# Ecologia de Populações e Comunidades

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA

BIOLOGIA
licenciatura a distância

# Ecologia de Populações e Comunidades

*Nivaldo Peroni*

*Malva Isabel Medina Hernández*

UAB UNIVERSIDADE ABERTA DO BRASIL

Ministério da Educação

GOVERNO FEDERAL BRASIL PAÍS RICO É PAÍS SEM POBREZA

Florianópolis, 2011.

## Governo Federal

**Presidente da República** Dilma Vana Rousseff
**Ministro de Educação** Fernando Haddad
**Coordenador Nacional da Universidade Aberta do Brasil** Celso Costa

## Universidade Federal de Santa Catarina

**Reitor** Alvaro Toubes Prata
**Vice-Reitor** Carlos Alberto Justo da Silva
**Secretário de Educação à Distância** Cícero Barbosa
**Pró-Reitora de Ensino de Graduação** Yara Maria Rauh Müller
**Pró-Reitora de Pesquisa e Extensão** Débora Peres Menezes
**Pró-Reitora de Pós-Graduação** Maria Lúcia Camargo
**Pró-Reitor de Desenvolvimento Humano e Social** Luiz Henrique Vieira da Silva
**Pró-Reitor de Infra-Estrutura** João Batista Furtuoso
**Pró-Reitor de Assuntos Estudantis** Cláudio José Amante
**Centro de Ciências da Educação** Wilson Schmidt

## Curso de Licenciatura em Ciências Biológicas na Modalidade a Distância

**Diretora Unidade de Ensino** Sonia Gonçalves Carobrez
**Coordenadora de Curso** Maria Márcia Imenes Ishida
**Coordenadora de Tutoria** Leila da Graça Amaral
**Coordenação Pedagógica** LANTEC/CED

**Comissão Editorial** Viviane Mara Woehl, Alexandre Verzani Nogueira, Odival César Gasparotto, Selvino Neckel de Oliveira

## Projeto Gráfico Material impresso e on-line

**Coordenação** Prof. Haenz Gutierrez Quintana
**Equipe** Henrique Eduardo Carneiro da Cunha, Juliana Chuan Lu, Laís Barbosa, Ricardo Goulart Tredezini Straioto

## Equipe de Desenvolvimento de Materiais

**Laboratório de Novas Tecnologias - LANTEC/CED**
**Coordenação Geral** Andrea Lapa
**Coordenação Pedagógica** Roseli Zen Cerny

**Material Impresso e Hipermídia**
**Coordenação** Laura Martins Rodrigues, Thiago Rocha Oliveira
**Adaptação do Projeto Gráfico** Laura Martins Rodrigues, Thiago Rocha Oliveira
**Diagramação** Andrezza Pereira
**Ilustrações** Amanda Woehl, Camila Fernandez, Talita Ávila Nunes, Cristiane Amaral
**Revisão gramatical** Daniela Piantola

**Design Instrucional**
**Coordenação** Vanessa Gonzaga Nunes
**Design Instrucional** Cristiane Felisbino Silva, João Alfaya dos Santos



Copyright © 2011 Universidade Federal de Santa Catarina. Biologia/EaD/UFSC
*Nenhuma parte deste material poderá ser reproduzida, transmitida e gravada sem a prévia autorização, por escrito, da Universidade Federal de Santa Catarina.*



P453e Peroni, Nivaldo.
Ecologia de populações e comunidades / Nivaldo Peroni e Malva Isabel Medina Hernández – Florianópolis : CCB/EAD/UFSC, 2011.
123 p. : il. inclui bibliografia.
Licenciatura em Ciências Biológicas na Modalidade a Distância do Centro de Ciências Biológicas da UFSC.

ISBN 978-85-61485-39-9

1. Biogeografia. 2. Diversidade biológica. 3. Biologia - População. I. Hernandez, Malva Isabel Medina. II. Titulo.

CDU: 574.9

Catalogação na fonte elaborada na DECTI da Biblioteca Universitária da Universidade Federal de Santa Catarina.

# Sumário


Apresentação ..... 7

1. Níveis em Ecologia e seus conceitos ..... 9

1.1 Ecologia e seus níveis de organização ..... 11

1.2 População como unidade de estudo ..... 13

1.3 Conceito de comunidades e ecossistemas ..... 16

Resumo ..... 18

Leitura recomendada ..... 18

2. Fatores limitantes da distribuição e abundância dos organismos vivos ..... 21

2.1 Introdução ..... 23

2.2 Limites de tolerância ..... 23

2.3 Evolução ..... 24

2.4 Fatores abióticos ..... 26

2.5 Recursos ..... 31

2.6 Dispersão de populações de espécies ..... 32

Resumo ..... 36

Leitura recomendada ..... 37

3. Parâmetros demográficos ..... 39

3.1 Introdução ..... 41

3.2 Métodos de estimativa do tamanho populacional ..... 41

3.3 Fatores envolvidos no crescimento populacional ..... 46

3.4 Estrutura etária ..... 48

Resumo ..... 56

Leitura recomendada ..... 57

4. Modelos de crescimento populacional ..... 59
4.1 Introdução ..... 61
4.2 Modelos de crescimento populacional ..... 61
Resumo ..... 69
Leitura recomendada ..... 69

5. Componentes estruturais e funcionais de comunidades ..... 71
5.1 Medidas de diversidade ..... 73
5.2 Padrões de diversidade em gradientes ..... 79
Resumo ..... 85
Leitura recomendada ..... 86

6. Conceito de nicho ..... 89
6.1 Definição e histórico ..... 91
6.2 Nicho fundamental e nicho efetivo ..... 93
6.3 Sobreposição e diferenciação de nichos entre espécies coexistentes ..... 95
Resumo ..... 98
Leitura recomendada ..... 98

7. Influência da competição, da predação e da perturbação na estrutura de comunidades ..... 101
7.1 Influência da competição na estrutura de comunidades ..... 103
7.2 Influência da predação na estrutura de comunidades ..... 104
7.3 Influência da perturbação na estrutura de comunidades ..... 107
7.4 Complexidade e estabilidade de comunidades ..... 107
Resumo ..... 111
Leitura recomendada ..... 111

8. Sucessão ecológica ..... 113
8.1 Respostas das comunidades às perturbações ..... 115
8.2 Modelos de sucessão ..... 117
8.3 Sucessão primária e secundária ..... 118
Resumo ..... 122
Leitura recomendada ..... 122

Referências ..... 123

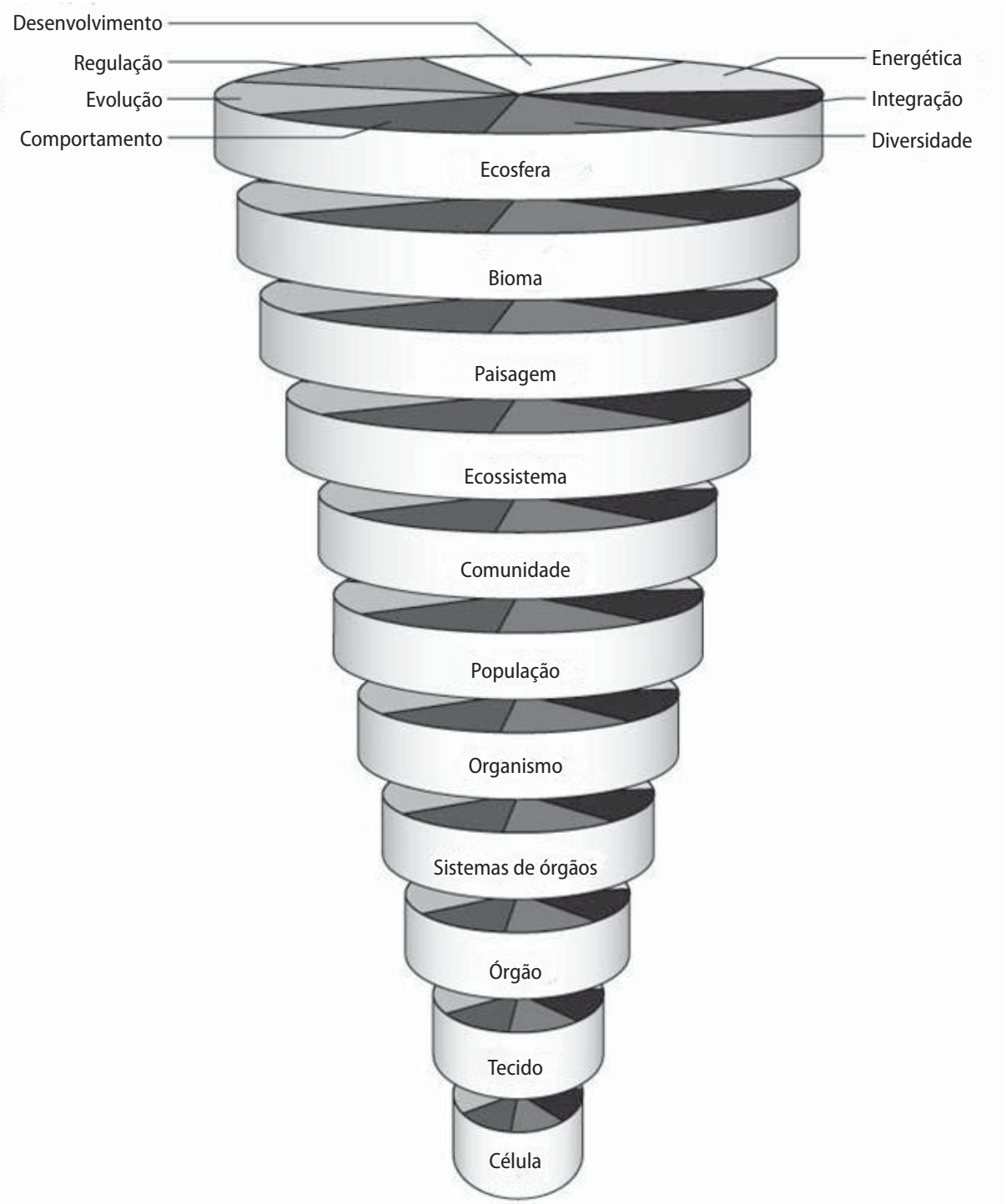
# Apresentação

*Este livro irá fornecer ao aluno conhecimentos sobre Ecologia de Populações e de Comunidades, capacitando-o no uso de ferramentas analíticas de modelagem de populações e descrição de estruturas de comunidades. A partir do desenvolvimento do uso da matemática no estudo da Ecologia, esperamos promover um aumento na capacidade de compreensão e descrição da natureza.*

*Estudaremos os fatores limitantes da distribuição e abundância dos organismos, a dispersão de populações, os parâmetros demográficos, além de métodos de estimativa do tamanho populacional e fatores envolvidos no crescimento populacional. Posteriormente, analisaremos os componentes estruturais e funcionais das comunidades, os padrões de diversidade em gradientes, a sobreposição e a diferenciação de nichos entre espécies coexistentes e a influência da competição, da predação e da perturbação na estrutura de comunidades, finalizando com os modelos de sucessão ecológica.*

*Assim, com a integração de conteúdos teóricos e aplicados voltados ao desenvolvimento do senso crítico em relação à temática ecológica, pretendemos que o aluno faça parte das discussões relacionadas às políticas de conservação da biodiversidade e ao manejo de áreas protegidas.*

***Nivaldo Peroni***
***Malva Isabel Medina Hernández***


Desenvolvimento
Regulação
Evolução
Comportamento
Energética
Integração
Diversidade
Ecosfera
Bioma
Paisagem
Ecossistema
Comunidade
População
Organismo
Sistemas de órgãos
Órgão
Tecido
Célula

CAPÍTULO 1

# Níveis em Ecologia e seus conceitos

*Este capítulo tem por objetivo fazer uma introdução ao estudo da Ecologia. Ao lê-lo você será capaz de reconhecer as diferenças existentes entre os vários níveis de organização (indivíduos, populações, comunidades e ecossistemas) com ênfase na diferença de abrangência da Ecologia de Populações e da Ecologia de Comunidades. Inicialmente são definidos os modos de abordagem dos estudos populacionais, incluindo a abordagem descritiva, a abordagem funcional e a abordagem evolutiva. Posteriormente, é apresentada uma pequena introdução aos estudos de comunidades, os quais serão vistos em detalhes em capítulos posteriores.*

## 1.1 Ecologia e seus níveis de organização

Ecologia é uma palavra que foi usada pela primeira vez em 1869, por Ernest Haeckel. Ele definiu Ecologia como "o estudo científico das interações entre os organismos e seu ambiente". Posteriormente, C. J. Krebs, em 1972, definiu a Ecologia como "o estudo científico das interações que determinam a distribuição e abundância dos organismos". Mesmo que a palavra *ambiente* não esteja inserida nesta definição, a ideia faz parte das *interações*, já que o ambiente consiste nas influências externas exercidas sobre o organismo, podendo ser por fatores abióticos e bióticos. Segundo M. Begon e colaboradores (2007), uma definição atual de Ecologia remete ao "estudo científico da distribuição e abundância dos organismos e das interações que determinam a distribuição e abundância".

De uma maneira mais operacional, a Ecologia pode ser definida como o estudo das interações que determinam a distribuição e a abundância dos organismos através do tempo. Para tanto, a Ecologia procura integrar abordagens focadas em níveis de organização diferentes, tais como o estudo de indivíduos, de populações, de comunidades e de ecossistemas. Dentre essas abordagens, temos o estudo da *Ecologia de Populações e Comunidades, que visa oferecer uma abordagem funcional das interações existentes entre os organismos – em nível de populações – e a totalidade dos fatores físicos e biológicos que os afetam e que por eles são afetados – em nível de comunidades.* A partir de estudos como esse, os ecólogos debatem sobre os fatores que determinam a coexistência entre es-

pécies e os motivos que levam à variação da riqueza de espécies entre diferentes hábitats. Além disso, tentam compreender como as interações de espécies influenciam a estrutura e o funcionamento das comunidades.

Uma noção mais elementar de indivíduo remete à ideia de um organismo individual, e este é a unidade mais fundamental em Ecologia. Porém, quando encontramos um conjunto de indivíduos, algumas propriedades particulares são evidenciadas e podem ser melhor entendidas no contexto de uma população.

Em Ecologia, uma população pode ser definida como um grupo de indivíduos da mesma espécie que ocupam uma determinada área em um determinado momento do tempo e que apresentam alta probabilidade de cruzamentos entre si, em comparação com a probabilidade de cruzamentos com indivíduos de outra população. Como exemplos, podemos citar a população de borboletas do Parque Nacional de Itatiaia no Rio de Janeiro, a população de araucárias do Parque Estadual de São Joaquim em Santa Catarina ou mesmo a população humana da América Latina.

Apesar de conceitualmente simples, uma população pode apresentar uma heterogeneidade interna. Nos organismos com reprodução sexuada, por exemplo, a população pode ainda ser subdividida em grupos com maiores chances de cruzamento entre si. Esses grupos são chamados de ***demes,*** que é a menor unidade coletiva de uma população de plantas ou animais. Como os indivíduos de uma deme têm maiores chances de se encontrarem e reproduzirem, podem ser chamados de uma população genética. Populações, assim definidas, podem ser separadas de outras populações pela distância, por exemplo, ou, como seria melhor dizer, apresentam algum grau de isolamento espacial.

*Indivíduos de uma população com uma quantidade substancial de trocas gênicas, ou seja, que efetivamente se entrecruzam ou são potencialmente entrecruzáveis.*

Em razão dessas particularidades, há grande dificuldade em determinar os limites de uma população, tanto no espaço como no tempo. Aliás, esses limites são muitas vezes vagos, e não é incomum nos perguntarmos onde começa e onde termina uma população. Muitas vezes temos de considerar certo julgamento arbitrário do pesquisador.

## 1.2 População como unidade de estudo

Quando pensamos em população surge a pergunta: o que é Ecologia de Populações e o que distingue o estudo de populações do estudo da Ecologia de Comunidades? Não há respostas padronizadas para essas questões, mas basicamente procuramos nossas respostas em três componentes essenciais: escala, foco do estudo e histórico.

Em Ecologia de Populações, a **escala** é um ou vários grupos de organismos relacionados taxonomicamente ou funcionalmente. É um ramo da Ecologia especializado no tratamento do impacto numérico de interações ecológicas sobre um conjunto específico de indivíduos que ocorre numa área geográfica definida. Dessa forma, abundância, distribuição e fatores que regulam sobrevivência e reprodução são considerados elementos-chave na Ecologia de Populações.

Podemos também pensar em três componentes fundamentais que devem ser considerados como **foco** do estudo de populações, crescimento, sobrevivência e reprodução, além de como esses fatores são afetados pelas inter-relações com outros organismos, através de competição e predação, por exemplo.

O **histórico** ou a tradição de como se deu o desenvolvimento dessa área da Ecologia baseia-se na conjugação de teoria, testes em laboratório e trabalhos de campo. Estes últimos têm ganhado destaque nos últimos anos, em decorrência da necessidade de darmos respostas aplicadas a questões de manejo e conservação. Para manejar uma população, devemos compreender sua dinâmica e como as populações de espécies diferentes se relacionam no nível da comunidade e do ecossistema.

Podemos compreender o conceito de manejo em termos do grau de influência humana num sistema ecológico. Há ações humanas que incidem no controle de fatores como o favorecimento de nascimentos em uma população ou, por outro lado, o controle do número de mortes. Todo cuidado deve ser tomado quando se pretende manejar populações de uma espécie.

Não devemos esquecer que a manutenção de grandes áreas protegidas, onde se garante que não haverá perturbação severa nas populações das espécies, também pode ser uma ação de manejo, que favorece, por exemplo, a preservação total de amostras representativas do ecossistema para a conservação da diversidade biológica.

Para a compreensão de como funciona um ecossistema é importante conhecermos as interações em nível populacional, uma vez que estamos considerando que os níveis de organização ganham complexidade à medida que consideramos conjuntos de indivíduos, de populações e de espécies.

### 1.2.1 Modos de abordagem no estudo de populações

De modo geral, na Ecologia e em particular na Ecologia de Populações, quando focamos no estudo de populações, podemos pensar em três modos complementares de abordagem: abordagem descritiva; abordagem funcional, energética, ou numérica; e abordagem evolutiva.

A **abordagem descritiva** é baseada principalmente na descrição do mundo natural, sendo um dos fundamentos de toda a ciência ecológica. Está focada na descrição de grupos vegetacionais e faunísticos. Atualmente, ocorrem discrepâncias nesta descrição, pois muitos lugares do mundo tiveram seus grupos animais e vegetais extensivamente descritos, enquanto os de outros são muito pouco conhecidos.

A **abordagem funcional** está relacionada à dinâmica energética e também numérica dos sistemas ecológicos. Essa abordagem está focada em mecanismos que podemos considerar como **causas imediatas** que influenciam as dinâmicas das populações e as condições ambientais. Nesse tipo de abordagem, estamos interessados em entender basicamente como os sistemas funcionam e o modo como operam. O interesse principal, nessa abordagem, está em questões do tipo "como?", ou seja, há uma ênfase em tentar descrever os sistemas na sua forma de funcionamento. Pergunta-

mos, por exemplo, "*como esse sistema funciona?*", "*Como essas populações são afetadas pelas variações do ambiente?*", ou "*Como as explosões populacionais são causadas pelos fatores que observamos numa escala ecológica?*".

