâneo  $dN_t/dt$  e a densidade populacional segundo modelo logístico dos reprodutores contínuos (eq. [13.11]). Notar que  $K=500$ . O gráfico foi obtido com o *Populus* 5.3.

A Figura 13.1. contudo, é uma visão muito simplista da dinâmica populacional devido a, pelo menos, duas razões. Primeiro, porque pode haver vários tipos de atrasos na reacção das populações às variações ambientais. Estes atrasos podem, inclusive, provocar que a densidade populacional ultrapasse  $K$ . O assunto é discutido mais abaixo. Segundo, porque a Fig 13.1 resulta de simplificar muito os efeitos da densidade populacional sobre as taxas de natalidade e mortalidade. Por vezes, a redução na natalidade ou o aumento da mortalidade, podem não ocorrer senão quando as condições ambientais são já extremamente pobres. Nesse caso, é de esperar relações não-lineares entre  $b$  e  $d$ , por um lado, e  $N_t$  por outro, em vez das equações [13.7]. Em populações de grandes mamíferos (e, em geral, em espécies com “estratégia de vida  $k$ ”), é comum que os efeitos negativos de um  $N$  elevado só se façam sentir já perto de  $K$ . Este tipo de “delayed density dependence”, na terminologia anglo-saxónica (Fowler 1981), provocaria uma curva de  $dN/dt$  contra  $N$  assimétrica para a direita, como a curva B da Figura 13.2. Para estas populações, o crescimento da população é máximo perto de  $K$ , e decresce rapidamente com o aproximar de  $K$  (Fowler 1981).

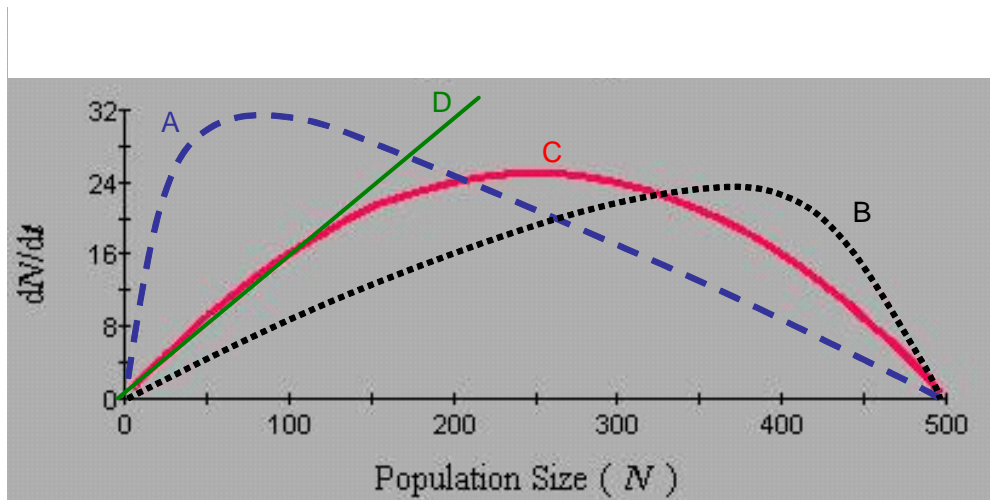


Figura 13.2. Variação instantânea da abundância,  $dN/dt$ , em função de  $N$  para quatro tipo de populações (Fowler 1981). A curva A representa a variação em populações de insectos, ou com estratégia de vida semelhante, que crescem mais depressa quando  $N$  é baixo. A curva B representa a variação em grandes mamíferos, ou outras populações que exibam “delayed density dependence”. A curva C é a curva logística padrão e a linha D representa a variação no modelo exponencial (sem regulação), no qual  $dN/dt$  aumenta linearmente com  $N$  à taxa  $r$ .

Num outro extremo, muitas populações de insectos, peixes de vida curta e invertebrados aquáticos, exibem forte regulação em baixas densidades populacionais (curva A, Fig 13.2). Para estas a variação líquida da abundância é maior em densidades baixas. A estratégia de vida destas populações corresponde aproximadamente ao que é frequente designar por “estratégia  $r$ ”, com elevado potencial para crescimento populacional e residindo em ambientes muito variáveis aos quais são muito vulneráveis.