A terceira **abordagem** é a **evolutiva**, ou da dinâmica adaptativa em sistemas ecológicos, e está focada nos **mecanismos remotos** que explicam comportamentos de populações. Nesse caso, os efeitos de condições ambientais são interpretados em termos evolutivos, com ênfase nas consequências sobre a sobrevivência e a reprodução dos indivíduos dentro das populações. Nesse tipo de abordagem é dada ênfase para as questões do tipo *"por que?"*, ou seja, estamos interessados em descobrir quais os fatores que levaram as populações àqueles padrões que observamos no presente. Interessa-nos inferir sobre os aspectos evolutivos que originaram os modos de vida atuais. Nessa abordagem, perguntamos, por exemplo: *"Por que a seleção natural favoreceu esse grupo de indivíduos dessa população em particular?", "Por que algumas populações das espécies são mais e outras menos abundantes?"*.

Podemos então destacar que **mecanismos imediatos** tratam de como os sistemas ecológicos funcionam, e **mecanismos remotos** tratam do motivo pelo qual eles evoluíram até chegar a um determinado tipo de funcionamento. Essas duas abordagens são complementares e nos auxiliam a ter uma visão mais completa da complexidade que envolve o estudo de Ecologia de Populações e de Comunidades.

Para se utilizar de uma abordagem evolutiva em Ecologia, é necessário integrar os princípios básicos da Ecologia e de Evolução, sendo essencial compreender claramente as bases da Teoria Evolutiva, principalmente da seleção natural.

Uma das bases do estudo de evolução está justamente na compreensão dos fatores que determinam mudanças no comportamento das espécies, como flutuações no número de indivíduos, variações na distribuição espacial e na tolerância em relação às variações ambientais, e processos de adaptação. Esses fatores podem ser estudados em nível de populações, enquanto outros mecanismos operam em nível de comunidades.

## 1.3 Conceito de comunidades e ecossistemas

Na natureza, os indivíduos e as populações de espécies não sobrevivem isoladamente. Eles são sempre parte de grupos de populações de espécies diferentes que ocorrem juntas no espaço e no tempo e que estão conectados uns aos outros por suas relações ecológicas, formando um complexo chamado de comunidade. *Assim, a Ecologia de Comunidades procura entender a maneira como agrupamentos de espécies são distribuídos na natureza e as formas pelas quais esses agrupamentos podem ser influenciados pelo ambiente abiótico e pelas interações entre as populações de espécies.* Para descobrir como indivíduos, populações e comunidades funcionam, devemos entender os limites aos quais esses diferentes níveis de organização estão sujeitos, sob os pontos de vista da tolerância e da adaptação.

Sabemos então que uma comunidade é composta por indivíduos e populações, mas **no estudo de comunidade**s podemos identificar **propriedades coletivas**, como a diversidade de espécies ou a biomassa da comunidade. Os organismos interagem em processos de mutualismo, parasitismo, predação e competição, mas as comunidades apresentam **propriedades emergentes**, que são a soma das propriedades dos organismos **mais** suas interações. Por esse motivo, a natureza da comunidade não pode ser analisada somente como a soma das suas espécies constituintes.

Uma comunidade pode ser definida em qualquer escala dentro de uma hierarquia de hábitats, dependendo do tipo de questão. Se a comunidade for espacialmente definida, ela incluirá todas as populações dentro de suas fronteiras. Assim, o ecólogo pode utilizar o conhecimento das interações entre organismos para tentar explicar o comportamento e a estrutura de uma comunidade. As principais perguntas a serem respondidas por um ecólogo de comunidades são: Como os agrupamentos de espécies estão distribuídos? Como são influenciados pelos fatores abióticos e bióticos?

Por outro lado, a **ecologia de ecossistemas** também estuda a estrutura e o comportamento dos mesmos sistemas, mas com **foco**

**nas rotas seguidas pela energia e pela matéria**, que se movem através de elementos vivos e não vivos. Esta categoria de organização é definida como o Ecossistema, o qual inclui a comunidade junto com o ambiente físico (Figura 1.1). Um ecossistema tem todos os componentes necessários para funcionar e sobreviver a longo prazo e não é possível tratar os componentes de forma separada, um a um.

Os sistemas biológicos são sistemas abertos, com entradas e saídas de matéria, embora possam permanecer constantes por longos períodos de tempo. O sol é a fonte de energia fundamental para a biosfera, mantendo a maioria dos ecossistemas. Outras fontes de energia são o vento, a chuva, as marés e os combustíveis fósseis. A energia também flui para fora do sistema em forma de calor, matéria orgânica ou contaminantes. A água, o ar e os nutrientes necessários à vida entram e saem do ecossistema, assim como os organismos, através da imigração e emigração.

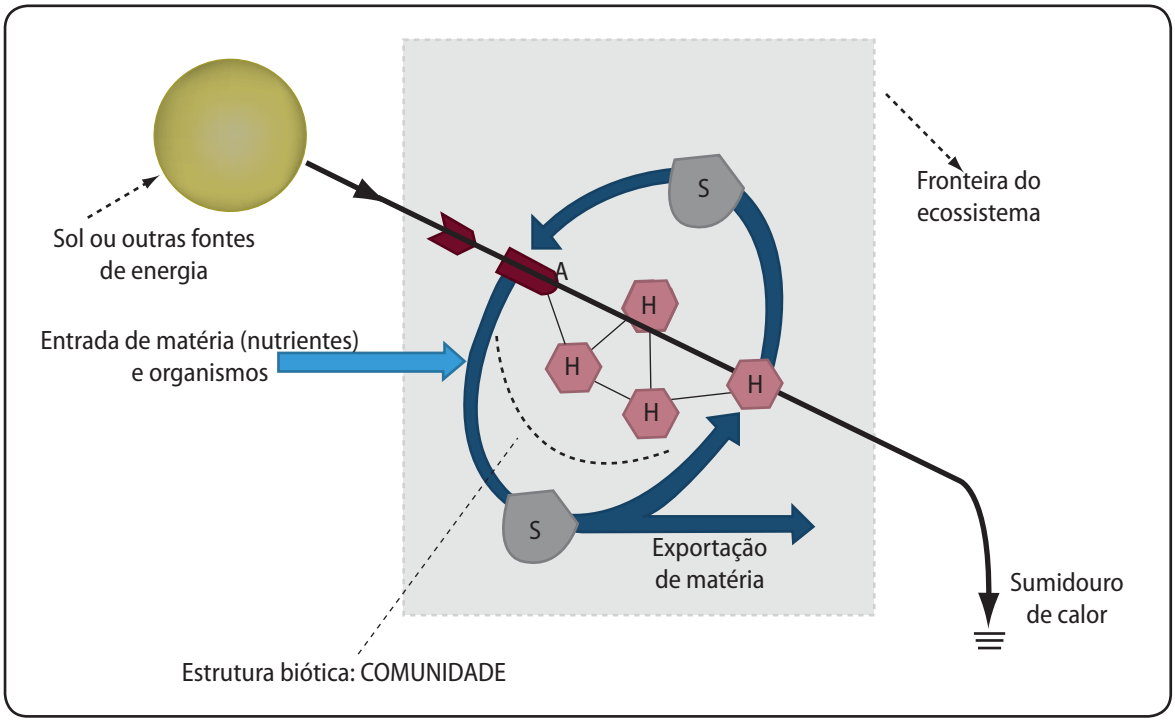



Figura 1.1 – Diagrama funcional mostrando a relação entre comunidade e ecossistema. A fronteira do ecossistema está delimitada pelo quadrado tracejado e a comunidade se encontra dentro dele, incluindo somente a parte biótica. A: organismos autótrofos; H: organismos heterótrofos; S: "stock", ou armazenamento. (Adaptado de: ODUM; SARMIENTO, 1998).

## Resumo

Neste capítulo aprendemos a reconhecer as diferenças entre vários níveis de organização: organismos (ou indivíduos), populações, comunidades e ecossistemas, observando diferentes formas de focar esses níveis quando analisados dentro da teoria ecológica. Reconhecemos que não há limites claros e definidos no conceito de populações e que os estudos nesta área dependem da escala, do foco do estudo e da forma histórica com que foram tratados. Posteriormente, foi apresentada uma introdução ao estudo de populações e seus modos de abordagem: descritivo, funcional e evolutivo. Ao final do capítulo, foi feita uma pequena introdução aos estudos de comunidades e ecossistemas.

## Leitura recomendada

KREBS, C. J. Introduction to the science of ecology. In: **Ecology:** the experimental analysis of distribution and abundance. San Francisco: Pearson, 2000.

TOWNSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L. A ecologia e como estudá-la. In: _____.**Fundamentos em ecologia.** Porto Alegre: Artmed, 2006.

CAPÍTULO 2

CAPÍTULO 2

# Fatores limitantes da distribuição e abundância dos organismos vivos

*Neste capítulo serão discutidos os principais fatores que limitam a distribuição e a abundância de uma espécie, além das escalas de análise e os padrões gerais que observamos na natureza. Uma pergunta básica que queremos desenvolver neste capítulo é: "por que os organismos de uma espécie particular estão presentes em alguns locais e ausentes em outros?".*

## 2.1 Introdução

A compreensão sobre a distribuição e a abundância (número de indivíduos) das espécies envolve um conjunto de fatores complexos. Entre eles a história da espécie (evolução), os recursos de que essa espécie necessita para sobreviver e se reproduzir, as taxas individuais de natalidade, mortalidade e migração (Capítulo 3) e as interações que ocorrem entre indivíduos da mesma espécie (interações intraespecíficas) e entre espécies diferentes (interações interespecíficas).

## 2.2 Limites de tolerância

Podem-se compreender os limites de tolerância em termos das condições ambientais e dos recursos que influenciam o funcionamento dos organismos vivos. Além disso, entenda que cada fator limitante pode ser considerado uma dimensão e, sendo assim, diversas são as dimensões que uma espécie pode enfrentar para sobreviver e se reproduzir. Dentre os fatores limitantes, temos os fatores abióticos, como a temperatura, a umidade, o pH, a salinidade e a concentração de poluentes, os quais, ao contrário dos recursos, são condições e por isso não são consumidos ou esgotados pelos organismos. Todas essas condições são fundamentais para entender as tolerâncias e necessidades dos organismos quanto ao seu o nicho ecológico, conceito esse que será visto no Capítulo 6 deste livro.

Além dos limites de tolerância às variações ambientais, o funcionamento dos organismos vivos pode apresentar níveis ótimos de desempenho, que podem ser entendidos como aqueles em que o organismo tem seu melhor desempenho. Sob o ponto de vista evolutivo, o nível ótimo é aquele em que se está mais adaptado, ou seja, no qual os organismos melhor sobrevivem e deixam o maior número de descendentes.

Assim, é importante relacionarmos os limites de tolerância em termos evolutivos e reforçar os conceitos de evolução e seleção natural.

## 2.3 Evolução

A evolução é o conceito central e unificador da Biologia. Entretanto, como todos os conceitos importantes, a evolução gera controvérsias. Seus princípios, às vezes, são mal interpretados.

A evolução é muitas vezes compreendida como sinônimo de progresso, o que não é correto.

Em seu sentido mais amplo, evolução corresponde simplesmente a mudança. Evolução biológica é a mudança nas propriedades das populações dos organismos, que transcendem o período de vida de um único indivíduo.

O desenvolvimento de um único indivíduo desde seu nascimento até sua morte, assim como todas as mudanças pelas quais ele passa, não é considerado evolução. Organismos individuais não evoluem. As mudanças evolutivas acontecem no nível populacional e são herdáveis através de material genético, de uma geração para outra.

O principal cientista associado à evolução é Charles Darwin, que sugeriu a hipótese da evolução por seleção natural. Antes da teoria de seleção natural de Darwin, acreditava-se que os caracteres adquiridos por um indivíduo numa geração poderiam ser herdados, conforme postulou Lamarck.

Lamarck é injustamente lembrado como alguém que estava errado. Apesar das suas ideias sobre a herança de caracteres adquiridos terem sido rejeitadas, ele foi o primeiro cientista que destemidamente advogou a evolução. Após Lamarck, Darwin estendeu aos seres vivos e à própria espécie humana a ideia de que a mutabilidade, e não a estase, é a ordem natural.

### 2.3.1 Evolução e seleção natural

Atualmente, a Ecologia possui poucas "leis" consistentes e unificadoras. O único conceito que se aproxima dessa condição dentro da Ecologia (bem como dentro de toda a Biologia) é a seleção natural.

Apesar de não ser um conceito difícil, com frequência a seleção natural é entendida erroneamente. Um dos principais equívocos é a concepção da seleção natural como sinônimo de evolução. A evolução refere-se às mudanças temporais de qualquer tipo, enquanto que a seleção natural explica uma maneira em particular com que essas mudanças acontecem. Há outros mecanismos importantes de evolução, dentre eles as mutações, que são entendidas como fundamentais para geração de diversidade genética

Diversidade genética é a variedade presente nos organismos num grupo de estudo, por exemplo, populações, espécies ou grupos de espécies. Ela é expressa em muitos caracteres dos organismos, entre eles os padrões de coloração de flores, as diferenças em proteínas, enzimas e sequências de DNA de quase todos os organismos. Sem diversidade genética os organismos não têm como responder e se adaptar às mudanças do ambiente.

**A seleção natural só pode ocorrer se existirem os seguintes "ingredientes":**

- **variabilidade** entre os indivíduos: os indivíduos devem ter características que os diferenciem;
- **sucesso reprodutivo,** ao longo da vida, diferente entre os indivíduos;
- **herança genética** das características individuais.

Outra concepção errônea é a de que a seleção natural ocorre principalmente mediante diferenças entre os índices de mortalidade dos organismos, ou mortalidade diferencial. Entretanto, sempre que um organismo deixa mais descendentes do que outro, com o tempo seus genes irão dominar o conjunto gênico daquela população. Consequentemente, em última análise, a seleção natural opera somente em função do êxito reprodutivo diferencial.

Muitos são os fatores que influenciam o êxito reprodutivo diferencial e a capacidade das populações de tolerar certos limites para atingir esse êxito. Vamos então analisar alguns fatores abióticos que são importantes para determinar como as populações das espécies se distribuem.

## 2.4 Fatores abióticos

### 2.4.1 Temperatura

A condição mais importante para a vida dos organismos é a temperatura, e ela pode atuar em qualquer estádio do ciclo de vida e limitar a distribuição de uma espécie através de seus efeitos na sobrevivência, na reprodução, no crescimento e na interação com outras formas de vida (competição, predação, parasitismo e doenças).

**Os efeitos da temperatura** podem ser muitas vezes indiretos, e algumas condições de temperatura podem favorecer a dispersão de infecções. Um estudo de uma população de milho nos Estados Unidos, durante uma epidemia da ferrugem-do-milho, causada pelo *Helminthosporium maydis*, mostrou que as plantas sombreadas por árvores próximas foram afetadas mais fortemente, indicando que a variação local da temperatura teve forte influência na ocorrência da doença dentro da população de milho. Veja a figura 2.1 sobre a incidência da ferrugem-do-milho. As plantas de milho mais próximas das árvores, e portanto mais sombreadas, foram as mais afetadas pela doença. (Fonte: BEGON et al., 2007).

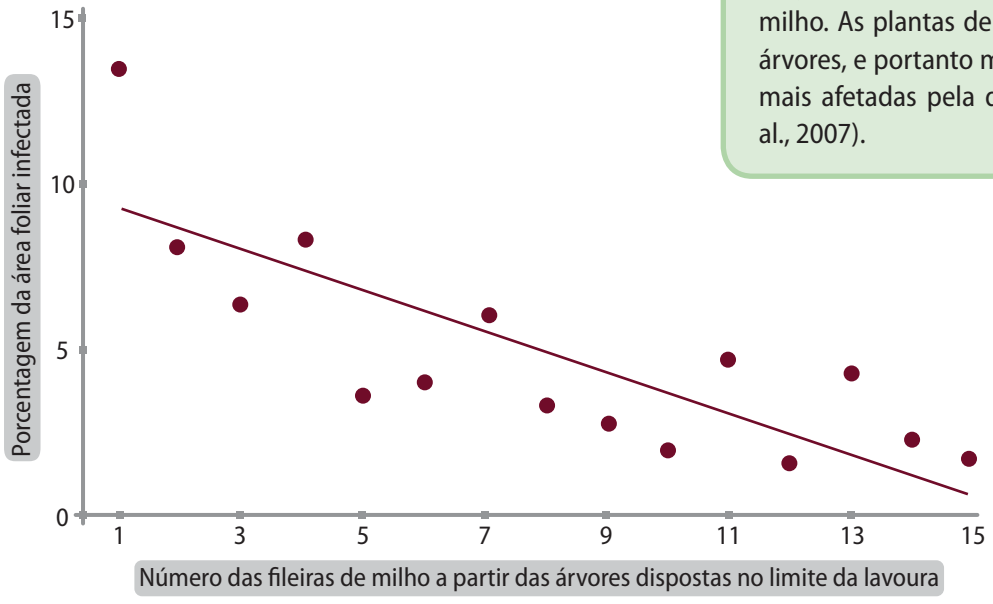



Figura 2.1 – Incidência da ferrugem-do-milho sobre uma população de milho crescendo em distâncias variáveis em relação às árvores que proporcionavam sombra sobre os indivíduos. (Adaptado de: BEGON et al., 2007).

A temperatura age limitando a distribuição, mas qual aspecto da temperatura é mais relevante: temperaturas máximas, temperaturas mínimas ou temperaturas médias? A resposta é que não há uma regra a ser aplicada, e a mensuração mais importante depende do mecanismo pelo qual a temperatura age e das espécies consideradas. Tanto plantas como animais respondem diferentemente às mesmas variações ambientais durante as diversas fases do ciclo de vida. Por tal razão, as temperaturas médias nem sempre estão relacionadas com os limites de distribuição da espécie estudada, mesmo que a temperatura seja aquela condição crítica para a espécie.

Há um considerável montante de trabalhos na literatura apresentando os efeitos da temperatura em diversos processos fisiológicos, tais como a germinação de sementes, o florescimento em plantas e a velocidade do desenvolvimento em insetos. Não há dúvidas de que a temperatura afeta a fisiologia dos organismos, entretanto a questão formulada por uma abordagem ecológica é se os efeitos da temperatura explicam uma parte dos limites de distribuição das espécies.

Figura 2.2 – Pinus americano *(Pinus taeda)*.

Para muitas espécies as distribuições são mais bem explicadas pelos valores extremos de temperatura, em especial pelas temperaturas letais, que impedem a existência dos organismos.

Um estudo realizado nos Estados Unidos visando investigar os efeitos da temperatura na determinação dos limites de distribuição de uma espécie de pinheiro *(Pinus taeda)* (Figura 2.2) demonstrou a sua suscetibilidade à seca de inverno. Isso ocorre porque as baixas temperaturas congelam o solo e as raízes das plantas, impossibilitando a absorção de água. Dessa forma, as populações da espécie têm sua distribuição limitada em regiões com invernos mais rigorosos.

A temperatura determina padrões globais de distribuição, tais como unidades vegetais, como as tundras e florestas tropicais, e grupos de espécies animais, como peixes de água fria e peixes de água quente. No entanto há uma enorme dificuldade em aplicar a visão global para os detalhes da distribuição de uma espécie em particular, ou seja, em determinar a real influência da temperatura na distribuição das espécies, indivi-

dualmente. Atualmente, devido aos efeitos das mudanças climáticas, tem se discutido quais serão os efeitos do aumento da temperatura média da Terra na distribuição das espécies. Você já se perguntou sobre quais seriam as consequências de um aumento médio de 2°C na temperatura global? Pesquise e pense sobre isso em relação à região onde você mora.

### 2.4.2 Umidade, pH e salinidade

A umidade é outro fator básico que limita a distribuição de plantas e de animais. Os geógrafos reconheceram a importância da umidade elaborando classificações climáticas baseadas na distribuição da vegetação. O papel da umidade é mais evidente em uma escala global, pois a maneira detalhada de ação sobre as espécies em escalas locais não é sempre clara.

A disponibilidade de água é o fator crítico dos efeitos da umidade sobre as plantas, e a seca ocorre quando não estão presentes e disponíveis quantidades adequadas de água. O solo pode estar saturado de água, mas se a água estiver congelada, não será absorvida e as plantas poderão sofrer o efeito da seca. Muitos dos efeitos sobre a distribuição atribuídos à temperatura podem estar operando através do balanço hídrico das plantas.

A umidade pode também determinar os limites de distribuição de algumas espécies, conforme a altitude, em áreas montanhosas. A resistência à seca é, portanto, uma importante característica ecológica e não necessariamente invariável dentro de uma espécie.

Tanto organismos de água doce como organismos de água salgada podem ser afetados em suas respectivas distribuições pela química da água em que vivem. Em mar aberto, a salinidade não é variável e consequentemente não limita os organismos marinhos, mas perto da costa ou em estuários de rios a diluição da água salgada por correntes de água doce pode reduzir a salinidade para níveis críticos.

Dentre as várias propriedades químicas da água estudadas, o ***pH*** é uma condição que pode exercer uma forte influência sobre a distribuição e a abundância dos organismos. Muita atenção tem sido destinada também a trabalhos visando relacionar a distribuição de

*Acidez e alcalinidade são medidas numa escala de pH que corresponde ao negativo do log da concentração do íon hidrogênio, em moles por litro. Assim, o pH da água pura é definido como neutro e é 7, ou seja, significa que a concentração de íons de hidrogênio é de $10^{-7}$ (0,0000001) moles por litro.*

uma determinada espécie ao pH em ambientes aquáticos. A maior parte dos organismos vivos, por exemplo, não tolera pH abaixo de 3 ou acima de 9. Algumas bactérias, por outro lado, têm seus limites de tolerância em extremos de pH. A bactéria *Spirulina platensis* ocorre em lagos alcalinos com pH até 11 (Figura 2.3), e a *Thiobacillus ferrooxidans* (Figura 2.4) ocorre em resíduos de processos industriais e tolera pH igual a 1, podendo crescer em pH 0.

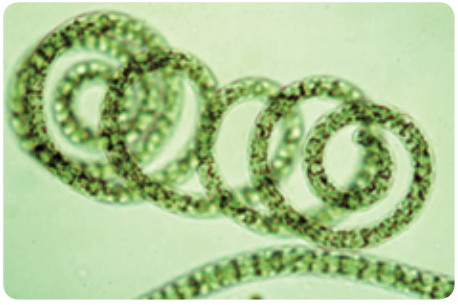


Figura 2.3 – *Spirulina platensis*

Figura 2.4 – *Thiobacillus ferrooxidans*

Além disso, a influência do pH pode ser indireta, desfavorecendo uma determinada fonte alimentar para uma espécie. Normalmente o pH de riachos está em torno de 7,0 (Figura 2.5), entretanto há estudos que mostram que o crescimento de fungos em riachos que apresentam pH baixo, pH<7, é reduzido, diminuindo as fontes alimentares para animais que se alimentam de fungos. Assim, os efeitos negativos são indiretos e a flora aquática muitas vezes é inexistente ou exibe bem menos diversidade.

O pH do solo chegou a ser considerado um fator primário de influência na distribuição de plantas. Hoje, porém, com a ampliação do conhecimento da ecologia de plantas, pouca importância é a ele atribuída. Acredita-se que as plantas que apresentam pouca tolerância a mudanças no pH na verdade estejam sofrendo a ausência de algum nutriente do solo cuja presença esteja relacionada a faixas específicas do pH.

Outro fator restritivo para a distribuição dos organismos é a salinidade, o sal transportado pelo vento pode determinar a distribuição de plantas em dunas. Algumas espécies podem predominar nas áreas expostas ao vento que transporta o sal, enquanto outras se desenvolvem melhor em áreas protegidas. As distribuições de tais espécies podem, portanto, ser explicadas por suas respectivas tolerâncias à salinidade.

Os efeitos do sal em plantas que vivem em ambientes salinos (plantas halófitas) se assemelham aos efeitos da água congelada, ou seja, dificuldade de absorção. Para espécies vegetais a concentração de sais na água do solo oferece resistência osmótica à absorção de água. Pode-se considerar que a salinidade é muito importante em locais onde há gradientes bem marcados, ou seja, na transição de ambientes aquáticos e terrestres, e ambientes marinhos e de água doce. As concentrações salinas mais extremas ocorrem em zonas áridas, cujo movimento da água no solo é predominante em direção à superfície, onde se acumula o sal, e desta forma influencia na capacidade das plantas para absorver água. Por outro lado, algumas espécies se adaptaram às condições de alta salinidade.

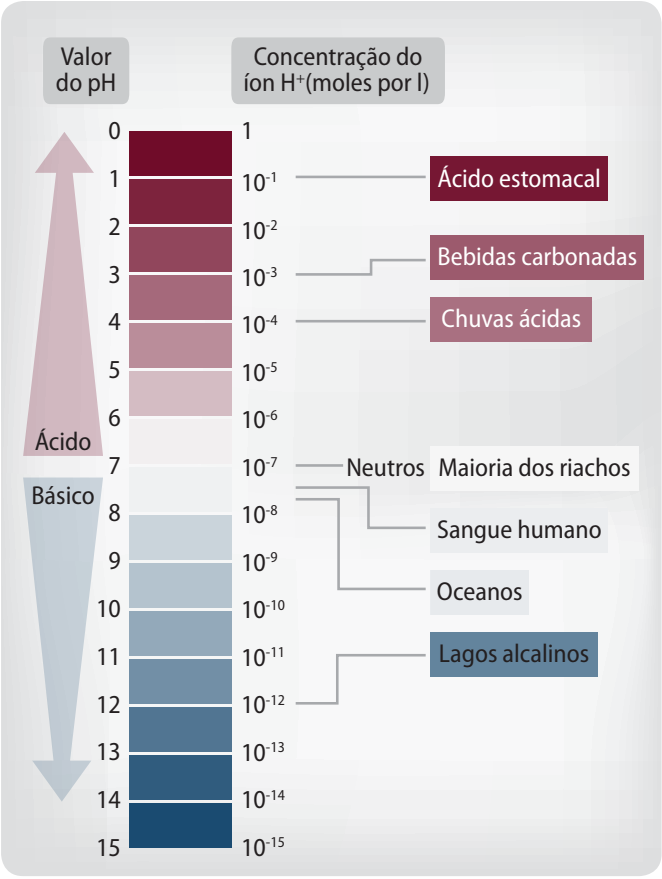



Figura 2.5 – Escala de valores de pH e algumas características associadas.

Algumas plantas desenvolveram mecanismos muito eficientes para sobreviver em ambientes com alta salinidade e de transição entre ambiente marinho e de água doce. A espécie *Laguncularia racemosa* (Figura 2.6), que se distribui ao longo do litoral, do Amapá até Santa Catarina, também conhecida como "mangue amarelo", apresenta glândulas excretoras de cristais de sal no ápice do pecíolo como adaptação ao ambiente salino.

Figura 2.6 – *Laguncularia racemosa*. (Fonte: <http://www.tropicos.org>).

Além da temperatura, da umidade, do pH, e da salinidade, muitos outros fatores físicos e químicos podem limitar a distribuição de plantas e de animais.

A luz pode determinar a distribuição local de plantas que forem intolerantes a sombra, mas, em algumas espécies animais, a luz é primariamente usada como um estímulo de comportamento. A fertilidade do solo ou a estrutura do substrato podem ser importantes para o crescimento de plantas em determinados tipos extremos de solo, afetando, assim, as distribuições locais. A estrutura do substrato é importante para invertebrados marinhos que se fixam em substratos sólidos ou fazem covas na areia e na lama. O tamanho das partículas em sedimentos pode também afetar os habitantes do fundo de águas doces.

Ainda quanto ao entendimento dos fatores que influenciam a distribuição de organismos, é importante salientarmos o conceito de recursos.

## 2.5 Recursos

Um renomado ecólogo chamado G. David Tilman definiu recurso como todas as coisas consumidas por um organismo, o que não significa simplesmente que os recursos são necessariamente "comidos". O tatu-galinha *(Dasypus novemcinctus)*, por exemplo, não consome uma toca, mas uma toca ocupada por um organismo, ou seja, usada como um recurso para proteção e reprodução, não está disponível para outro organismo. Fêmeas que já se acasalaram podem estar indisponíveis para novos acasalamentos, assim como os nutrientes consumidos por um organismo arbóreo não estão mais disponíveis para outros organismos. Assim, o que está por trás desse conceito? A ideia de que as quantidades de recursos são escassas e podem ser ainda mais reduzidas com a atividade dos organismos. Você verá, por exemplo, no capítulo 4, que uma população não pode crescer indefinidamente, pois em algum momento os recursos de que ela necessita para suas atividades vitais podem ser escassos, logo pode haver limites de tolerância à escassez de recursos.

Algumas consequências da limitação de recursos são muito importantes para entendermos como os organismos das espécies se adaptam aos limites de tolerância a que estão submetidos. Assim, pode haver ***competição*** por recursos que são limitados, tanto entre organismos da mesma espécie (competição intraespecífica) como também entre indivíduos de espécies diferentes (competição interespecífica). Esses assuntos serão tratados com mais profundidade em outras disciplinas do curso de Biologia.

**Competição**
É uma interação entre indivíduos, provocada por uma necessidade comum de um recurso e que leva a redução da sobrevivência, crescimento e/ou reprodução de pelo menos alguns dos indivíduos competidores envolvidos.

Analisamos até aqui alguns dos principais fatores limitantes de distribuição, e vamos estudar agora como as populações das espécies enfrentam seus limites de tolerância e a dispersão em escalas geográficas amplas e reduzidas.

## 2.6 Dispersão de populações de espécies

No capítulo anterior foi estudada a definição de populações e foi visto que essa definição pode parecer um pouco fluida, ou seja, na prática muitas vezes é difícil determinar os limites exatos de uma população, sendo que uma espécie pode ainda ter várias populações ao longo de sua distribuição geográfica. Foram vistos até agora alguns dos principais fatores que podem determinar os limites de tolerância de espécies, mas agora será visto como esses limites atuam em escalas geográficas amplas, por exemplo, em termos continentais, e em escalas reduzidas, por exemplo, no espaço de poucos centímetros ou metros que organismos podem ocupar.

Há alguns desafios muito interessantes associados ao estudo da capacidade dos organismos se dispersarem, enfrentando seus limites de tolerância.

Primeiro, o exato perfil da distribuição detalhada é conhecido somente para poucas espécies. Considerando o Brasil, por exemplo, que é um país muito diverso, há muito trabalho por fazer. Segundo, um organismo pode dispersar-se em uma nova área sem conseguir colonizá-la

O movimento da prole (filhotes, sementes), para longe dos pais faz parte do ciclo de vida de praticamente todas as plantas e animais. Entretanto, para alguns organismos a dispersão ocupa uma parte específica da história de vida, ou seja, alguns animais aquáticos e plantas superiores são sésseis quando adultos, mas podem, nos estágios iniciais da vida, se distanciar dos sítios de nascimento. Assim, o termo dispersão pode ser entendido de duas maneiras: uma delas se refere ao ato de se dispersar, ou seja, do movimento em si; a outra diz respeito à compreensão da distribuição espacial dos organismos individuais no espaço, por exemplo, dentro de uma população.

por causa de fatores físicos e bióticos. Os mais espetaculares exemplos da distribuição afetada pelo transporte são aquelas espécies introduzidas pelo homem, ocupando uma nova área.

Um fator muito importante que devemos considerar quanto à distribuição das espécies é a escala que estamos utilizando para analisar o que observamos na natureza. Veja o exemplo da expansão da distribuição geográfica da abelha *Apis mellifera scutellata*, que é considerada uma das mais agressivas que produzem mel e um exemplo de uma espécie com ampla distribuição geográfica. Esta espécie foi introduzida no Brasil em 1956, no interior do estado de São Paulo, e escapou acidentalmente do local onde cientistas tentavam estudá-la ***(Figura 2.7).*** Diversos fatores explicam seu sucesso em ampliar sua distribuição geográfica, entre eles sua agressividade. A escala de distribuição dessa espécie compreende uma ampla área de ocorrência, que vai do centro-norte da Argentina

*Este tipo de representação da distribuição geográfica é chamada de "mapa de amplitude de esboço", pois descreve a amplitude como uma área irregular e a linhas divisórias que supostamente definem os limites de distribuição conhecida da espécie.*

Figura 2.7 – Expansão da distribuição geográfica da abelha *Apis mellifera scutellata* nas Américas. (Adaptado de: MORITZ et al., 2005),

até o centro dos Estados Unidos. Até o momento, as condições ambientais, como baixas temperaturas, parecem limitar a expansão ao norte e ao sul do continente americano, e há muita preocupação com as consequências biológicas e econômicas dessa expansão tão bem-sucedida.

Nesse exemplo das abelhas pode-se ver que a escala de análise, considerando a espécie, envolve uma amplitude grande do espaço. Mas e se um ecólogo está interessado em estudar uma população dessa espécie numa área mais restrita? Um primeiro passo é definir os limites do estudo e pensar na escala do trabalho. Vejamos o exemplo esquemático da Figura 2.8. Nesta figura as áreas em branco dentro dos quadrados podem conter fatores limitantes à ocupação dos indivíduos da espécie. Numa escala hipotética ampla, ou seja, no quadrado D, os fatores limitantes agem em amplitudes grandes, mas dentro do quadrado A, fatores locais estão agindo na população.

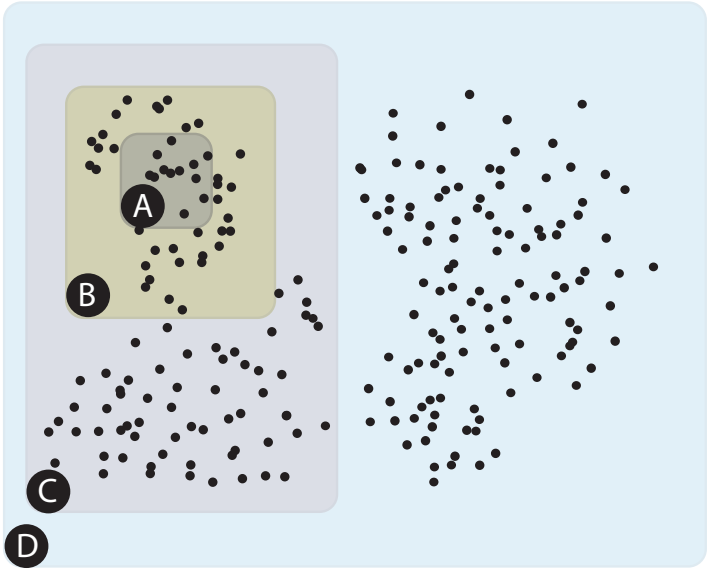



Figura 2.8 – Figura hipotética dos limites de uma população ou de várias populações de uma espécie.

O que determina, em linhas gerais, o sucesso ou não da ocupação dos espaços em branco em uma escala ampla ou restrita? O que determinou o sucesso da *Apis mellifera scutellata*?

Uma forma de encontrar as respostas é tentar entender se os organismos simplesmente não conseguem chegar àquele local por

dispersão ou se no local não ocupado ocorrem limitações. Uma maneira de estudar as limitações de ocupação é através de experimentos de transplante de indivíduos para os locais onde eles não ocorrem e do estudo das condições desses locais. Se eles conseguirem sobreviver e se reproduzir nos locais para onde foram transplantados, é certo que a limitação foi de dispersão. Porém, se o transplante não for bem- sucedido, é sinal que existem limitações causadas pela interação com outras espécies ou por fatores físicos e químicos combinados.

Pode-se sintetizar a abordagem de transplante de indivíduos, com os problemas relacionados à distribuição, e podemos pensar numa sequência de fatores que influenciam os organismos. Na figura 2.8 pode ser observada uma cadeia desses fatores, que ajuda a entender como uma espécie está ausente em um determinado local. Para examinar qualquer problema de distribuição, ecólogos vão considerando cada fator dessa cadeia, eliminando um por um os fatores a partir do topo da cadeia.

**Predação**
Interação em que uma espécie (predador) consome outra espécie (presa), o que nem sempre envolve a morte da presa.

**Parasitismo**
Envolve uma interação em que um organismo cresce e se alimenta ou é abrigado sobre ou dentro de um organismo diferente (hospedeiro), tendo um impacto negativo sobre este.

Nessa cadeia, se uma espécie hipotética está ausente pela sua incapacidade de dispersar, talvez a causa seja o seu comportamento em escolher uma área para viver e se reproduzir (seleção de hábitat). Caso essa não seja a limitação, talvez as limitações sejam pela interação com outras espécies, e assim por diante (Figura 2.9). Dentre essas interações temos a **predação e o parasitismo.**

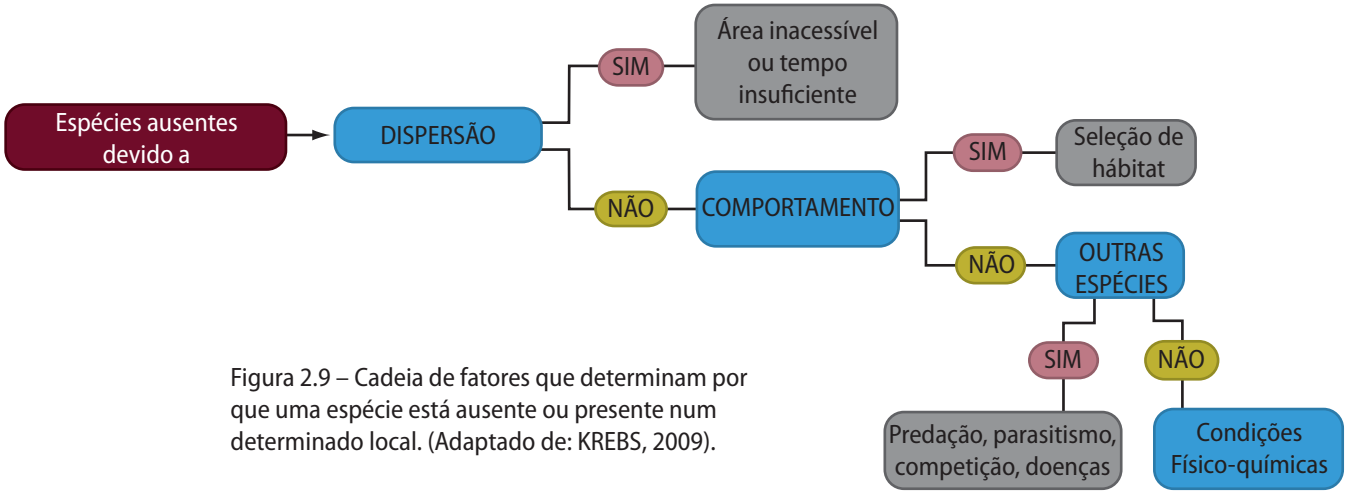



Figura 2.9 – Cadeia de fatores que determinam por que uma espécie está ausente ou presente num determinado local. (Adaptado de: KREBS, 2009).