As expressões [13.10] e [13.11] representam a equação logística na sua forma diferencial. Para calcular as dimensões da população,  $N_t$ , em qualquer instante  $t$ , é necessário encontrar a solução da forma diferencial. A solução de [13.11] encontra-se integrando a equação (ver ANEXO abaixo).



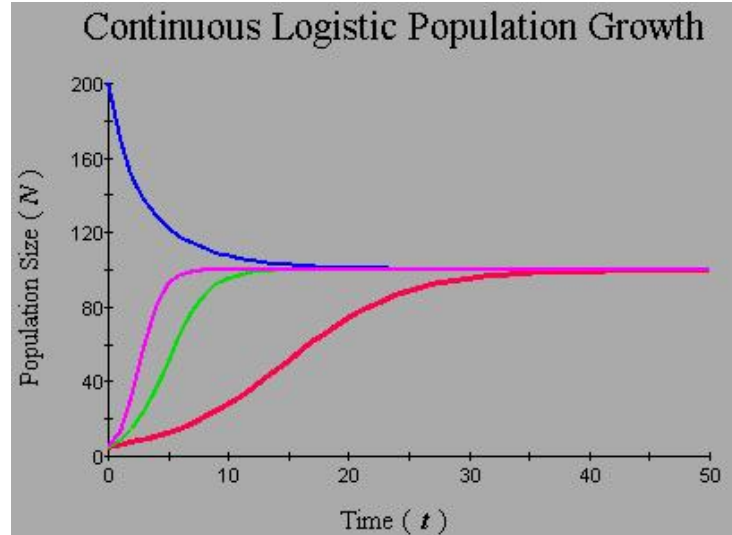


Figura 13.3. Crescimento logístico para diferentes valores de  $r$ , usando a forma integral do modelo logístico (eq. [13.13]). O valor de  $K$  é sempre 100 e  $N_0=5$ , excepto na linha azul em que  $N_0=200$ ; na linha azul e vermelha  $r=0.2$ , na verde  $r=0.6$  e na rosa  $r=1.1$ . Note-se a forma do crescimento quando  $N_0$  se encontra abaixo e acima de  $K$ .

O resultado é:

$$N_t = \frac{K N_0}{N_0 + (K - N_0) e^{-rt}} \quad [13.13]$$

Atribuindo valores aos parâmetros  $K$  e  $r$ , podem-se determinar os sucessivos valores de  $N_t$ , à medida que  $t$  aumenta, por meio da equação [13.13]. A Figura 13.3 apresenta o resultado deste tipo de exercícios, quer quando a população se inicia com valores acima do equilíbrio ( $N_0 > K$ ) quer quando se inicia abaixo do equilíbrio ( $N_0 < K$ ). Neste último caso, a curva de crescimento tem forma sigmóide: de início exponencial, mas depois inflectindo para uma assíntota em  $K$  (Fig. 13.3).

Note-se duas coisas importantes neste modelo de crescimento contínuo. Em primeiro lugar,  $K$  é um ponto de equilíbrio estável, mais, é um ponto globalmente estável. Em segundo lugar, a população tende a aproximar-se de  $K$  monotonamente, sem oscilações, qualquer que seja a grandeza inicial da população e qualquer que seja  $r$  (note-se na Fig. 13.3 que  $r$  apenas influencia a rapidez com que a população tende para  $K$ ).  $K$  é uma assíntota de  $N_t$ .

Cabe então perguntar porque é que o crescimento previsto pelo modelo para reprodutores contínuos é diferente do previsto para populações que se reproduzem sazonalmente, em que a população pode descrever oscilações ao aproximar-se do seu ponto de equilíbrio estável, ter equilíbrios cíclicos, ou até comportamento caótico (ver módulo sobre regulação em reprodutores sazonais). É possível dar uma resposta intuitiva a esta pergunta. Nos reprodutores sazonais, a variação da grandeza populacional decorre entre o

início e o fim de um intervalo de tempo finito, mais ou menos longo, definido pelas épocas de reprodução. Essa variação pode ser muito grande, podendo a população ultrapassar largamente o seu valor de equilíbrio estável antes que tenha oportunidade de se auto-regular. Nos reprodutores contínuos, o intervalo de variação da população é um intervalo infinitesimal, dada a natureza contínua da reprodução. A variação da grandeza populacional também é infinitesimal, a população auto-regula-se instantaneamente, e, por isso,  $K$  nunca é atingido no modelo contínuo, muito menos ultrapassado como no modelo discreto. Por outras palavras, podem-se formar oscilações no modelo discreto porque neste *a regulação se efectua com atraso*: a resposta a desvios do ponto de equilíbrio é feita após um intervalo de tempo finito. No modelo contínuo acima apresentado nunca se formam oscilações porque neste a resposta a desvios do equilíbrio é *instantânea*.