Quando estudamos Ecologia de Populações, estamos querendo entender que processos podem determinar os padrões de distribuição e abundância, que em última análise podem ajudar a entender como e por que as populações de uma determinada espécie se modificaram ao longo do tempo e do espaço. Assim, alguns indivíduos com características mais adaptadas a uma determinada situação devem deixar mais descendentes do que outros indivíduos que não tenham essas características. Aqueles indivíduos com maior êxito reprodutivo deixarão mais descendentes, possibilitando a perpetuação de seus genes na população. Em Ecologia de Populações estamos interessados também em analisar as mudanças numéricas que decorrem do sucesso ou não dos organismos de uma espécie em sobreviver e se reproduzir. Para tanto, necessitamos compreender alguns parâmetros que descrevem as populações e a maneira como estas crescem ou declinam, ou seja, estamos interessados em como operam os processos demográficos.

## Resumo

Neste capítulo foram estudados os principais fatores do ambiente que podem ser limitantes para os organismos, e foi apresentada uma introdução sobre a importância de se observar essas dimensões em termos adaptativos em Ecologia. A temperatura, a umidade, o pH, a salinidade e os recursos foram analisados nesse sentido. Foram estudados um exemplo de distribuição ampla de uma espécie e a importância de se observar a escala de estudo em Ecologia de Populações. Os principais fatores que afetam a dispersão de organismos foram estudados no contexto de uma cadeia de eventos que determinam por que uma espécie está ausente ou presente num determinado local.

## Leitura recomendada

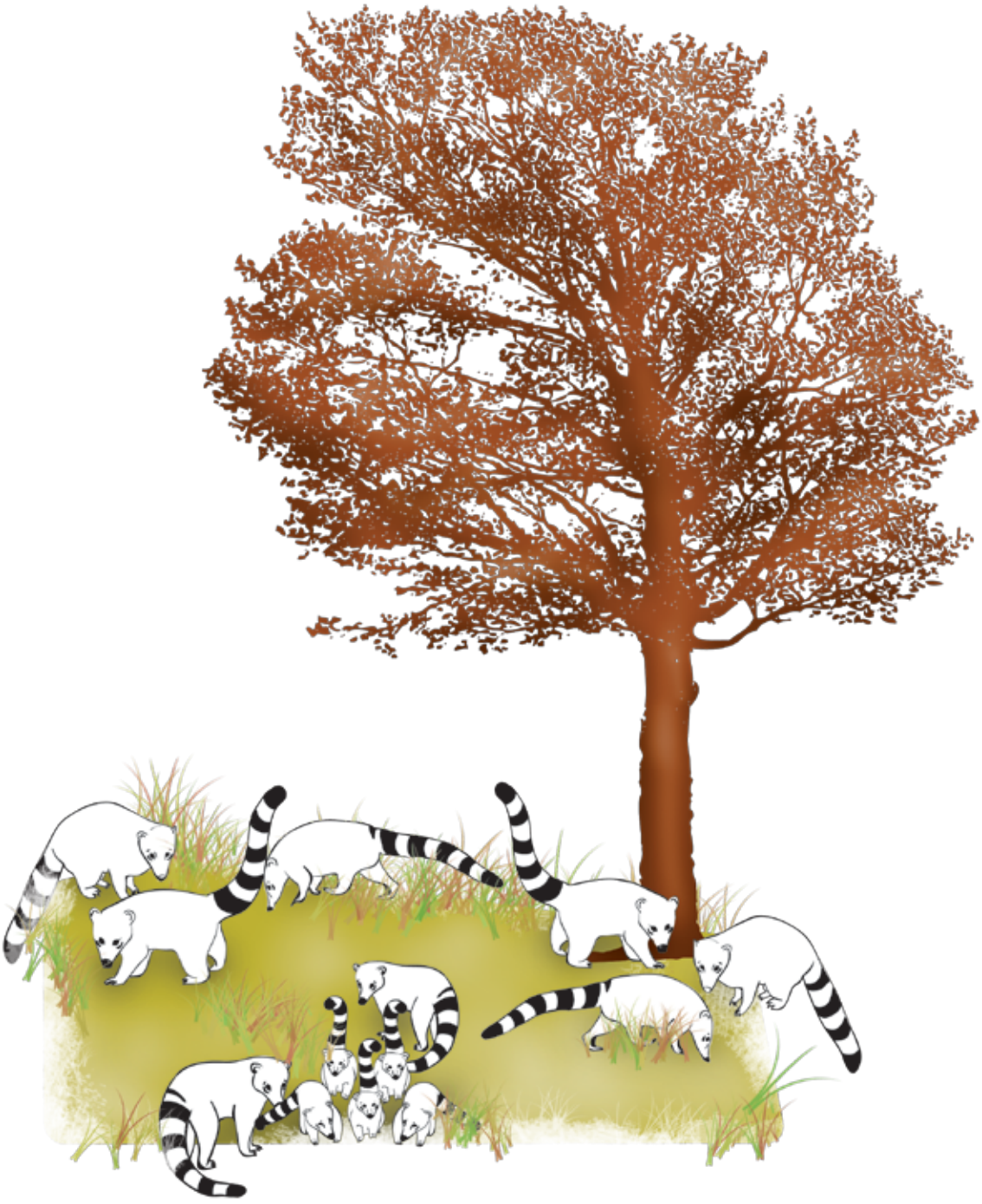
BEGON, M.; TOWNSEND, C.R.; HARPER, J. **Ecologia**: de indivíduos a ecossistemas. Oxford: Blackwell, 2006. 759 p. Capítulo 1: Organismos e seus ambientes.

BEGON, M.; TOWNSEND, C.R.; HARPER, J. **Ecologia**: de indivíduos a ecossistemas. Oxford: Blackwell, 2006. 759 p. Capítulo 2: Condições.

BEGON, M.; TOWNSEND, C.R. HARPER, J. **Ecologia**: de indivíduos a ecossistemas. Oxford: Blackwell, 2006. 759 p. Capítulo 3: Recursos.

BROWN, J.H.; LOMOLINO, M.V. **Biogeografia**. 2.ed. Ribeirão Preto: FUNPEC, 2006. Capítulo 4: Distribuição individual de espécies.

# CAPÍTULO 3



CAPÍTULO 3

# Parâmetros demográficos

*Neste capítulo será estudado como as populações aumentam e diminuem em tamanho e as técnicas básicas de acompanhamento no tempo da história de vida de populações. Ao final do capítulo é esperado que o aluno domine os principais conceitos relacionados aos parâmetros demográficos e entenda também que a matemática é um ponto forte no estudo da Ecologia de Populações.*

## 3.1 Introdução

Agora que já foram definidos o escopo da Ecologia de Populações e Comunidades e os conceitos sobre limites de tolerância e adaptação, serão abordados neste capítulo os requisitos básicos para responder a uma pergunta-chave:

Como analisar se uma determinada população está aumentando, decrescendo ou permanecendo constante ou estável numericamente ao longo do tempo?

Para responder a essa questão, alguns parâmetros populacionais são essenciais, ou seja, é necessário entender sobre:

a) distribuição etária;

b) densidade populacional;

c) distribuição de populações no tempo e no espaço; e

d) natalidade e mortalidade.

## 3.2 Métodos de estimativa do tamanho populacional

Os métodos de estimativa do tamanho populacional mais comuns levam em conta dois parâmetros fundamentais. O primeiro deles é a densidade absoluta, que nada mais é que o número de indivíduos por unidade de área, ou mesmo volume.

Exemplo: Dentro de uma unidade de conservação existem 25 perobas *(Aspidosperma polyneuron)* por hectare (indicamos 25 indivíduos/ha).

Outra maneira de estudar o tamanho populacional é através de ***índices de densidade,*** ou seja, valores que estimam indiretamente a presença de variações temporais e espaciais das populações. Por exemplo, pode-se estimar o número de indivíduos pelo tempo de amostragem, ou o número de indivíduos por quilômetro percorrido, ou mesmo o número de avistamentos ou sinais por quilômetro percorrido.

*Esses índices são representados da seguinte forma: $N$ / tempo de amostragem, $N$ / km percorrido, em que $N$ é o número de indivíduos contados na unidade de tempo ou espaço escolhida.*

Em um estudo feito com o jacaré-de-papo- amarelo, *Caiman latirostris*, (Figura 3.1) na Ilha de Santa Catarina foi usado um índice de densidade relativa. Nesse estudo os autores realizaram uma contagem noturna do número de indivíduos em açudes e rios da Ilha avistados ao longo de uma distância percorrida em quilômetros. Para estimar a abundância relativa, em cada excursão de coleta de dados, os autores dividiram o número de jacarés observados por km percorrido na excursão de coleta. Assim, encontraram que existem em média 0,25 jacarés/km percorrido, ou seja, para que alguém veja um segundo jacaré, depois de ter avistado o primeiro, é necessário que sejam percorridos quatro quilômetros.

Figura 3.1 – Jacaré-de-papo-amarelo *(Caiman latirostris)*.

## 3.2.1 Estimativa da densidade absoluta

Há diversos métodos de estimativa da densidade absoluta. A maneira mais trabalhosa é contar todos os indivíduos de uma população e neste caso é chamada de ***censo.*** Você deve estar se perguntando o quanto difícil é trabalhar com toda uma população de uma espécie como *Homo sapiens* limitada geograficamente pelos limites políticos do Brasil, ou então de uma espécie vegetal como o butiá *(Butia catarinensis)* (Figura 3.2) do litoral do estado de Santa Catarina, ou mesmo de populações de araucárias *(Araucaria angustifolia)* (Figura 3.3) ao longo do sudeste e sul do Brasil, ou até da *Bolitoglossa paraensis,* uma espécie de salamandra cujas populações foram muito impactadas pela expansão das

*Em 2010, o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) realizou um censo. Todos os brasileiros foram entrevistados para que o governo tenha dados sobre o tamanho da população brasileira e suas características. Visite o* site *do IBGE na internet para ver como foi esse estudo em uma população tão grande como a nossa.*

*Lembre-se das questões de escala do capítulo passado. Aqui estamos tratando de populações e podemos pensar nos limites de uma única população, de várias ou de todas as populações de uma mesma espécie.*

atividades agrícolas ao longo da Amazônia oriental brasileira. Imagine também as dificuldades para se estudar populações cuja espécie tem uma ampla distribuição, como o exemplo das abelhas do ***capítulo 2.*** Assim, para resolver as limitações como tempo, dinheiro e mesmo de mão de obra, podemos estudar uma parte da população ou de uma amostra representativa. Nesse caso usamos técnicas de amostragem.

Figura 3.2 – *Butia catarinensis.*
(Foto: Leonardo K. A. Sampaio)

Figura 3.3 – *Araucaria angustifolia.*
(Foto: Nivaldo Peroni)

### 3.2.2 Amostragens

Os métodos mais comuns de amostragem no estudo de Ecologia de Populações são de lotes de amostras, por exemplo, a contagem de indivíduos arbóreos dentro de lotes de amostras (parcelas) de tamanho (área) padronizado; de transectos, por métodos baseados em monitoramentos ao longo do tempo; e também métodos de captura e recaptura.

Vamos nos deter em apenas um dos métodos de amostragem conhecido como "método de captura e recaptura". Esse método envolve a amostragem de marcação e uma amostragem de recaptura e pode ser feita tanto com plantas como com animais. O método mais simples foi desenvolvido por C. G. J. Petersen em 1898 e usado pela primeira vez por F. C. Lincoln em 1930, motivo pelo qual é conhecido como método Lincoln & Petersen.

Esse método envolve uma sequência de ações: captura (primeira amostragem), marcação, soltura, e recaptura (segunda amostragem). O intervalo de tempo entre as duas amostragens deve ser curto, pois assumimos no uso desse método que uma população é fechada, ou seja, não pode haver mortes, nascimentos ou migrações.

Assim, para calcular o tamanho da população *(N)* esse método conta com três parâmetros:

$M$ = número de indivíduos marcados na primeira amostragem;

$C$ = número de indivíduos capturados na segunda amostragem;

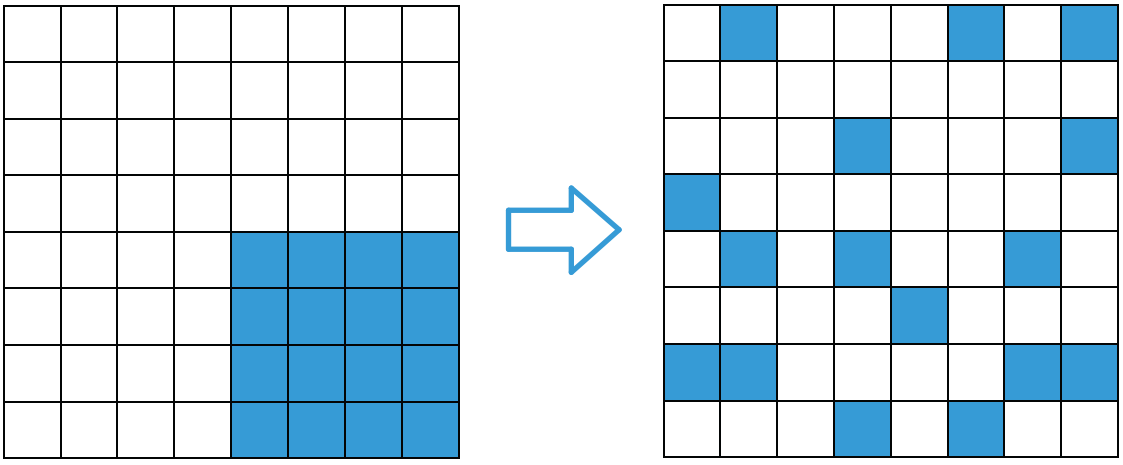
$R$ = número de indivíduos com marcas na segunda amostragem.

Podemos então compor uma fórmula que envolve todos esses parâmetros:

$$N / M = C / R \text{, logo, } N = (C \times M) / R$$

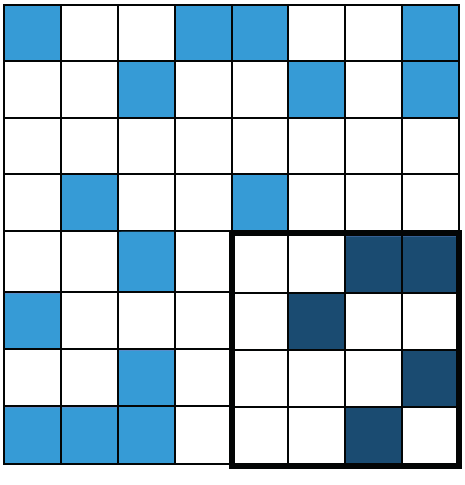
Por exemplo, suponha que queremos estimar o tamanho populacional de cutias *(Dasyprocta aguti)* numa área de um fragmento florestal bem conservado.

Um ecólogo de populações, depois de instalar uma porção de armadilhas, capturou e marcou 16 indivíduos na primeira amostragem $(M = 16)$. Estes foram então soltos no fragmento. Passado algum tempo, usando a mesma porção de armadilhas, uma segunda amostragem foi feita e foram capturados 20 indivíduos $(C = 20)$ e destes 20, 5 estavam com marcas $(R = 5)$ (Figura 3.4). Logo, qual o tamanho ($N$) da população de cutias nesse fragmento de floresta?



Primeira amostragem M=16,
sendo que todos são marcados

Indivíduos marcados e soltos



Segunda amostragem, amostrados C=20
Indivíduos com marcas R= 5

Figura 3.4 – Representação esquemática do modelo amostral usado no exemplo hipotético das cutias. Cada quadrado em azul-claro representa um indivíduo que foi marcado uma vez *(M)*. Os quadrados marcados em azul-escuro representam aqueles que foram marcados e recapturados na segunda amostragem *(R)*.

Substituindo os valores encontrados no estudo na fórmula, obtém-se o tamanho da população:

$$N = (20 \times 16) / 5 = 64$$

Logo, neste fragmento estimamos que o tamanho da população de cutias seja de 64 indivíduos. É importante lembrar que esta estimativa leva em conta algumas pressuposições, ou seja, que a população seja fechada, como já vimos, e que todos os animais tenham chances iguais de serem capturados na primeira amostragem, que a marcação não deve afetar a chance de o animal ser recapturado, e por fim que os animais não podem perder as marcações entre os dois períodos amostrais.

Quando é determinado o tamanho de uma população, queremos entender como esta população varia numericamente no tempo, ou seja, estamos interessados em sua dinâmica demográfica.

Os modelos mais simples que descrevem o crescimento populacional ao longo do tempo estão baseados em quatro elementos principais: natalidade, mortalidade, imigração e emigração. Você verá no capítulo seguinte que, para simplificar ainda mais a compreensão do crescimento populacional, às vezes consideramos apenas a natalidade e a mortalidade em modelos de crescimento populacional.

## 3.3 Fatores envolvidos no crescimento populacional

### 3.3.1 Natalidade e mortalidade

Natalidade corresponde ao número de indivíduos que nascem em uma população, num dado tempo. Por exemplo, em uma população de quatis *(Nasua nasua)*, quantos são os quatis que nascem a cada ano? Analogamente, a mortalidade corresponde ao número de indivíduos que morrem naquela população, dentro do intervalo de tempo definido.

Figura 3.5 – Observe a mudança da população há um ano e depois do nascimento de cinco filhotes.

A natalidade representada na Figura 3.5 é de 5 filhotes por ano. Vamos supor que no ano passado você tivesse registrado 10 adultos e agora observa apenas 8. Assumindo que não houve emigração nem imigração, podemos inferir que a mortalidade foi de 2 indivíduos ao ano.

Porém, uma natalidade de 5 e uma mortalidade de 2 não nos dizem muita coisa sobre **taxas** de mudança na população. As **taxas** de natalidade e de mortalidade devem refletir um número de indivíduos acrescido ou diminuído, por unidade de tempo, em relação ao tamanho populacional. Ou seja, quando falamos em **taxas** de natalidade ou taxas de mortalidade estamos nos referindo a uma proporção, geralmente por indivíduo e por unidade de tempo.

### 3.3.2 Imigração e emigração

Analogamente à natalidade e à mortalidade, podemos considerar que a população cresce quando indivíduos novos chegam a essa população por imigração, e que a população diminui quando indivíduos deixam essa população por emigração.

Assim, na população de quatis da figura anterior, se assumirmos que há imigração e emigração, fica mais difícil dizer que dos 10

adultos, 2 morreram, pois esses 2 indivíduos adultos que a população perdeu podem não ter morrido, mas sim emigrado para outro local. Poderíamos assumir, ainda, que alguns indivíduos de fato morreram de um ano para outro, mas vários outros emigraram e imigraram, resultando no número de adultos igual a 8.