Evidentemente, em populações reais de reprodutores contínuos verificam-se oscilações da densidade populacional. Embora a razão para estas oscilações possa ser procurada em variações das condições ambientais (que determinam variações em  $K$  e/ou em  $r$ ) é possível conceber modelos de reprodutores contínuos que permitem explicar esse comportamento. O número de críticas que se podem fazer à equação logística é grande. Aperfeiçoamentos da equação, por forma a torná-la biologicamente mais aceitável, têm sido sugeridos por vários autores, mas conduzem quase sempre a maior complicação matemática. Nas duas Secções abaixo revejo duas destas tentativas de incorporação de maior realismo na equação logística.

### **13.3 Um modelo contínuo que leva em conta a densidade crítica de rarefacção: o efeito de Allee.**

A equação logística, quer no caso dos reprodutores contínuos (eq. [13.11]), quer no caso dos reprodutores sazonais, pressupõe que a população cresce sempre, ainda que tenha densidade muito baixa. De facto, essas são as circunstâncias em que o modelo pressupõe mesmo um crescimento mais rápido, do tipo exponencial (ou do tipo geométrico, no caso dos reprodutores sazonais).

Se bem que *à priori* isto pareça aceitável, uma vez que abundam os recursos para os poucos indivíduos presentes, uma reflexão mais cuidadosa sobre o assunto leva-nos a questionar a legitimidade deste pressuposto. Pelo menos para certas populações, é admissível que haja uma densidade mínima abaixo da qual a probabilidade de encontros efectivos entre indivíduos (ou células reprodutoras) dos dois sexos seja tão baixa que a população não consegue repor a sua densidade no mesmo valor. Pense-se, por exemplo, em populações aquáticas, com reprodução externa, cuja densidade populacional seja muito baixa. Dispersos numa área demasiado grande, indivíduos (ou células) masculinos e femininos, encontram-se demasiado raramente para que sejam deixados para a geração seguinte um número médio mínimo de dois descendentes por casal. Acima dessa densidade, a probabilidade de encontros efectivos é suficiente para fazer a população crescer. Um outro exemplo, é dado por Courchamp *et al* (2000) com o cão selvagem africano (*Lycaon pictus*) (Fig. 13.4). Estes animais vivem e caçam em grupos sociais organizados, sendo necessária a existência de uma densidade populacional mínima (bastante superior a zero) para os grupos se formarem, as caçadas serem eficazes, os animais sobreviverem e reproduzirem-se.



Figura 13.4. O cão selvagem africano (*Lycaon pictus*) (peso individual em adultos: 17-36 Kg, altura do ombro ao solo: 60-78 cm). Estes animais vivem em grupos sociais coesos, com uma dúzia de adultos, além dos juvenis, e são grandes corredores que caçam de forma cooperativa, principalmente herbívoros, como gazelas e zebras. São um dos predadores em maior risco de extinção em África e existe evidência de exibirem efeito de Allee.

Para estas populações, pode existir uma relação de dependência da densidade *inversa* quando a densidade populacional é baixa (em relação a  $K$ ). A variação líquida  $dN/dt$  pode então ser negativa e, portanto, a população pode diminuir ainda mais. Este tipo de relação é conhecida por *efeito de Allee*, em homenagem a Warder Allee, que o descreveu pela primeira vez em 1931. Outras designações para este efeito, comuns na literatura, são efeito depensatório, ou ainda dependência da densidade positiva (Stephens and Sutherland 1999, Morris 2002).

A densidade *mínima* que corresponde a uma variação populacional ( $dN/dt$ ) que permite a população manter-se exactamente com a mesma densidade (i.e.  $dN/dt = 0$ ), designa-se por densidade mínima crítica (simbolizo-a por  $E$ ), ou densidade crítica de rarefacção<sup>2</sup>. É, evidentemente, muito inferior a  $K$ . Entre  $E$  e  $K$ , existe uma gama de densidades intermédias em que a variação da população é positiva ( $dN/dt > 0$ ).

Na densidade mínima crítica, a população é incapaz de crescer ( $dN/dt = 0$ ), mas também não tem necessariamente que se extinguir: permanece em equilíbrio até que agentes perturbadores a desloquem para cima ou para baixo de  $E$ . Se a população crescer ligeiramente acima de  $E$ , a probabilidade de encontros efectivos entre indivíduos dos dois sexos aumenta e, imediatamente,  $dN/dt > 0$ . A população começa então a crescer até  $K$ . Se a população descer a uma densidade ligeiramente inferior a  $E$ , a probabilidade de encontros diminui o suficiente para que  $dN/dt < 0$ , e a população tende irreversivelmente para a extinção (Fig 13.5).

**EXERCÍCIO** Que tipo de equilíbrio é  $E$  ?

---

<sup>2</sup>No caso dos reprodutores sazonais, trata-se da densidade mínima correspondente a uma taxa de incremento ( $R$ ) exactamente igual a 1, quando a população repõe exactamente a sua densidade na geração seguinte.

Wilson and Bossert (1971) notaram que a densidade crítica de rarefação,  $E$ , pode ser incluída no modelo logístico clássico se, na equação [13.11], se introduzir um termo que faça com que a variação da densidade populacional seja negativa logo que  $N$  seja inferior a  $E$ :

$$\frac{d N_t}{d t} = r N_t \frac{K - N_t}{K} \frac{N_t - E}{N_t} \quad [13.14]$$

isto é,

$$\frac{d N_t}{d t} = r \frac{K - N_t}{K} (N_t - E) \quad [13.15]$$

A forma integral de [13.15] (equivalente a [13.13]) é:

$$N_t = E + \frac{(N_0 - E)(K - E)}{(N_0 - E) + (K - N_0) e^{-rt}} \quad [13.16]$$

e permite calcular a densidade populacional no instante  $t$ .

Que forma geométrica, correspondente às da Fig. 13.2, terá equação [13.15]? A Figura 13.5 ilustra a relação  $dN/dt$  contra  $N$  da equação [13.15].

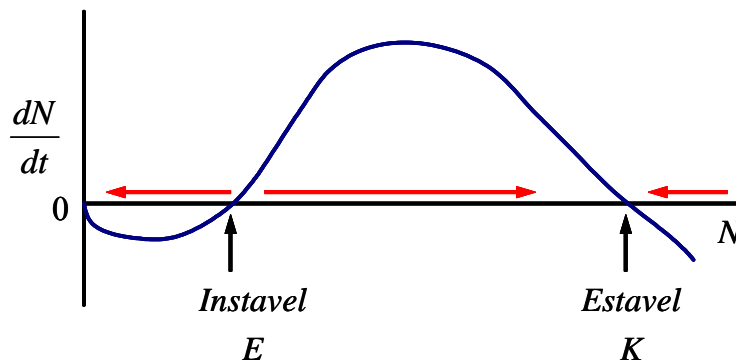


Figura 13.5. Relação entre a taxa de crescimento instantâneo  $dN_t/dt$  e  $N$ , segundo o modelo logístico que incorpora uma densidade crítica de rarefação ( $E$ ) (eq. [13.15]). As setas vermelhas indicam a direção de deslocamento de  $N$ , para diferentes valores de  $N$ . Quando  $N$  é superior a  $E$ , a densidade populacional tende para o equilíbrio estável  $K$ , mas quando  $N$  é inferior a  $E$ ,  $dN/dt$  é negativo, ou seja, a variação da população é negativa e, por isso,  $N$  diminui ainda mais, tendendo para a extinção de forma irreversível.  $E$  é um ponto de equilíbrio instável.

O efeito de Allee é importante porque gera um equilíbrio instável (em  $E$ ) a baixas densidades populacionais, aumentando a probabilidade de extinção. Explorar comercialmente populações com efeito de

Allee, trazendo  $N$  para valores muito inferiores a  $K$ , pode não conduzir a população a ter maior produtividade, como se assume na Fig. 13.2. A deslocação de  $N$  para valores próximos de  $E$  é extremamente perigosa, podendo conduzir à extinção de forma irreversível. Mesmo que a exploração da população parasse completamente, depois de  $N$  atingir valores inferiores a  $E$ , o valor de  $N$  não mais pararia de descer (Figura 13.5). Para além da relação entre a densidade populacional actual e  $K$ , o sistema de reprodução da espécie em causa e o seu comportamento deve ser tido em consideração. Em princípio, as espécies monógamas devem ser afectadas mais severamente em baixas densidades do que as espécies polígamas.