Para emigração e imigração, também vale o mesmo raciocínio relacionado às taxas que vimos para natalidade e mortalidade. Apesar disso, os modelos mais simplificados de crescimento populacional ignoram os fatores imigração e emigração ou reduzem os fatores **imigração** e natalidade como **acréscimos** na população, e de mortalidade e **emigração** como **decréscimos** na população.

Retomaremos esses conceitos no capítulo seguinte, ao estudar os modelos de crescimento populacional. Agora estudaremos a estrutura etária das populações.

## 3.4 Estrutura etária

A história de vida de um organismo compreende durante seu ciclo de vida o padrão de crescimento, a diferenciação, a capacidade de armazenar energia e a reprodução. Quando pensamos, por exemplo, em uma distribuição etária, devemos considerar que populações de ciclo longo podem ser divididas em três períodos ecológicos: pré-reprodutivo, reprodutivo e pós-reprodutivo. Cada um desses períodos tem seu comprimento determinado pela sua história de vida e vai influenciar as taxas de natalidade e de mortalidade na população.

### 3.4.1 O estudo da estrutura etária

A determinação da idade dos indivíduos numa população envolve o conhecimento dos momentos de nascimento e, particularmente em populações de plantas, é um desafio bastante complexo. No caso de plantas, por exemplo, três abordagens podem ser usadas:

a) Pela produção de anéis ou mesmo cicatrizes. Ex: Palmeiras.

b) Pela contagem de anéis no xilema (brocas). Ex: Araucária.

c) Acompanhamento de coortes logo no estabelecimento da população (censos anuais).

### 3.4.2 Tabelas de vida no estudo de estruturas etárias

Tabelas de vida constituem-se de uma descrição da maneira como as taxas de mortalidade atuam numa população. A partir delas podemos calcular probabilidades de sobrevivência numa determinada idade, por exemplo, e convencionar que estudaremos populações estruturadas por idade.

Existem três abordagens no estudo de tabelas de vida.

A primeira delas envolve o acompanhamento de uma coorte com o momento do nascimento conhecido. Uma coorte é definida como um grupo de indivíduos de mesma idade. Numa tabela, todos os indivíduos a partir do nascimento até a morte (certificada) são acompanhados. Nesse caso, é denominada tabela de vida de coorte fixa, dinâmica, ou tabela de vida horizontal. Ex: espécies que completam seu ciclo anualmente, como muitas da família *Poaceae*.

Numa segunda abordagem acompanhamos ao longo do tempo todos os indivíduos que morrem e nascem em uma população, sendo necessário definir claramente a idade de cada um deles. Nesse caso, temos indivíduos de gerações e ciclos reprodutivos diferentes, e as tabelas de vida são conhecidas como estáticas, verticais, ou temporalmente específicas.

Num último caso, mais complicado, temos dados de várias coortes ao longo do tempo e com sobrevivência diferente para adultos e juvenis.

#### Tabelas de vida de coorte fixa

Primeiramente, vamos estudar o modo mais simples de ciclo de vida de um organismo, ou seja, todos nascem num determinado momento conhecido, não possuem sobreposição de gerações e morrem num intervalo fácil de ser estudado, por exemplo, em um ano. Então, uma tabela de vida de coorte fixa registra a sobrevivência de seus membros ao longo do tempo, até o último morrer.

O método mais seguro para determinar as idades específicas de mortalidade e de natalidade para uma população consiste em seguir o destino de um grupo de indivíduos, todos nascidos durante o mesmo intervalo de tempo. Ilustraremos esse processo na Tabela 3.1, para uma espécie fictícia. Antes de construir uma tabela, devemos decidir sobre a amplitude dos intervalos de idade ($x$). Podemos definir espaços de um mês para ratos, de um ano para plantas, mas para o homem talvez o espaço de uma geração de 25 anos seja mais razoável. Na Tabela 3.1, a amplitude dos intervalos de idade para uma planta fictícia foi de dois meses.

**Tabela 3.1 – Tabela de vida de uma espécie de planta fictícia**

| Idade (em períodos de dois meses) | Nº de sobreviventes em cada bimestre | Proporção da coorte original sobrevivente em cada bimestre | Nº de mortos entre x e x+1 | Proporção de mortalidade em cada bimestre | Nº médio de sementes produzidas por idade | Nº médio de sementes produzida por indivíduo | Taxa de reprodução líquida |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $x$ | $a_x$ | $l_x$ | $d_x$ | $q_x$ | $B_x$ | $m_x$ | $R_0 = \sum l_x \times m_x$ |
| 0 | 800 | 1.000 | 250 | 0.313 | 0 | 0.000 | 0.000 |
| 1 | 550 | 0.688 | 175 | 0.318 | 300 | 0.545 | 0.375 |
| 2 | 375 | 0.469 | 204 | 0.544 | 480 | 1.280 | 0.600 |
| 3 | 171 | 0.214 | 107 | 0.626 | 300 | 1.754 | 0.375 |
| 4 | 64 | 0.080 | 46 | 0.719 | 30 | 0.469 | 0.038 |
| 5 | 18 | 0.023 | 18 | 1.000 | 10 | 0.556 | 0.013 |
| 6 | 0 | 0 | - | - | - | - | $R_0$= 1.400 |

A primeira coluna à esquerda fornece a idade dos indivíduos, desde o nascimento até a morte. Apenas a segunda e a sexta colunas ($a_x$ e $B_x$) contêm dados coletados em campo. Todas as demais colunas derivam da coluna $a_x$.

A coluna $a_x$ sumariza os dados coletados no campo através do mapeamento das posições de 800 plantas germinadas de sementes disseminadas em uma determinada área. A partir dessa coluna, os valores "$l_x$" são calculados com base no número de plantas que sobrevivem até o intervalo $x$, através da fórmula $l_x = a_x / a_0$. Por exemplo, todos os 800 indivíduos sobrevivem até o início do primeiro bimestre $(x = 0)$, resultando em um $l_0$ de 100%. Destes indivíduos, 550 sobreviveram até o segundo bimestre $(x = 1)$, o que

resulta em uma sobrevivência ($l_1$) de 68,8%. Podemos definir "$l_x$" como o perfil da sobrevivência, ou a proporção da coorte original sobrevivente no intervalo de vida considerado.

O cálculo do número de mortos ($d_x$) é simples, sendo feito através da diferença entre $a_x$ e $a_{x+1}$. Assim, $d_x$ é o número de indivíduos que morrem entre um intervalo e outro de tempo. Também é calculada a porcentagem de mortalidade para cada idade específica, $q_x$, através da fórmula $q_x = a_x - a_{x+1} / a_x$. Exemplificando, $q_0 = 250/800 = 0,313$, $q_1 = 175/550 = 0,318$, $q_2 = 204/375 = 0,544$, valores estes que representam a proporção de indivíduos com a mesma idade (dois meses, quatro meses, seis meses etc.) que morrem no subsequente intervalo de tempo de dois meses.

A vantagem dos valores $d_x$ é que eles podem ser somados em um intervalo de tempo. O número de mortos nos primeiros seis meses é, por exemplo, $d_0 + d_1 + d_2 = 629$. A desvantagem de tais valores individuais é que eles não fornecem uma real dimensão da intensidade ou da importância da mortalidade em um intervalo particular, uma vez que serão tanto maiores quanto mais numerosos forem os indivíduos pertencentes a tal intervalo.

Os valores $q_x$, por outro lado, representam boas medidas da intensidade de mortalidade. No exemplo, através da coluna $q_x$, percebe-se que a porcentagem da mortalidade cresce consistentemente com um aumento na idade, o que não é evidente observando-se apenas a coluna $d_x$. Os valores $q_x$, entretanto, apresentam a desvantagem da impossibilidade de soma, $q_0 + q_1 + q_2$, e não nos fornece o percentual total de mortalidade para os primeiros seis meses.

A quinta coluna ($B_x$) representa a fecundidade para cada idade específica, que no nosso exemplo representa o número médio de sementes por idade individual. Tenha cuidado com a notação que diferentes autores usam para representar os parâmetros de uma tabela de vida. Apesar de diversos autores seguirem um determinado padrão, você pode se deparar com notações diferentes, por exemplo, ($B_x$) pode ser representado como ($F_x$).

Um último parâmetro importante é a taxa de nascimento ($m_x$), também definida como fertilidade individual ou número médio de prole produzida por indivíduo. Cada valor de $m_x$ é calculado por

$B_x / a_x$, pois assim teremos o número médio de sementes produzidas por plantas de uma idade *x*, dividido pelo número de indivíduos dessa idade.

O parâmetro $m_x$ é muito importante para analisarmos o crescimento ou não de uma população. Do somatório da multiplicação de $l_x m_x (\sum l_x m_x)$ obtemos o valor de $R_0$ (taxa de reprodução líquida), ou seja, sabendo a taxa de sobrevivência das classes etárias ($l_x$) e as proporções de quantos indivíduos nascem em média por indivíduo ($m_x$), temos como estimar uma taxa que expressa a reprodução dessa população ao longo do tempo.

O valor de $R_0$ é considerado como o número médio de prole produzida por indivíduo em cada geração. Como numa população não separamos indivíduos machos de fêmeas, o $R_0$ é entendido como representação do número médio de prole fêmea produzida por fêmea por geração, mesmo que saibamos que existem machos na população e que obviamente eles não produzem prole.

Na análise dos valores de $R_0$ podemos então analisar como seria um incremento nessa população a partir dos valores que observamos. Assim, com $R_0 > 1$ interpretamos que há a tendência de aumento por geração; se $R_0 = 1$, há uma tendência de estabilidade, pois espera-se que a cada indivíduo morto seja reposto por apenas um, na média, na próxima geração; e finalmente, para $R_0 < 1$ há uma tendência de redução ou declínio da população, pois as taxas de fertilidade combinadas às taxas de sobrevivência não são capazes de fazer com que a população cresça e nem se mantenha com o mesmo número de indivíduos. No exemplo da Tabela 3.1, o valor de $R_0$ nos mostra que cada indivíduo produz em média 1,4 (representado na tabela como 1.400) indivíduos ao longo de uma geração, o que indica a tendência de aumento nessa população.

### Tabela de vida estática

Em relação a muitos organismos, especialmente animais móveis e com grande longevidade, é muito difícil o acompanhamento de todos os membros de uma coorte durante suas vidas. Entretanto, quando é possível determinar claramente as idades dos indivíduos (mediante, por exemplo, o desgaste dos dentes em espécies de cervídeos), podemos, em um único momento amostral, descrever

os números de sobreviventes de diferentes idades, formando assim uma tabela de vida estática.

A tabela de vida estática pode ser vista como uma "foto instantânea da população", onde os dados são similares aos de uma tabela de vida de coorte: uma série de diferentes números de indivíduos em diferentes classes etárias. Porém, a utilização desse modelo estático apresenta uma restrição: devemos assumir que os padrões de mortalidade (ou sobrevivência) e natalidade específicos por idade permaneceram constantes entre o nascimento dos indivíduos mais velhos e o dos mais novos, o que raramente acontece.

A Tabela 3.2 apresenta uma tabela de vida estática de uma população fictícia de roedor, cuja idade é determinada pelo peso e coloração da pelagem. Assim como na tabela de vida, dinâmica, os valores de sobrevivência ($l_x$) e mortalidade ($d_x$ e $q_x$) são facilmente calculados. Caso a fecundidade ($B_x$) da espécie estudada seja conhecida, também é possível calcularmos a fertilidade individual ($m_x$) e a taxa de reprodução líquida ($R_0$).

**Tabela 3.2 – Tabela de vida de uma espécie fictícia de roedor**

| Idade (anos) | Nº de vivos em cada idade | Sobrevivência de idade em relação a $a_0$ | Nº de mortos em cada idade | Proporção da mortalidade em cada idade |
|---|---|---|---|---|
| $x$ | $a_x$ | $l_x$ | $d_x$ | $q_x$ |
| 1 | 412 | 1.000 | 37 | 0.090 |
| 2 | 375 | 0.910 | 48 | 0.128 |
| 3 | 327 | 0.794 | 79 | 0.242 |
| 4 | 248 | 0.602 | 92 | 0.371 |
| 5 | 156 | 0.379 | 88 | 0.564 |
| 6 | 68 | 0.165 | 64 | 0.941 |
| 7 | 4 | 0.010 | 1 | 0.250 |
| 8 | 3 | 0.007 | 3 | 1.000 |

## Alguns desdobramentos da tabela de vida

Uma das razões da utilização de tabelas de vida para monitorar proporções (percentuais) por idade é que elas nos possibilitam descobrir modelos e padrões de nascimento e de mortalidade comuns a uma série de espécies e a uma variedade de circunstâncias. Isso

nos permite descobrir as propriedades comuns compartilhadas pelas diversas populações, levando-nos a um entendimento mais profundo da dinâmica populacional em geral. Usando a coluna dos valores da taxa de sobrevivência das classes etárias ($l_x$) no eixo y, **numa escala logarítmica,** e as classes etárias no eixo x, podemos produzir gráficos conhecidos como gráficos de curvas de sobrevivência. A Figura 3.6 ilustra três comportamentos padronizados que usamos para entender o comportamento da sobrevivência ou da mortalidade numa população.

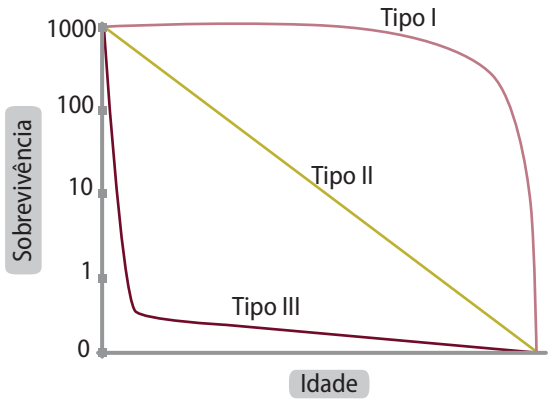



Figura 3.6 – Modelos de curvas de sobrevivência, representando a distribuição das curvas do Tipo I, do Tipo II e do Tipo III.

Por convenção consideramos essas três curvas como Tipos I, II e III.

A curva do "Tipo I" descreve a situação na qual a mortalidade é concentrada no final da vida. Muitas populações humanas no mundo desenvolvido e de animais criados em zoológicos apresentam esse perfil de sobrevivência. Observe que, apesar de ser uma curva com os valores de sobrevivência, podemos interpretar o perfil em termos da mortalidade, que neste caso é acentuada quando a população vai ficando mais velha.

Na outra curva, chamada de "Tipo II", a probabilidade de morte permanece constante com a idade, conduzindo a sobrevivência a um declínio linear. Podemos interpretar, por sua vez, que a mortalidade neste caso independe da idade, ou seja, não é maior nas idades mais avançadas nem menor nas idades iniciais da vida dos organismos. Esse é um caso observado, por exemplo, em sementes enterradas no solo de muitas populações de plantas. Após a dis-

persão de sementes e seu enterramento no solo, a viabilidade das sementes vai caindo aos poucos, de maneira constante.

Por fim, na terceira curva, ou do "Tipo III", há uma queda drástica na sobrevivência nos primeiros intervalos de idade, ou, por outro lado, uma alta mortalidade no início. Com o passar do tempo, os indivíduos sobreviventes mantêm-se vivos por longo período de tempo. Uma queda suave nos índices de sobrevivência se observa ao final da vida da população. Muitos peixes marinhos que produzem milhões de ovos, dos quais poucos indivíduos sobrevivem para se transformar em adultos, exibem esse tipo de curva em suas populações.

É importante destacar que determinadas espécies podem apresentar mais de uma curva. Muitas espécies de gramíneas, por exemplo, apresentam a curva de sobrevivência do Tipo III no estádio de plântulas, mas, quando essas plântulas se desenvolvem e se transformam em plantas adultas, a curva do Tipo II passa a prevalecer.

Na Figura 3.7 podemos observar as curvas de sobrevivência para duas populações de cervo *(Odocoileus hemionus)* (Figura 3.8) vivendo nos chaparrais da Califórnia, EUA. A população de alta densidade está numa área com manejo mantida por queimadas controladas, enquanto que a população de baixa densidade está numa área sem manejo, e não queimada há 10 anos. Observe como as duas populações são afetadas diferentemente pelas condições a que estão expostas e as mudanças que estas acarretam no comportamento da sobrevivência de cada uma.

A análise da curva de sobrevivência da população combinada à análise dos parâmetros da tabela de vida permite aos ecólogos de populações terem uma ideia muito boa do comportamento da história de vida de uma população. Analisando essas informações po-

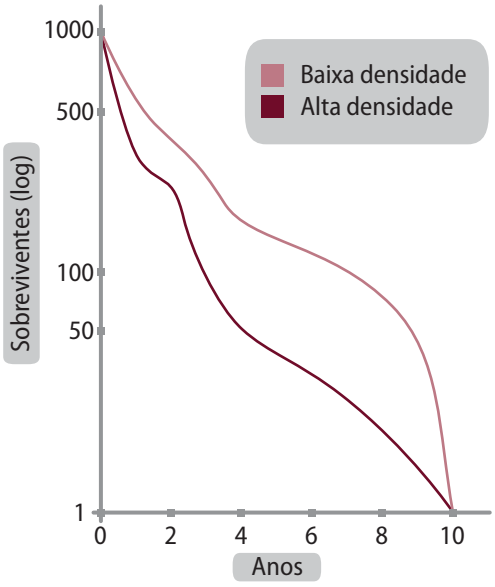



Figura 3.7 – Curvas de sobrevivência para duas populações de cervo (*Odocoileus hemionus*) em condições de manejo e fogo (população de alta densidade – 64 cervos por 2,6 km$^2$) e em condições sem manejo e sem fogo (população de baixa densidade – 27 cervos por 2,6 km$^2$). (Adaptado de: ODUM; BARRET, 2007).

demos tomar decisões, por exemplo, que ajudem determinadas populações a aumentarem suas taxas de sobrevivência, favorecendo um número maior de reproduções bem-sucedidas, que resultem em indivíduos sadios e reprodutivos. Além disso, podemos com essas informações reduzir o número de mortes, por um cuidado maior com as fases iniciais da vida de organismos que por algum impacto antrópico, por exemplo, estão com suas taxas de mortalidade aumentadas. Sob outro ponto de vista, podemos pensar também no controle de populações de espécies introduzidas (ou exóticas) num ambiente sem predadores e competidores específicos, que aumentaram muito suas taxas de reprodução tornando-se danosas ao desenvolvimento de populações de espécies nativas.

Figura 3.8 – Cervo *(Odocoileus hemionus)*.

## Resumo

Neste capítulo foram estudados alguns dos parâmetros populacionais essenciais, como a distribuição etária, a densidade populacional, e a natalidade e mortalidade de populações, e os métodos de estimativa de tamanho populacional mais comuns. Duas abordagens no estudo de tabelas de vida foram ilustradas: as tabelas de vida dinâmicas – que envolvem o acompanhamento de uma coorte com o momento do nascimento conhecido – e as tabelas estáticas – que compreendem "fotos instantâneas" dos sobreviventes em uma população. Também foram apresentados três tipos de curvas de sobrevivência formadas a partir dos desdobramentos das tabelas de vida. A curva do "Tipo I" descreve a situação na qual a mortalidade é concentrada no final do ciclo de vida. Na curva do "Tipo II", a probabilidade de morte permanece constante com a idade, conduzindo a sobrevivência a um declínio linear. Por fim, na terceira curva, ou do "Tipo III", há uma queda drástica na sobrevivência nos primeiros intervalos de idade, ou, por outro lado, uma alta mortalidade no início.