### 13.4 Um modelo contínuo que leva em conta atrasos na regulação da população

É pouco provável que a densidade populacional suscite uma resposta instantânea da taxa de crescimento per capita. Por exemplo, o efeito da escassez de alimento disponível para os jovens imaturos, pode só se fazer sentir mais tarde, quando estes atingirem a maturação expressando taxas de fertilidade mais baixas. Num outro exemplo, o número de nascimentos ocorridos no instante  $t$ , é função do número de fêmeas e machos disponíveis para acasalar algum tempo antes (o tempo de gestação). O atraso na resposta da sobrevivência e/ou fertilidade, pode ser incorporado no nosso modelo (13.11), assumindo que o termo regulador depende da densidade populacional algum tempo antes. Designando por  $\tau$  o intervalo de atraso (vulgo “lag time”), obtém-se:

$$\frac{d N_t}{d t} = r N_t \left( 1 - \frac{N_{t-\tau}}{K} \right) \quad [13.17]$$

Havendo um atraso na regulação, a densidade populacional pode crescer e ultrapassar  $K$  sem que ocorra um feedback negativo que pare o crescimento. Quando o feedback finalmente chega, provoca um declínio em  $N$  que o traz abaixo de  $K$ , gerando-se assim uma oscilação. Esta oscilação pode eventualmente amortecer, até que  $N$  atinja  $K$  e permaneça nesse equilíbrio (Fig. 13.6), mas a oscilação também pode prosseguir indefinidamente (Fig. 13.7).

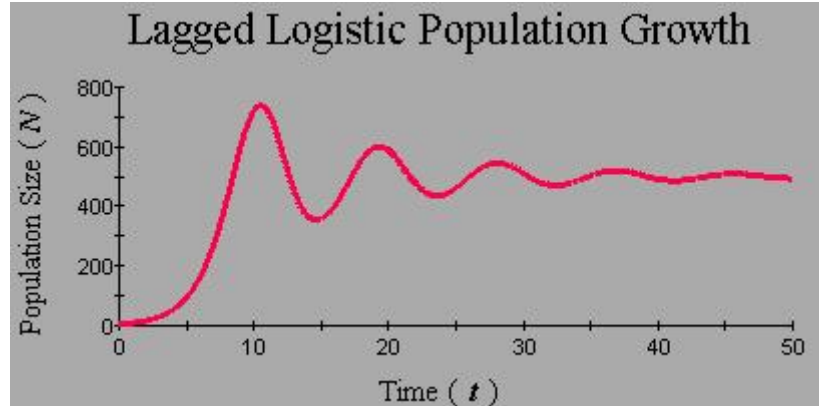


Fig. 13.6. Oscilações amortecidas de  $N$  obtidas com o modelo [13.7], usando  $K=500$ ,  $r=0.6$ ,  $\tau=2$ . O gráfico foi traçado com o auxílio do *Populus 5.3*

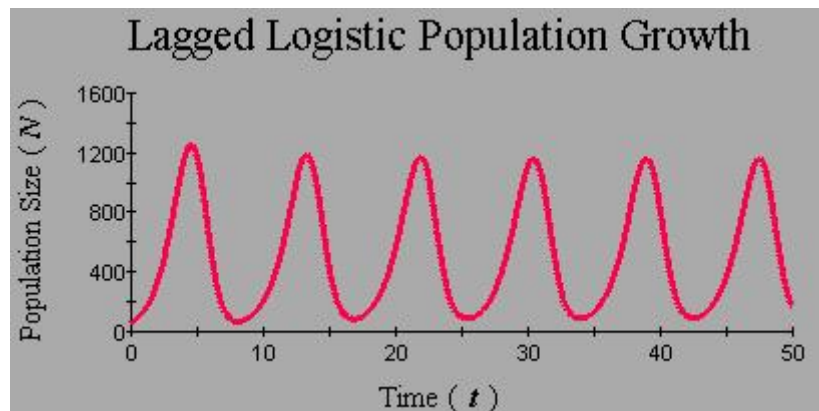


Fig. 13.7. As oscilações de  $N$  obtidas com o modelo [13.7], podem permanecer sustentadas desde que o valor de  $r$  ou de  $\tau$  seja suficientemente alto. Nesta figura, manteve-se  $K=500$ ,  $\tau=2$ , mas agora  $r=0.9$ . O gráfico foi traçado com o auxílio do *Populus 5.3*

Em reprodutores contínuos, a duração do atraso,  $\tau$ , na auto-regulação pode variar, inclusive de um ano para outro, influenciando a dinâmica. Em populações de reprodutores sazonais, os nascimentos também não se podem ajustar instantaneamente ao valor de  $N$ , pois só ocorrem em determinada época do ano. Existe portanto um atraso implícito e constante (constante  $\tau$ ), associado ao crescimento dos reprodutores sazonais e a dinâmica é inteiramente determinada por  $K$  e  $r$ . Quando  $r$  é pequeno, a população não cresce com velocidade suficiente para ultrapassar  $K$  sem ser autoregulada a tempo. Contudo, quando  $r$  é mais alto, podem-se gerar oscilações sustentadas e comportamentos dinâmicos muito complicados (ver módulo sobre regulação do crescimento em reprodutores sazonais).

### 13.5 Crescimento dependente da densidade em populações estruturadas por estádios fisiológicos: breve introdução

Os modelos matriciais usados para descrever e projectar a dinâmica de populações estruturadas por estádios fisiológicos (idades ou outros estádios), não tiveram em atenção qualquer tipo de autoregulação dependente da densidade (módulos 8, 9, 10). Quando os elementos da matriz de projecção se mantêm constantes, portanto sem mecanismos de regulação, a população acaba por entrar em crescimento exponencial. Mas é perfeitamente possível ter em consideração mecanismos de regulação, através da incorporação de funções de  $N$  nos elementos da matriz de projecção. Nesse caso, a população deixa de crescer exponencialmente e deixa de haver soluções que descrevem o futuro em termos de autovalores e de autovectores. Os modelos matriciais que incorporam autoregulação são normalmente capazes de comportamentos dinâmicos bastante complexos e estes comportamentos são confirmados por experiências realizadas com populações reais. Formalmente, a projecção da população pode ser descrita pela equação matricial,

$$\mathbf{N}_{t+1} = \mathbf{A}_N \mathbf{N}_t \quad [13.18]$$

onde  $\mathbf{N}$  é o vector com a estrutura etária e  $\mathbf{A}_N$  é uma matriz de projecção na qual existem elementos que são funções de  $N$ , isto é, existem elementos do tipo  $a_{ij}(N)$ . Esta dependência pode ser estabelecida relativamente ao total de indivíduos em todos os estádios do ciclo de vida ou a apenas alguns estádios. Algumas restrições devem ser impostas aos elementos de  $\mathbf{A}$ , nomeadamente  $a_{ij}(N) > 0$ , pois não existem fertilidades e sobrevivências negativas, e, para os elementos que representam sobrevivências,  $\sum_i a_{ij} \leq 1$ , pois a soma das probabilidades de transferência de estágio  $j$  e permanência em  $j$  por indivíduo, não podem ser superiores a 1.

Apesar das restrições descritas, existe grande liberdade para as funções  $a_{ij}(N)$ , o que torna impossível deduzir conclusões gerais para o comportamento dinâmico esperado em [13.18] quando  $t$  tende para infinito. A única coisa garantida é que as funções  $a_{ij}(N)$  são não-lineares e a dinâmica tem propensão para a complexidade. Uma compreensão qualitativa destes comportamentos passa pelo estudo de sistemas de equações não-lineares, diferenciais ou às diferenças, um assunto claramente fora do âmbito da licenciatura em Biologia. Caswell (2001, Capítulo 16), contudo, revê um pequeno número de exemplos retirados da literatura e, destes, retirei um a título meramente ilustrativo.