## Leitura recomendada

BEGON, M.; MORTIMER, M. **Population ecology:** a unified study of animals and plants. Oxford: Blackwell, 1986. 220 p. Capítulo 1: Describing populations.

BEGON, M.; TOWNSEND, C.R.; HARPER, J. **Ecologia:** de indivíduos a ecossistemas. Oxford: Blackwell, 2006. 759 p. Capítulo 4: Vida, morte e história de vida.

KREBS, C.J. **Ecology:** the experimental analysis of distribution and abundance. San Francisco: Pearson, s/d. 655 p. Capítulo 8: Population, parameters and demographic techniques.

ODUM, E.P.; BARRET, G.W. **Fundamentos de ecologia.** São Paulo: Thomson Learning, 2007. 612 p. Capítulo 6: Ecologia de populações.

CAPÍTULO 4

CAPÍTULO 4

# Modelos de crescimento populacional

*Neste capítulo serão estudados os principais fatores determinantes de densidade e serão analisados dois modelos de crescimento populacional usados para projetar o crescimento de uma população no futuro e estudar seu comportamento.*

## 4.1 Introdução

Para começar este capítulo, precisamos entender o conceito de estratégias bionômicas (*bíos* = relativo à vida, *nomós* = regra ou lei). As características relativas ao crescimento e à reprodução seriam bionômicas, pois definem o ciclo de vida ou um conjunto de "regras" para reprodução e crescimento. Para estudar essas regras, vamos entender os modelos de crescimento populacional, uma das formas mais tradicionalmente usadas pelos ecólogos para estudar o comportamento de populações do ponto de vista numérico.

## 4.2 Modelos de crescimento populacional

Você deve ter percebido que uma parte da Ecologia de Populações é essencialmente quantitativa e procura descrever o que acontece com as populações em termos demográficos. Para isso, os ecólogos utilizam modelos para simplificar a realidade. Por um lado, buscam-se modelos que façam generalizações, mas, por outro, há uma enorme variação nas estratégias de história de vida dos organismos.

*Segundo Charles J. Krebs, um renomado ecólogo, modelos são "uma declaração verbal ou matemática de uma hipótese". O que ele quer dizer com isso? Pesquise!*

Há um importante ecólogo chamado Robert Levins que em 1968 publicou um artigo em que dizia que o modelo perfeito deveria ser **geral**, **realista**, **preciso** e **simples** ao mesmo tempo. Ele mesmo sabia que isso é impossível, pois generalidade e simplicidade sacrificam a precisão e o realismo de um ***modelo,*** que nada mais

é que uma simplificação da realidade, para facilitar seu entendimento, e que podem gerar formulações que imitam um fenômeno do mundo real.

Podemos encontrar diversos autores explicando o que vem a ser um modelo. Ronaldo Angelini e Luiz Carlos Gomes destacam no livro *O artesão de ecossistemas: construindo modelos com dados* (ANGELINI; GOMES, 2008) que um "modelo matemático é uma representação quantitativa dos processos e trocas que ocorrem num sistema, permitindo seu estudo sem uma análise experimental, isto é, sem impactar o ambiente" e que "o modelo nunca conterá todas as nuances do sistema real, mas deve necessariamente possuir características essenciais do problema a ser resolvido ou descrito".

Sabemos que, apesar de trabalharmos com modelos que carecem de precisão, esses modelos possibilitam a compreensão de **tendências** populacionais básicas. Além disso, como veremos adiante, eles são úteis para entender conceitos como capacidade suporte, regulação populacional, efeitos de dependência de densidade, entre outros.

Em Ecologia há dois tipos básicos de modelos que descrevem matematicamente o crescimento de populações. Muitos alunos, ao abrirem os livros-texto de Ecologia e se depararem com esses modelos, já pressupõem que são modelos complicados e que dificilmente refletem o que ocorre na natureza. Precisamos desmitificar a matemática por detrás desses modelos, pois eles, na verdade, são bastante simples.

Os dois modelos básicos que descrevem o crescimento de populações são o modelo exponencial e o modelo logístico.

Vamos ver a seguir como cada um deles funciona.

### 4.2.1 Crescimento exponencial

Esses modelos básicos assumem algumas condições iniciais, ou premissas. A primeira delas é que estamos lidando com uma única população, em um ambiente simples, e essa população está isolada. Outra característica deste modelo de estudo de crescimento é que

consideramos que ele é independente da densidade, ou seja, consideramos que os processos populacionais não são afetados pela densidade (ou tamanho) corrente da população.

Nessa nossa única população, a variável *N* equivale ao tamanho da população, ou ao seu número de indivíduos. O índice *t* corresponde a um dado tempo *t*. Portanto, $N_t$ será o número de indivíduos da população no tempo t. Por exemplo, suponha que contamos, no início do estudo, 200 indivíduos em uma população de roedores. Voltamos ao local um ano depois e contamos 300 roedores dessa população. Sendo assim, $N_0 = 200$ e $N_1 = 300$. Geralmente, os modelos iniciam considerando um $t = 0$ (tempo inicial).

As unidades de *t* variam conforme o organismo de estudo, sendo geralmente medidas em anos. Assim, $t_1$ é o tempo transcorrido após 1 ano, $t_2$ é o tempo transcorrido após 2 anos e assim por diante. Entretanto, esse tempo pode ser medido em décadas (por exemplo, para as tartarugas marinhas) ou em minutos (para as bactérias ou protozoários, por exemplo).

É importante compreender que o **objetivo do modelo** é prever o tamanho futuro da população ($N_{t+1}$) a partir do tamanho presente ($N_t$).

Lembre-se que no capítulo anterior vimos que os processos populacionais envolvidos no crescimento populacional são nascimento, morte, emigração e imigração. Assim, para prever o tamanho populacional em um momento futuro ($N_{t+1}$) a partir do tamanho presente ($N_t$), poderíamos utilizar a relação abaixo:

$$N_{t+1} = N_t + B - M + E - I$$

Onde $B = nascimentos$, $M = mortes$, $E = emigração$ e $I = imigração$. Vamos voltar às premissas: estamos lidando com uma única população e essa população está isolada. Assim, tanto *E* quanto *I* serão iguais a zero, podendo ser eliminados da equação, resultando na equação abaixo:

$$N_{t+1} = N_t + B - M$$

Para saber a mudança no tamanho da população vamos então representar essa mudança pela diferença entre $N_{t+1}$ e $N_t$:

$$N_{t+1} - N_t = B - M$$

Considerando que $N_{t+1} - N_t$ expressa uma mudança, podemos representar essa mudança por $\Delta N$ [Este símbolo ($\Delta$) é a letra grega delta e lemos então "delta N"], que representa a mudança no número de indivíduos. Esse símbolo $\Delta$ poderia ser usado também para representar uma mudança entre o tempo $t = 0$ e $t = 1$, ou seja, $t_0$ e $t_1$, $\Delta t$.

Considerando essas duas taxas de mudanças, ou seja, da mudança do número de indivíduos ($\Delta N$) e da variação de tempo ($\Delta t$), agora poderíamos calcular a taxa média de mudança no número de organismos por tempo, ou seja, dividir as duas taxas de mudança, $\Delta N / \Delta t$. Essa taxa resultante, entretanto, é uma média, e poderíamos nos perguntar qual seria uma taxa instantânea de crescimento, ou seja, quando $\Delta t$ é tão pequeno que teoricamente teríamos um valor de crescimento num momento qualquer da história de vida daquela população que estamos estudando.

Vamos considerar então que o crescimento da população que estamos querendo modelar é contínuo e que queremos achar um valor dentro de um momento muito pequeno de tempo: isso significa que o intervalo de tempo entre $N_t$ e $N_{t+1}$ é infinitamente pequeno. Para fazer isso matematicamente, é preciso derivar a equação acima e substituir o símbolo $\Delta$ pela letra "d", o que equivale a dizer:

$$dN / dt = B - M$$

Lê-se estritamente: a derivada de $N$ pelo tempo $t$ é igual a nascimentos menos mortes, porém este é um termo técnico e pouco usual. Você deve entender que é a maneira de representar uma taxa de mudança, neste caso a mudança do número de indivíduos pelo tempo. Veja neste caso como é importante ter muito claro o que são, quais são, e quantos são os indivíduos da população em estudo.

Observe que $dN / dt$ é uma maneira de expressar que há uma mudança no número de indivíduos por unidade de tempo.

Lembre-se que no capítulo anterior vimos a diferença entre número de nascimentos e taxa de natalidade, e número de mortes e

taxa de mortalidade. Vamos passar agora a resolver o $B$ e o $M$ da equação acima. Vamos considerar que:

$$B = bN \text{ e } M = mN$$

Onde $b$ é igual à taxa de natalidade instantânea, por indivíduo, e m é igual à taxa de mortalidade instantânea, também por indivíduo.

Assumindo que $b$ e $m$ são constantes, podemos fazer as seguintes relações, substituindo os valores de $B$ e de $M$:

$$dN/dt = B - M \text{ ou } dN/dt = (b-m)N$$

Essa parte da equação acima que está entre parênteses $(b-m)$ vamos chamar de $r$:

$$r = b - m$$

O parâmetro $r$ é também conhecido como **taxa de crescimento instantânea**, ou **taxa intrínseca de crescimento**, ou ainda **parâmetro malthusiano**, ou de Malthus.

Figura 4.1 – Thomas Robert Malthus.

Milicientero Thomas Robert Malthus (Figura 4.1) nasceu em fevereiro de 1766, na Inglaterra, e faleceu em 1834. Ficou conhecido como reverendo, economista e demógrafo, principalmente após ter publicado em 1798, anonimamente, *Um Ensaio sobre a População (An essay on the principle of population)*. Nessa obra ele afirmava que a população crescia em progressão geométrica, enquanto a produção de alimentos aumentava em progressão aritmética. O modelo de crescimento exponencial descreve esse crescimento geométrico.

Esse nosso modelo, sintetizado na equação $dN/dt = rN$, descreve o crescimento exponencial de uma população, sem limitações impostas pela sua densidade ou por seu tamanho. O valor de $r$ determina se uma população vai aumentar exponencialmente ($r > 0$), permanecer constante ($r = 0$) ou diminuir até a extinção ($r < 0$).

De acordo com a equação de crescimento exponencial, as populações naturais crescem exponencialmente, sem limites para o crescimento, como exemplificado na Figura 4.2.

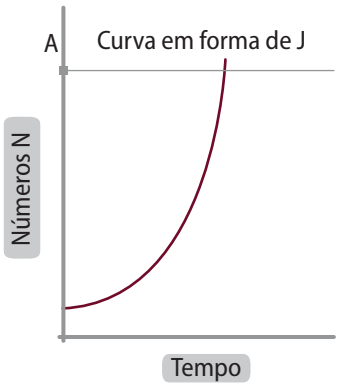



Figura 4.2 – Curva de crescimento exponencial hipotética. (Adaptado de: ODUM; BARRET, 2007).

A equação anterior nos permite medir a taxa de crescimento populacional, mas não o tamanho dessa população. Entretanto, usando cálculo diferencial e integral, podemos expressar a equação de crescimento populacional também pela relação abaixo:

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

Onde $N_0$ é o tamanho da população inicial, $N_t$ é o tamanho da população em um dado tempo $t$ e $e$ é uma constante, base do logaritmo neperiano (aproximadamente igual a 2,717).

Nesse modelo, a população cresce indefinidamente, pois não há efeito de dependência da densidade: isso supõe que não há limitação de recursos para o crescimento da população e que não está ocorrendo competição intraespecífica, ou seja, entre indivíduos da mesma espécie dentro da população.

Figura 4.3 – William Petty.

William Petty (Figura 4.3), um agrimensor inglês que viveu entre 1623-1683, já tentava estudar parâmetros de populações humanas. Ele fez intrigantes estimativas. Considerando que 8 pessoas estavam na Arca de Noé, e que elas abandonaram a arca em 2700 a.C., segundo Petty, a população em sua época, século XVII, seria de 320.000.000. Como agrimensor estimou a área da Terra e então conclui que haveria uma pessoa por hectare, 100.000m$^2$, no mundo. Como precursor de Malthus, ele também não considerava em suas estimativas fatores que poderiam restringir o crescimento de uma população. Esses fatores só foram incluídos muitos anos depois. Volte agora para o item seguinte e aprenda então como fatores limitantes podem influenciar o crescimento populacional.

## 4.2.2 Crescimento logístico

Na natureza sabe-se que há fatores que limitam o crescimento populacional. As populações não crescem exponencialmente, salvo raras exceções, tais como um intervalo de tempo em que se acompanha o crescimento populacional de bactérias em laboratório.

Sabemos que as taxas de natalidade e mortalidade dependem do tamanho da população, ou seja, há um efeito de dependência de densidade. Um número maior ou menor de indivíduos convivendo num mesmo local e usando recursos em comum sofrerá influência nas suas taxas de natalidade e mortalidade. Assim, precisamos inserir alguma modificação em *b* e *m*, de modo a refletir o fato de que a taxa de natalidade *per capita* deve **diminuir** conforme a população cresce e a taxa de mortalidade *per capita* deve **aumentar** à medida que a população cresce. Vamos assumir que essas mudanças em *b* e *m* são lineares.

Uma solução simples para resolver essas modificações seria considerar que agora a nossa taxa de natalidade é dada por um fator *b* modificado, que chamaremos de *b*', e a taxa de mortalidade modificada é dada por *m*'. O que modifica essas taxas são as constantes *a* e *c*:

$$b' = b - aN \text{ e } m' = m + cN$$

Onde *b*' é a taxa de natalidade *per capita*, *m*' é a taxa de mortalidade *per capita*, *b* é a natalidade em condições ideais (sem efeito do crescimento populacional), *m* é a mortalidade em condições ideais, *a* é o efeito da dependência de densidade sobre a natalidade, *c* é o efeito da dependência de densidade sobre a mortalidade e o *N* continua sendo igual ao tamanho da população.

Inserindo $b' = b - aN$ e $m' = m + cN$ na equação de crescimento exponencial, podemos definir uma constante *K*, que é igual a $(b - m)/(a + c)$. Nossa equação ficará então a seguinte:

$$dN/dt = rN(1 - N/K)$$

*Pierre François Verhulst (1804-1849) foi um matemático belga que iniciou o uso do termo "logístico" quando dizia que uma população cresce continuamente, até um limite superior. Na época, Verhulst foi grandemente ignorado por seus colegas e seu modelo só foi "redescoberto" na década de 1920, por Raymond Pearl e Lowell Reed.*

Isso quer dizer que o tamanho (ou densidade) populacional aumenta até alcançar um limite máximo, relativamente estável, que é conhecido como capacidade de carga, ou capacidade suporte, medido pelo fator *K*.

Essa equação é conhecida como equação de crescimento logístico, ou ***equação de Verhulst-Pearl,*** e está representada pela Figura 4.4.

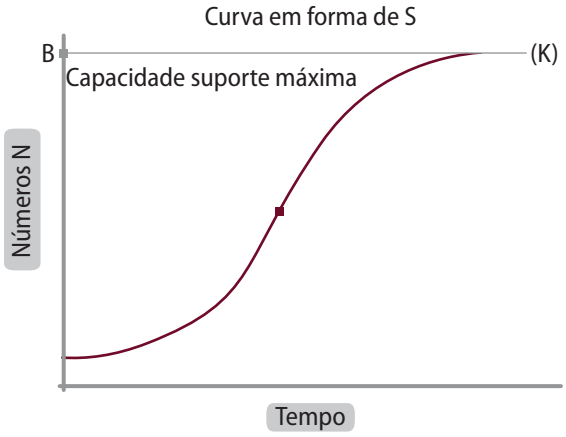



Figura 4.4 – Curva de crescimento logístico. (Adaptado de: ODUM; BARRET, 2007).

Nessa equação, a população para de crescer quando $r$ é igual a zero ou $N$ é igual a zero, mas também quando $N = K$ (capacidade suporte).

O conceito de capacidade suporte vem da Ecologia de Populações e é definido como a densidade populacional que representa um equilíbrio estável. É medido por um parâmetro representado pela letra K e representa o tamanho de uma população que os recursos do ambiente podem manter, sem a tendência de aumentar ou diminuir.

Esse segundo modelo de crescimento populacional aplica-se para situações bastante simplificadas, onde a competição interespecífica, ou seja, entre populações de espécies diferentes, e a dependência da densidade populacional são os fatores preponderantes. Para populações naturais, há flutuações populacionais imprevisíveis, pois os indivíduos são afetados por muitos outros fatores além das interações entre espécies. No mundo real, o parâmetro K deve corresponder muito mais a uma faixa de valores do que a um único valor numérico. Na maioria dos casos, seria de esperar que a maioria das populações seguisse um padrão intermediário, ou seja, hora sofrendo menos limitações, hora sofrendo mais limitações. A Figura 4.5 ilustra esse tipo de padrão.

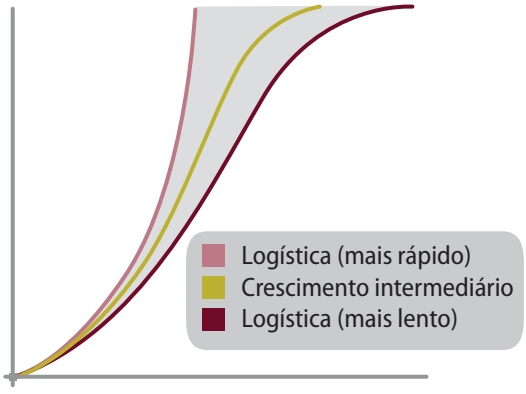



Figura 4.5 – Curva de crescimento exponencial e logístico considerando a parte sombreada que representa a área dentro da qual recaem as formas de crescimento da maioria das populações. (Adaptado de: ODUM; BARRET, 2007).

Apesar dessas limitações para a aplicação prática do conceito de capacidade suporte, a sua essência foi absorvida pelas discussões sobre sustentabilidade ambiental. Algumas definições de sustentabilidade ambiental, por exemplo, preconizam que o desenvolvimento sustentável é aquele em que a melhora na qualidade de vida humana não compromete a capacidade suporte dos ecossistemas.

## Resumo

Neste capítulo foram estudados dois dos modelos mais simples de crescimento populacional. No modelo de crescimento exponencial, lidamos com uma única população, em um ambiente simples, e isolada. Nesse modelo assumimos que o estudo de crescimento é independente de densidade, ou seja, consideramos que os processos populacionais não são afetados pela densidade (ou tamanho) corrente da população. Foi estudado também o modelo de crescimento logístico. Neste caso foi analisado como se dá o comportamento do crescimento quando incluído um fator de dependência de densidade.

## Leitura recomendada

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. **Ecologia:** de indivíduos a ecossistemas. Oxford: Blackwell, 2006. 759 p. Capítulo 4: Vida, morte e história de vida.

KREBS, C. J. **Ecology:** the experimental analysis of distribution and abundance. San Francisco: Pearson, 2000. 655 p. Capítulo 9: Population growth.

ODUM, E. P.; BARRET, G. W. **Fundamentos de ecologia.** São Paulo: Thomson Learning, 2007. 612 p. Capítulo 6: Ecologia de populações.

CAPÍTULO 5

CAPÍTULO 5

# Componentes estruturais e funcionais de comunidades

*Este capítulo tem como objetivo descrever a estrutura de comunidades através de medidas ecológicas como abundância de indivíduos, riqueza de espécies e índices de diversidade. Também pretende oferecer ferramentas para medir a semelhança entre diferentes comunidades e mostrar a distribuição da riqueza de espécies no planeta, tanto em gradientes latitudinais como altitudinais, e quais são os principais fatores, incluindo os fatores bióticos e abióticos, que influenciam na diversidade.*

## 5.1 Medidas de diversidade

Como medir a diversidade de uma comunidade? Para responder a essa pergunta é necessário encontrar medidas que descrevam a grande complexidade de interações que existem entre os seres vivos e que permitam comparar a enorme diversidade biológica. As variações espaciais e temporais da diversidade de espécies estimulam as pesquisas, e as medidas aparecem como indicadoras do bom funcionamento dos ecossistemas.

A descrição de uma comunidade biológica pode ser realizada a partir da **composição** taxonômica das espécies que a compõem, produzindo uma lista de espécies. Isso pode parecer simples, mas é uma tarefa difícil em grupos pouco conhecidos taxonomicamente, como os insetos, entre os quais ainda há muitas espécies desconhecidas para a ciência.

Besouro escarabeíneo

Por exemplo, um estudo realizado no ano de 2008 com besouros escarabeíneos no Parque Municipal da Lagoa do Peri (Florianópolis, Santa Catarina) conseguiu fazer um levantamento de 18 espécies (das quais seis ainda não foram descritas), sendo, portanto, essas espécies as que compõem a comunidade.

Outra forma de descrever uma comunidade é a partir do número de espécies que coexistem dentro da comunidade, conceito conhecido como

**riqueza de espécies**. Pode se pensar que contar o número de espécies de um determinado local seja uma tarefa fácil para o ecólogo, indo a campo e fazendo uma coleta dos organismos ali presentes. Mas, na maioria das vezes, quando é realizada uma amostragem, há espécies que não aparecem na amostra. Assim, para quantificar o número de espécies presentes em um determinado local é fundamental que o desenho amostral seja apropriado, com réplicas em cada amostra, já que o número de espécies vai depender do número de amostras que são colhidas ou do tamanho do hábitat que está sendo explorado. Como exemplo, quando foi realizado o estudo dos escarabeíneos, foi necessário colocar dez pontos de amostragem ao longo de um transecto de 2 km, ou seja, dez réplicas.

Um dos métodos utilizados para saber se o número de coletas realizadas em um local foi suficiente para obter um número de espécies próximo ao que existe realmente consiste na observação das **curvas de acumulação de espécies**. A Figura 5.1 mostra duas curvas de acumulação de espécies em dois hábitats diferentes: comunidade A, com uma riqueza acumulada de sete espécies, e comunidade B, com três espécies no total das dez amostras.

Como se observa na figura, o número de espécies vai aumentando à medida que mais amostras vão sendo colhidas. As espécies comuns são provavelmente registradas em primeiro lugar, e as espécies mais raras serão adicionadas cada vez que aumenta o número de amostras. Por esses motivos, a riqueza de espécies de diferentes comunidades deve ser comparada somente se for baseada em amostras do mesmo tamanho ou de igual intensidade. O pesquisador deve amostrar até que o número de espécies alcance um valor constante, formando um platô na curva de acumulação, obtendo assim uma suficiência amostral. Essa suficiência de amostragem pode ser observada na comunidade B da Figura 5.1, em que na sétima coleta já se atinge o total de três espécies da comunidade.

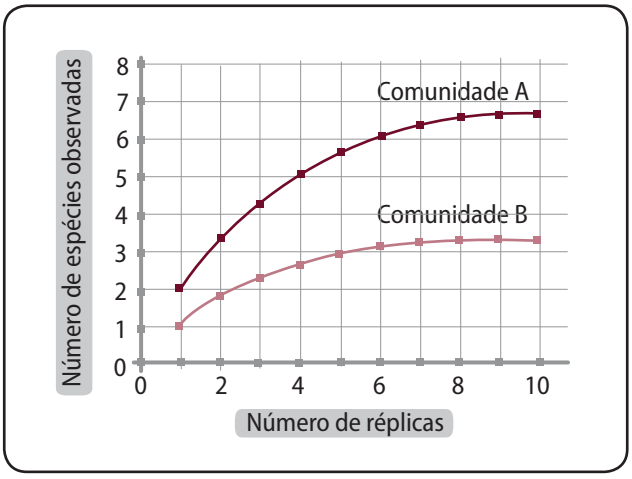



Figura 5.1 – Curva de acumulação de espécies, ou curva do coletor.

Descrever a comunidade somente a partir do número de espécies não leva em conta se

as espécies estão distribuídas entre um grande número de indivíduos ou entre poucos. Assim, para resolver essa questão, os ecólogos inventaram **índices de riqueza** que observam o número de espécies em relação ao total de indivíduos amostrados, ou abundância total. Esses índices aumentam à medida que o número de espécies é maior em relação ao número total de indivíduos em um hábitat determinado.

**Índices de riqueza de espécies**

Índice de Margalef: $D = (S - 1) / \ln N$

Índice de Menhinick: $D = S / \sqrt{N}$

onde $S$ é o número de espécies e $N$ é o número total de indivíduos.

Seguindo o exemplo dos besouros escarabeíneos, as coletas realizadas dentro do parque em um ambiente conhecido como "Morro" teve uma riqueza ( $S$ ) de 16 espécies e uma abundância ( $N$ ) de 1491 indivíduos, obtendo um índice de riqueza de Margalef de 2,05. Já o ambiente "Lagoa" teve uma riqueza um pouco menor, com 14 espécies em 1200 indivíduos, obtendo um índice de riqueza de Margalef de 1,83.

Um aspecto importante da estrutura de uma comunidade é ignorado quando a composição da comunidade é descrita simplesmente em termos do número de espécies presentes em relação à abundância total de indivíduos: **algumas espécies são abundantes e outras são raras!** É conhecido na natureza que existem espécies que têm muitos indivíduos (conhecidas como espécies abundantes) e outras que têm poucos indivíduos (espécies raras). Por isso, além da riqueza, análises complementares incluem a construção de **diagramas de distribuição de abundância**, com a abundância relativa de cada uma das espécies, que é uma ferramenta útil para observar e comparar comunidades.

A Figura 5.2 mostra a distribuição de abundância de espécies de besouros escarabeíneos em ambas as áreas, "Morro" e "Lagoa". Este diagrama foi construído organizando as espécies de acordo com a sua abundância, da mais abundante à mais rara, sendo possível ob-

servar duas espécies muito abundantes, várias espécies com abundância intermediária e finalmente várias espécies raras, com um número de indivíduos muito pequeno.

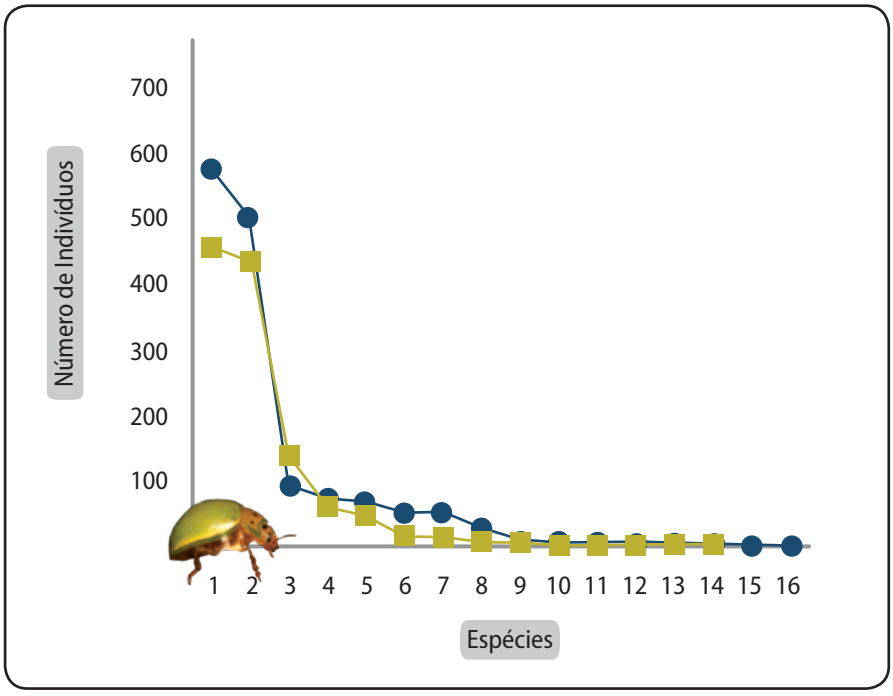



Figura 5.2 – Distribuição de abundância das espécies de besouros escarabeíneos no Parque Municipal da Lagoa do Peri em duas áreas ("Morro" e "Lagoa"). Observe a grande abundância das duas primeiras espécies e a grande quantidade de espécies que têm poucos indivíduos.

Com base na constatação de que em uma comunidade sempre existem espécies mais abundantes que outras, os ecólogos constroem esses diagramas a partir do número de indivíduos, da área coberta por indivíduos sésseis ou da biomassa com que cada espécie contribui para a comunidade.

Os métodos que descrevem comunidades e que são baseados na estrutura da comunidade, ou seja, na distribuição de abundância das espécies, utilizam toda a informação acumulada na comunidade, sendo uma descrição matemática mais completa dos dados. Assim, existem descritores conhecidos como **índices de diversidade**, que, em geral, são utilizados para conjuntos de organismos similares (taxocenose) em várias localidades que diferem em alguma característica ambiental. Comunidades com o mesmo número de espécies podem ter distribuições de abundân-

cia diferentes, sendo uma mais equitativa que a outra, ou seja, suas espécies possuem abundâncias similares. Comunidades com uma equitabilidade maior são, portanto, mais diversas; assim, riqueza e equitabilidade combinam-se para determinar a diversidade de uma comunidade.

Os índices de diversidade mais utilizados incluem o índice de Simpson e o índice de Shannon-Wiener, dos quais o de Simpson é mais sensível a mudanças nas espécies mais abundantes e o de Shannon-Wiener é mais sensível a mudanças nas espécies raras da comunidade, sendo mais utilizado em programas de manejo e conservação.

**Índices de diversidade**

Índice de Simpson: $D = 1/\sum pi^2$

Índice de Shannon-Wiener: $H' = -\sum pi \log_2 pi$,

onde $pi$ é a proporção de indivíduos da $i$-ésima espécie.

Seguindo nosso exemplo, após calcular a proporção de indivíduos para cada espécie em relação ao total de indivíduos coletados em cada ambiente, é possível calcular os índices de diversidade de Shannon da comunidade de besouros escarabeíneos do ambiente "Morro" ($H' = 2{,}41$) e do ambiente "Lagoa" ($H' = 2{,}16$), os quais mostram que a comunidade do primeiro ambiente é mais diversa.

O ecólogo Whittaker, em 1972, classificou diferentes **níveis de diversidade:** a diversidade Alfa ($\alpha$) é aquela que se refere à diversidade local de uma comunidade; a diversidade Beta ($\beta$) é uma medida da diferença (ou da semelhança) entre comunidades de hábitats diferentes, em termos da variação de espécies encontradas neles; e a diversidade Gamma ($\gamma$) diz respeito à diversidade regional, incluindo a riqueza de espécies do conjunto de comunidades que integram uma paisagem.

Assim, para medir a similaridade entre comunidades são utilizadas **medidas de similaridade,** que analisam a $\beta$-diversidade. São grandezas numéricas que quantificam o grau de associação

ou semelhança entre pares de localidades ou entre momentos diferentes. Essas medidas recebem o nome de índices de similaridade e são independentes do tamanho amostral e do número de espécies, aumentando desde um número mínimo fixo (zero, nenhuma similaridade) até um máximo (um ou cem, similaridade total), que representa que as duas comunidades são iguais. Os **índices de similaridade** (ou coeficientes) podem ser **binários**, incluindo somente os dados de presença/ausência das espécies, sem levar em conta a abundância, se as espécies são raras ou comuns; ou podem ser **quantitativos**, incluindo as medidas de abundância relativa das espécies.

### Índices de similaridade

**Binários:**

Coeficiente de Jaccard: $S_j = \frac{a}{a+b+c}$

Coeficiente de Sorensen: $S_s = \frac{2a}{2a+b+c}$

*onde:*

- $a$ é o número de espécies em comum, que existem em ambas as comunidades analisadas (1 e 2);
- $b$ é o número de espécies que existem na amostra 1 e que não existem na amostra 2;
- $c$ é o número de espécies que existem na amostra 2 e que não existem na amostra 1.

Esses índices variam de 0 (sem similaridade) a 1 (iguais).

**Quantitativos:**

Porcentagem de similaridade:

$$P = \sum \text{mínimo}\,(P_{1i}, P_{2i})$$

*onde:*

- $P$ = % similaridade entre amostra 1 e 2;
- $P_{1i}$ = % da espécie i na amostra 1 da comunidade;
- $P_{2i}$ = % da espécie i na amostra 2 da comunidade.

Esse índice varia de 0 (sem similaridade) a 100 (iguais) e é muito utilizado.

Cada comunidade é padronizada em porcentagem, as abundâncias relativas somam 100% em cada amostra.

A similaridade, calculada pelo coeficiente de Jaccard, entre as comunidades de besouros do nosso exemplo foi de 0,66 (ou, dito de outra forma, foi de 66%), já que houve 12 espécies em comum nas duas áreas ($a$), quatro espécies que só foram coletadas na área "Morro" ($b$) e duas espécies que só apareceram na área "Lagoa" ($c$) ($S_j = 12/12+4+2$).

A porcentagem de similaridade calculada entre as comunidades das duas áreas foi de 84,7%. Esse alto valor indica uma grande se-

melhança na composição e na abundância relativa das espécies de ambas as comunidades.

## 5.2 Padrões de diversidade em gradientes

O conhecimento da distribuição espacial da riqueza de espécies é essencial para priorizar esforços de conservação. Assim, entender os padrões de diversidade no planeta ao longo de gradientes espaciais é de fundamental importância. Mas antes disso devemos nos perguntar quantas espécies existem ou quantas espécies já foram descritas pela ciência. Atualmente, temos o registro de mais de 1 milhão e meio de espécies, embora esse número represente menos de 15% da estimativa da real riqueza existente. A maior parte dessa diferença é dada pela falta de conhecimento dos invertebrados, principalmente do grupo megadiverso dos insetos (veja a Tabela 5.1).

**Tabela 5.1 – Número de espécies descritas por grupo taxonômico e estimativa global. (Adaptado de: COX; MOORE, 2009).**

| Grupo taxonômico | Número de espécies descritas | Estimativa global | Porcentagem conhecida do grupo |
|---|---|---|---|
| Insetos | 950.000 | 8.000.000 | 12 |
| Fungos | 70.000 | 1.000.000 | 7 |
| Aracnídeos | 75.000 | 750.000 | 10 |
| Vírus | 5.000 | 500.000 | 5 |
| Nematódeos | 15.000 | 500.000 | 3 |
| Bactérias | 4.000 | 400.000 | 1 |
| Plantas vasculares | 250.000 | 300.000 | 83 |
| Protozoários | 40.000 | 200.000 | 20 |
| Algas | 40.000 | 200.000 | 20 |
| Moluscos | 70.000 | 200.000 | 35 |
| Crustáceos | 40.000 | 150.000 | 27 |
| Vertebrados | 45.000 | 50.000 | 90 |
| **Total** | **1.604.000** | **12.250.000** | |

Os fatores que afetam a riqueza de espécies no planeta podem ser divididos em abióticos e bióticos. Entre os **fatores abióticos**, os mais importantes estão relacionados a fatores geográficos como latitude, altitude e profundidade (em ambientes aquáticos).

Os **gradientes latitudinais** apresentam um aumento na riqueza de espécies dos polos para os trópicos, sendo este aumento observado em muitos grupos taxonômicos, tanto em hábitats terrestres como marinhos e de água doce. Um exemplo disso pode ser observado na Figura 5.3, que mostra o gradiente latitudinal na riqueza de espécies de borboletas "rabo-de-andorinha" em diversos continentes, existindo um maior número de espécies nas regiões tropicais e uma gradual diminuição em direção às regiões polares do planeta.

Explicações para entender esse padrão envolvem fatores climáticos, já que a temperatura e os regimes hídricos dos trópicos levam a uma grande produção de biomassa, havendo um aumento da produtividade dos polos para o equador. Além disso, os regimes luminosos em áreas tropicais, desde o chão até o dossel, conduzem a uma elevada riqueza em espécies vegetais e animais. Outra explicação para o aumento de riqueza em regiões tropicais envolve fatores bióticos, de interação entre espécies, já que a maior intensidade de predação nos trópicos, com predadores mais especializados, reduz a importância da competição e aumenta a sobreposição de nichos.

Os **gradientes altitudinais** apresentam, em geral, um decréscimo da riqueza de espécies com o aumento da altitude, o que pode ser explicado tanto por fatores climáticos (diminuição da tempera-

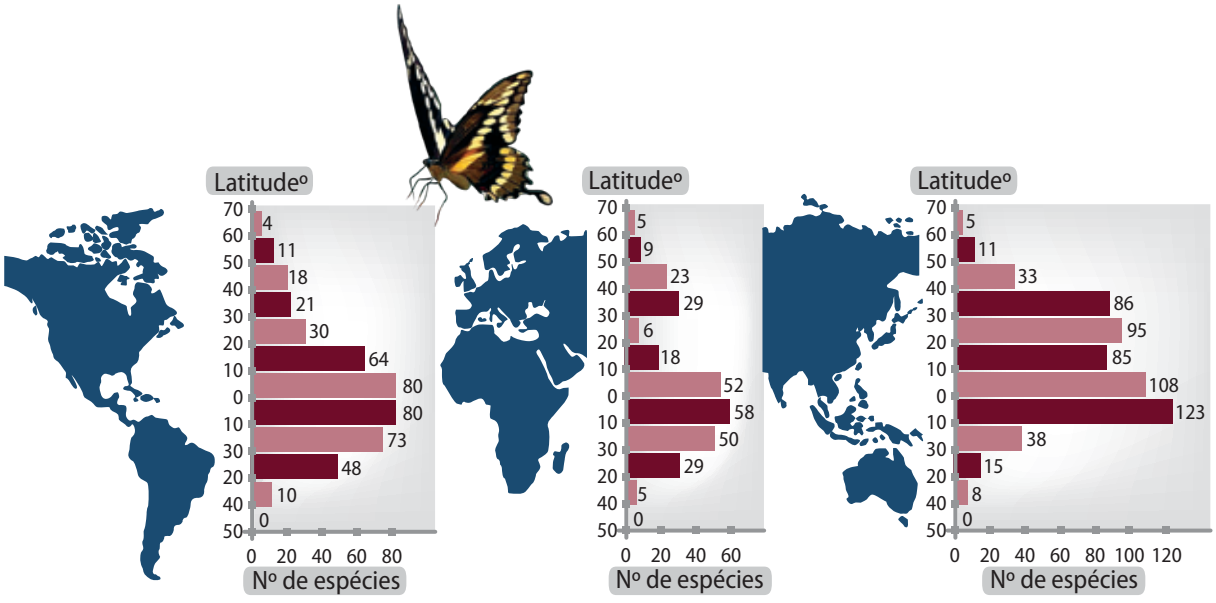



Figura 5.3 – Riqueza de espécies de borboletas *Papilionidae* (conhecidas como "rabo-de-andorinha", ou "espadinha") ao longo de gradientes latitudinais em vários continentes. (Adaptado de: COX; MOORE, 2009).