#### *Dinâmica populacional do escaravelho da farinha*

Os escaravelhos do género *Tribolium*, conhecidos na literatura por “escaravelhos da farinha”, são relativamente fáceis de manter em laboratório, têm um ciclo de vida simples e, por isso, têm sido extensivamente usados para experiências de dinâmica populacional e modelação. Os adultos põem ovos, estes eclodem dando larvas e pupas que se enterram comendo farinha e canibalizando os próprios ovos. Os

adultos também canibalizam ovos e pupas. Este consumo de uns estádios por outros estádios do ciclo de vida, gera uma demografia rica em mecanismos de regulação dependente da densidade. Um modelo para a população de *Tribolium* divide o ciclo de vida em larvas (l, estágio 1), pupas (p, estágio 2) e adultos (a, estágio 3) e a matriz de projecção foi construída para um intervalo de projecção de 14 dias, o qual coincide com o tempo de desenvolvimento dos ovos em meio laboratorial,

$$\begin{bmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \end{bmatrix}_{t+1} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & F_3(N) \\ P_1 & 0 & 0 \\ 0 & P_2(N) & P_3 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \end{bmatrix}_t \quad [13.19]$$

Os elementos da matriz de projecção que dependem da densidade populacional são expressos da seguinte forma,

$$F_3(N) = b \exp(-c_{oa} N_3 - c_{ol} N_1)$$

$$P_2(N) = \exp(-c_{pa} N_3)$$

E os elementos que não dependem de N são,

$$P_1 = (1 - d_l)$$

$$P_3 = (1 - d_a)$$

O significado dos simbolos é,

$c_{oa}$  = taxa de canibalismo de ovos por adultos

$c_{ol}$  = taxa de canibalismo de ovos por larvas

$c_{pa}$  = taxa de canibalismo de pupas por adultos

$b$  = taxa que representa o número de larvas geradas por adulto; note-se que se  $N_3$  e  $N_1$  forem muito baixos (aproximadamente igual a zero), o número de larvas,  $N_1$ , em  $t+1$ , é obtido por  $N_{1, t+1} = b N_3$ .

$d_l$  e  $d_a$  são taxas de mortalidade de larvas e adultos.

$\exp$  = representa uma exponencial de base e.

A dinâmica desta população depende dos valores particulares das taxas de canibalismo, as quais são muito difíceis de estimar em insectos. O modelo foi portanto corrido com vários valores possíveis para estas taxas e os resultados podem ser encontrados (em Maio 2004) no site,

**<http://www.math.sc.edu/~miller/411/projects/tribolium/tribolium1.html>**

As seguintes figuras ilustram a complexidade da dinâmica gerada nos estádios adultos (Fig 13.8), nas larvas (Fig 13.9) e no total da população (Fig. 13.10). O modelo tem grande propensão para gerar



comportamento caótico (Constantino, RF, RA Desharnais, JM Cushing and B Dennis. 1997. Chaotic dynamics in an insect population. *Science* 275: 389-391).

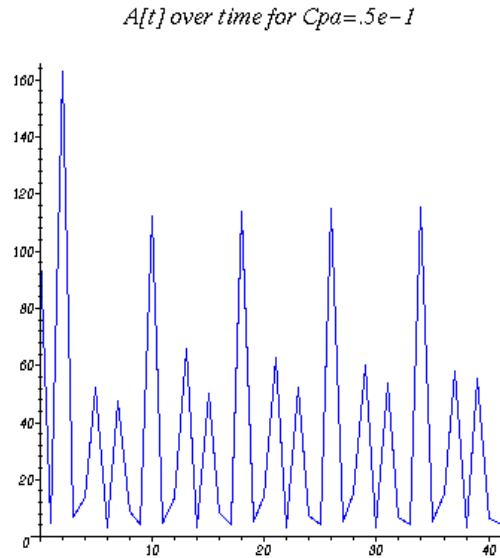


Figura 13.8 Dinâmica do estágio dos adultos ( $N_3$ ) de *Tribolium* de acordo com o modelo [13.9]

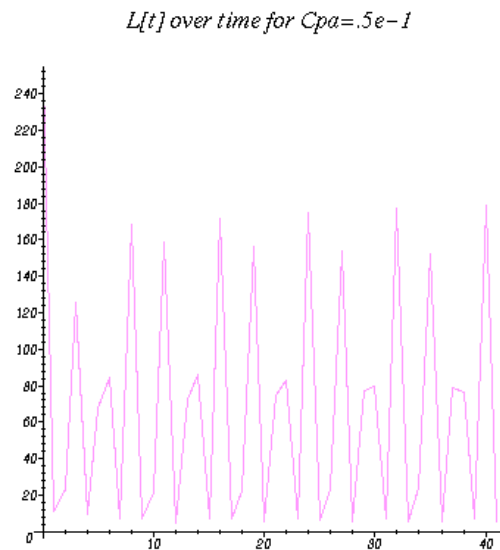


Figura 13.9 Dinâmica do estágio das larvas ( $N_1$ ) de *Tribolium* de acordo com o modelo [13.9]

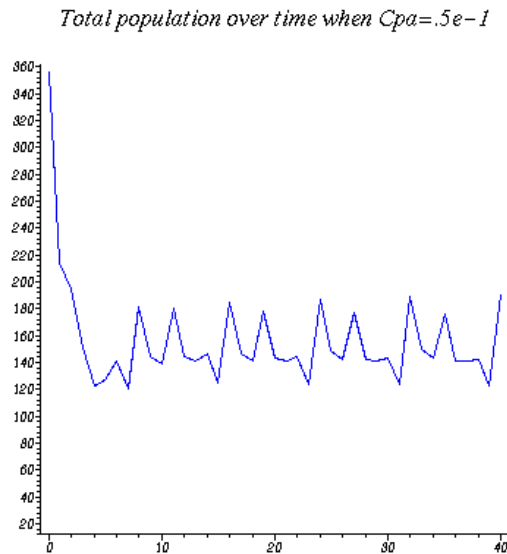


Figura 13.10 Dinâmica do total de indivíduos da população de *Tribolium*, de acordo com o modelo [13.9]

### ***ANEXO AO MÓDULO 13 – DEDUÇÃO DA SOLUÇÃO DA EQ. LOGISTICA***

Para encontrar a solução integral da equação [13.11] começa-se por separar variáveis, integrando-se em seguida ambos os lados da equação:

$$\frac{d N_t}{N_t dt} = r \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right)$$

$$\int \frac{d N_t}{N_t \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right)} = \int r dt$$

$$\int \left( \frac{1}{N_t} + \frac{1}{K} \frac{1}{1 - \frac{N_t}{K}} \right) dN_t = \int r dt$$

Primitivando,

$$\ln N_t - \ln \left( 1 - \frac{N_t}{K} \right) = r t + C$$

Quando  $t = 0$ ,  $N_t = N_0$  e portanto a constante de integração  $C$  toma os valores presentes no lado esquerdo da equação, substituindo  $N_t$  por  $N_0$ :

$$C = \ln N_0 - \ln \left( I - \frac{N_0}{K} \right)$$

donde,

$$\ln N_t - \ln \left( I - \frac{N_t}{K} \right) = r t + \ln N_0 - \ln \left( I - \frac{N_0}{K} \right)$$

multiplicando tudo por  $-1$  e usando a regra da diferença entre logaritmos,

$$\ln \frac{I - \frac{N_t}{K}}{N_t} = -r t + \ln \frac{I - \frac{N_0}{K}}{N_0}$$

tirando logaritmos (levantando ambos os lados da equação à base dos logaritmos neperianos) é possível chegar à expressão

$$N_0 \left( I - \frac{N_t}{K} \right) = \left( I - \frac{N_0}{K} \right) e^{-r t} N_t$$

multiplicando ambos os lados por  $K$ :

$$N_0 (K - N_t) = (K - N_0) e^{-r t} N_t$$

A partir desta expressão pode-se explicitar  $N_t$  em função de  $t$  e pode-se explicitar  $t$  em função de  $N_t$ :

$$N_t = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0) e^{-r t}} \quad [13.27]$$

$$t = \frac{1}{r} \ln \frac{N_t (K - N_0)}{N_0 (K - N_t)} \quad [13.28]$$

## Literatura Citada

- Courchamp, FT, T Clutton-Brock, and B Grenfell. 2000. Multipack dynamics and the Allee effect in the African wild dog, *Lycaon pictus*. *Animal Conservation* **3**:227-285.
- Fowler, CW. 1981. Density dependence as related to life history strategy. *Ecology* **6**:602-610.
- Morris, DW. 2002. Measuring the Allee effect: positive density dependence in small mammals. *Ecology* **83**:14-20.

Roughgarden J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. MacMillan Pub., NY.

Stephens, PA, and WJ Sutherland. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:401-405.

Wilson EO, and WH Bossert. 1971. *A Primer of Population Biology*. Sinauer