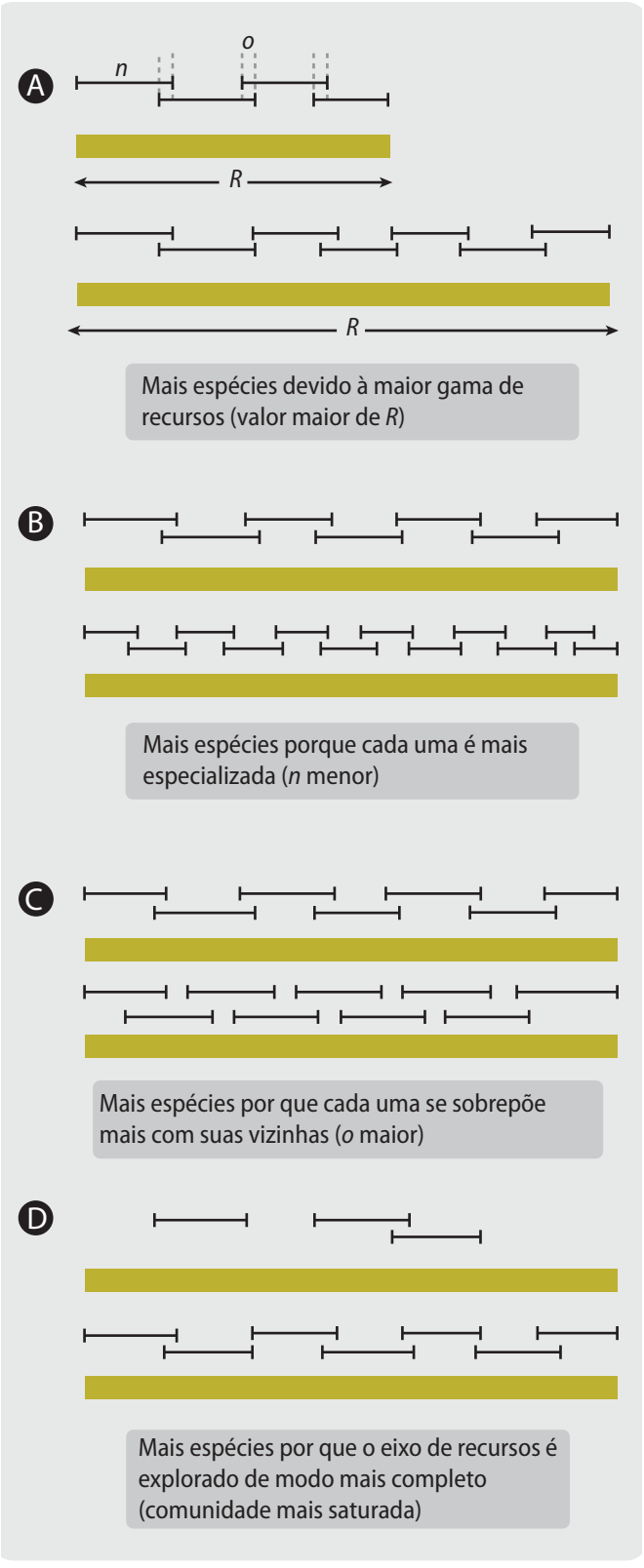



Figura 5.4 – Modelos de riqueza de espécies. Cada espécie usa uma parte "***n***" dos recursos ("***R***"), sobrepondo-se a outras espécies em um grau "***o***". (Adaptado de: BEGON et al., 2006).

tura) como pela disponibilidade de recursos, já que em regiões elevadas as áreas ocupadas pelas espécies são menores e mais isoladas.

Os **gradientes de profundidade** em ambientes aquáticos atuam de forma semelhante ao gradiente terrestre altitudinal na mudança da riqueza de espécies, havendo menor quantidade de espécies nas profundidades do que em águas superficiais. Em lagos maiores, o fundo do ambiente é frio, escuro e pobre em oxigênio. Já no ambiente marinho, as plantas encontram-se na zona fótica, onde podem realizar fotossíntese (cerca de 30 m), de modo que há uma diminuição da riqueza com a profundidade.

Dentre os **fatores bióticos** que podem influenciar a quantidade de espécies em um determinado local, vários processos ecológicos podem vir a aumentar a riqueza de espécies, os quais podem estar relacionados com o aumento da quantidade de recursos; a maior especialização; a maior sobreposição de nichos; ou a exploração mais completa dos recursos. Esses modelos de aumento de riqueza de espécies são apresentados na Figura 5.4.

Outro fator biótico importante na riqueza de espécies dentro de uma comunidade é a influência da **heterogeneidade espacial**, ou arquitetônica, gerada pelos próprios organismos. Podemos esperar que ambientes mais heterogêneos contenham mais espécies, já que proporcionam uma maior variedade de micro-hábitats, uma gama mais ampla de microclimas, mais refúgios contra predadores, etc. Na prática, há um aumento da amplitude do recurso (equivalente à Fi-

gura 5.4a): quanto mais heterogêneo for o ambiente, maior será a quantidade de recursos distribuídos em um mosaico de hábitats.

Um exemplo do aumento de riqueza em relação ao aumento da complexidade ambiental pode ser observado na Figura 5.5, que mostra a relação entre o número de espécies de aves e o número de camadas da vegetação estratificada de uma floresta tropical úmida, com maior quantidade de espécies de aves nas áreas da floresta onde há maior cobertura vegetal.

Outro fator que deve ser levado em conta quando observamos o número de espécies em um determinado local é a relação entre a riqueza e o **tamanho da área**. Esse fator é muito importante quando pensamos no tamanho das áreas que precisamos manter para a conservação da biodiversidade, como áreas de proteção e Unidades de Conservação.

A teoria do equilíbrio de biogeografia de ilhas (MACARTHUR; WILSON, 1967) mostra que tanto o tamanho de uma "ilha" como o grau de isolamento exercem importantes papéis na riqueza de espécies, podendo ser considerados "ilhas" os topos das montanhas, os fragmentos de florestas, os locais com tipos geológicos particu-

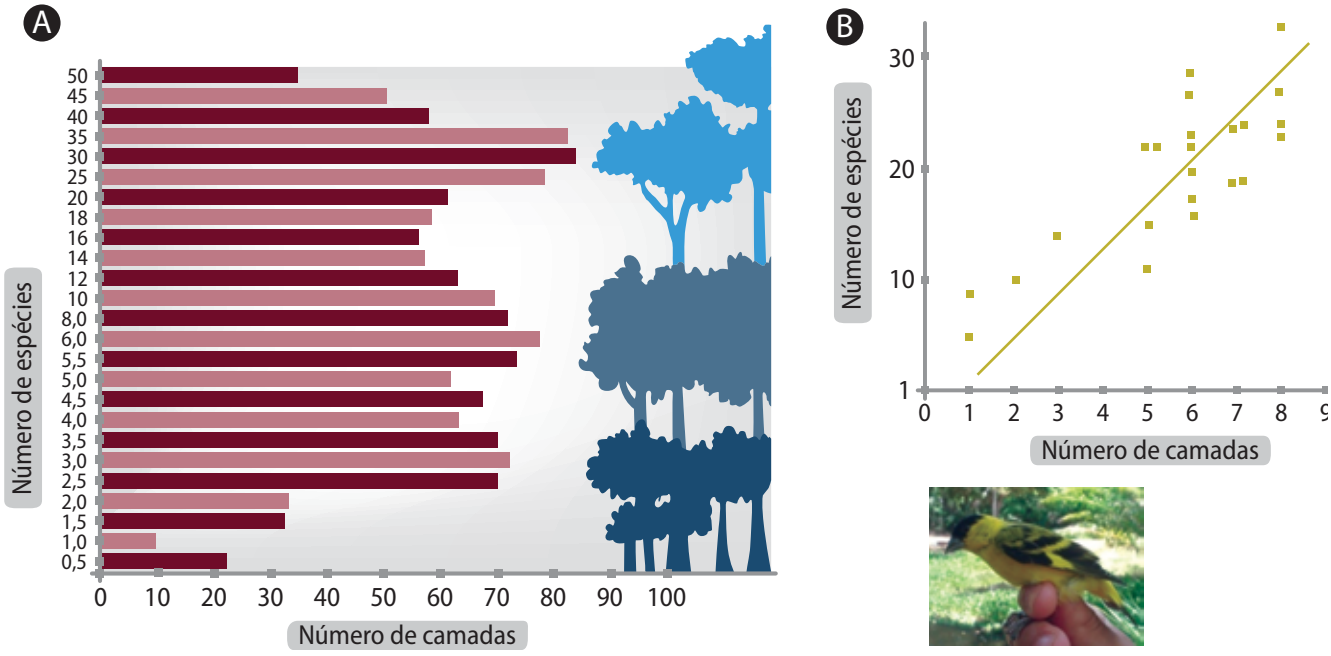



Figura 5.5 – (a) Perfil de uma floresta tropical úmida com os percentuais de cobertura dos dosséis registrados em diferentes alturas sobre o solo. (b) Relação entre o número de espécies de aves e o número de camadas da vegetação estratificada.

lares, etc. A teoria prediz que o **número de espécies** existentes em ilhas **decresce** de acordo com a **diminuição do tamanho** da área e o **aumento do isolamento**. O isolamento é maior quanto maior for a distância da ilha até o continente ou de um fragmento isolado de floresta até uma área fonte de espécies. Nessa teoria existe um balanço dinâmico entre migração e extinção, já que as espécies vão se extinguindo e recolonizando as ilhas através da migração.

A **taxa de imigração** será elevada se uma ilha está vazia, já que qualquer indivíduo que chegar será uma nova espécie. A taxa chega a zero quando todas as espécies do continente (ou da fonte) estão presentes na ilha (Figura 5.6. a). Já a **taxa de extinção** é menor quanto menor for a riqueza, já que quando não há espécies na ilha, a taxa é próxima a zero (Figura 5.6 b). Quando aumenta a riqueza, cresce a taxa de extinção, já que aumenta a exclusão competitiva. Portanto, a taxa de extinção é maior em ilhas pequenas, pois as populações serão menores.

Reunindo os efeitos da imigração e da extinção, a teoria de biogeografia de ilhas permite estimar que a riqueza de espécies obtém um equilíbrio dinâmico onde as curvas se sobrepõem ( $S^*$ ) (Figura 5.6 c). Abaixo deste ponto de equilíbrio $S^*$, a riqueza aumenta, já que a imigração excede a extinção, e acima de $S^*$ a riqueza diminui, uma vez que a extinção excede a imigração.

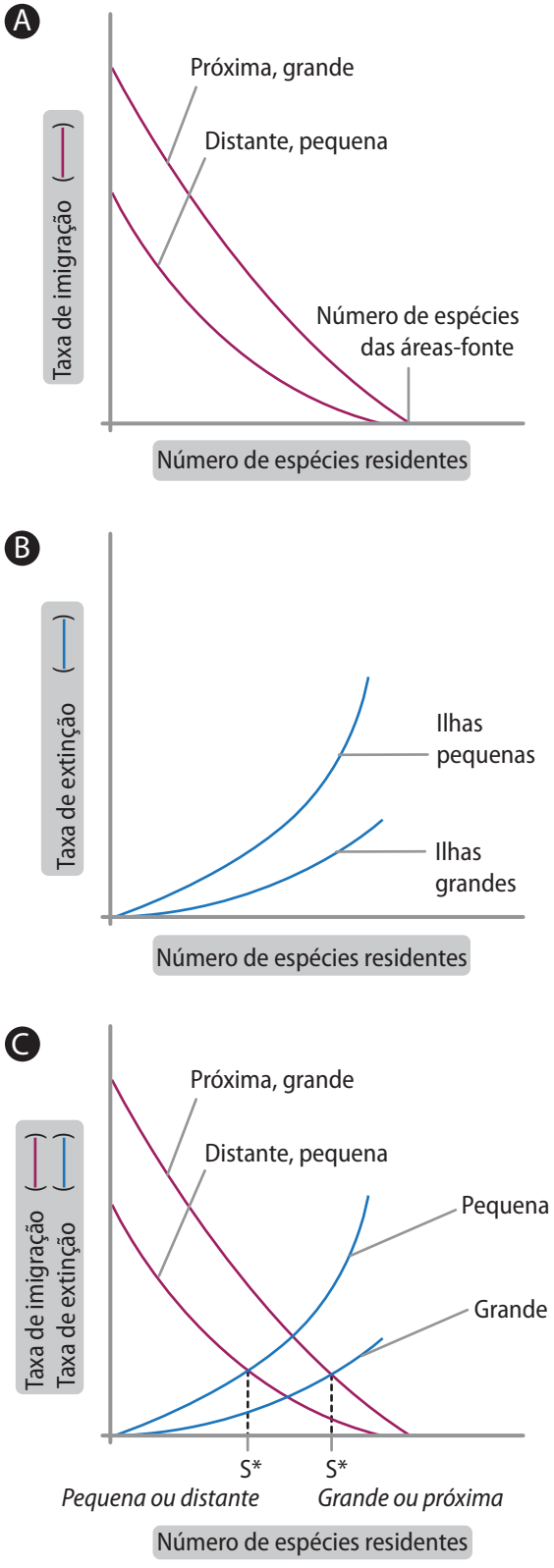



Figura 5.6 – (a) Relação entre a taxa de imigração e a riqueza de espécies em ilhas de tamanho pequeno (ou distantes) e de tamanho grande (ou próximas ao continente). (b) Relação entre a taxa de extinção e a riqueza de espécies em ilhas de tamanho pequeno (ou distantes) e de tamanho grande (ou próximas ao continente). (c) Teoria de biogeografia de ilhas, mostrando os pontos de equilíbrio do número de espécies residentes em ilhas pequenas e grandes. (Modificado de: TOWNSEND; BEGON; HARPER, 2006).

Sabemos que a **taxa de extinção** é atualmente mil vezes maior que nos períodos passados da Terra. A fauna ameaçada no Brasil inclui uma enorme quantidade de espécies, de insetos a mamíferos. A principal atividade humana que coloca as espécies em risco de extinção é a destruição da natureza, que degrada e fragmenta os hábitats, aumentando assim o isolamento e diminuindo o tamanho das áreas de vida dos organismos. O desafio da conservação da biodiversidade é reduzir as pressões negativas sobre as espécies e seu hábitat e, com isso, aumentar a sua probabilidade de sobrevivência.

As previsões da teoria são que a riqueza de espécies em uma ilha se torna constante ao longo do tempo, e esta constância é resultado da substituição de espécies, com a extinção de algumas e imigração de outras. Assim, ilhas grandes (ou fragmentos grandes) suportam maior riqueza, e a riqueza de espécies diminui com o grau de isolamento. No caso de fragmentos de florestas, o grau de isolamento entre áreas pode diminuir consideravelmente com a presença de corredores ecológicos entre elas, provocando uma maior taxa de imigração e favorecendo a riqueza de espécies.

O conceito de **biodiversidade** procura referir e integrar toda a imensa variedade que encontramos em organismos vivos, nos mais diferentes níveis, incluindo os genes, que pertencem aos organismos, que compõem as populações, que pertencem a espécies, cujos conjuntos formam comunidades e que fazem parte dos ecossistemas. Tão importante quanto esses componentes é a maneira como eles estão organizados e como interagem. Assim, as interações e os processos entre os organismos, as populações, as comunidades e os ecossistemas fazem preservar sua estrutura.

## Resumo

Neste capítulo aprendemos a diferenciar a composição de uma comunidade e a estrutura de uma comunidade, sendo esta última descrita a partir de medidas ecológicas, como o número de indivíduos (abundância), o número de espécies (riqueza) e a relação entre ambos (índices de diversidade). Além disso, estudamos uma forma de comparar comunidades, utilizando medidas de similaridade, e observamos quais são os fatores que afetam a riqueza de espécies: entre os fatores abióticos descrevemos os gradientes latitudinais e altitudinais (em ambientes terrestres) e de profundidade (em ambientes aquáticos); entre os fatores bióticos, descrevemos como a complexidade do ambiente, criada pelos próprios organismos, pode aumentar o número de espécies e como o tamanho da área pode diminuir o número de espécies que podem viver em um local devido à competição. Finalmente, vimos a importância desses fatores no desafio da conservação de espécies em vias de extinção.

## Leitura recomendada

COX, C. B; MOORE, P. D. **Biogeografia:** uma abordagem ecológica e evolucionária. Rio de Janeiro: LTC, 2009. 398 p. Capítulo 3: Padrões de biodiversidade.

TOWNSEND, C. R.; BEGON, M. HARPER, J. L. **Fundamentos em ecologia.** Porto Alegre: Artmed, 2006. 592 p. Capítulo 10: Padrões na riqueza em espécies.

TOWNSEND, C. R.; BEGON, M. HARPER, J. L. **Fundamentos em ecologia.** Porto Alegre: Artmed, 2006. 592 p. Capítulo 14: Biologia da Conservação.

CAPÍTULO 6

CAPÍTULO 6

# Conceito de nicho

*Este capítulo tem por objetivo definir o nicho ecológico das espécies, diferenciar os conceitos de nicho fundamental e efetivo e compreender a importância da diferenciação de nicho entre espécies coexistentes, que possibilita o aumento da diversidade de espécies em comunidades.*

## 6.1 Definição e histórico

O conceito de **nicho** é um dos pilares do pensamento ecológico, já que fornece uma ideia, um conceito, que resume as tolerâncias e necessidades de um organismo. Assim, para compreender a distribuição e a abundância de uma espécie devemos conhecer sua história, os recursos necessários, as suas taxas de natalidade, mortalidade e migração, as relações intra e interespecíficas e os efeitos das condições ambientais.

Elton, em 1933, utilizou inicialmente a palavra nicho para descrever como um organismo vive, ou seja, seu modo de vida. A expressão nicho ecológico é frequentemente mal empregada, sendo confundida com o local onde o organismo vive, ou seja, seu hábitat. Na verdade, cada hábitat proporciona nichos muito diferentes para diferentes organismos. Hutchinson, em 1957, se referiu ao nicho como as maneiras pelas quais a tolerância e a necessidade interagem na definição de condições e recursos necessários a um indivíduo ou a uma espécie, a fim de cumprir seu modo de vida.

Por exemplo, se a temperatura limita o crescimento e a reprodução dos organismos, sendo que eles toleram faixas diferentes de temperatura, essa faixa é **uma dimensão** do nicho ecológico (Figura 6.1 a). Como existem muitas dimensões do nicho de uma espécie, o nicho real de uma espécie é multidimensional, assim considera-se o nicho como um hipervolume n-dimensional (duas dimensões na Figura 6.1 b e três dimensões na Figura 6.1 c).

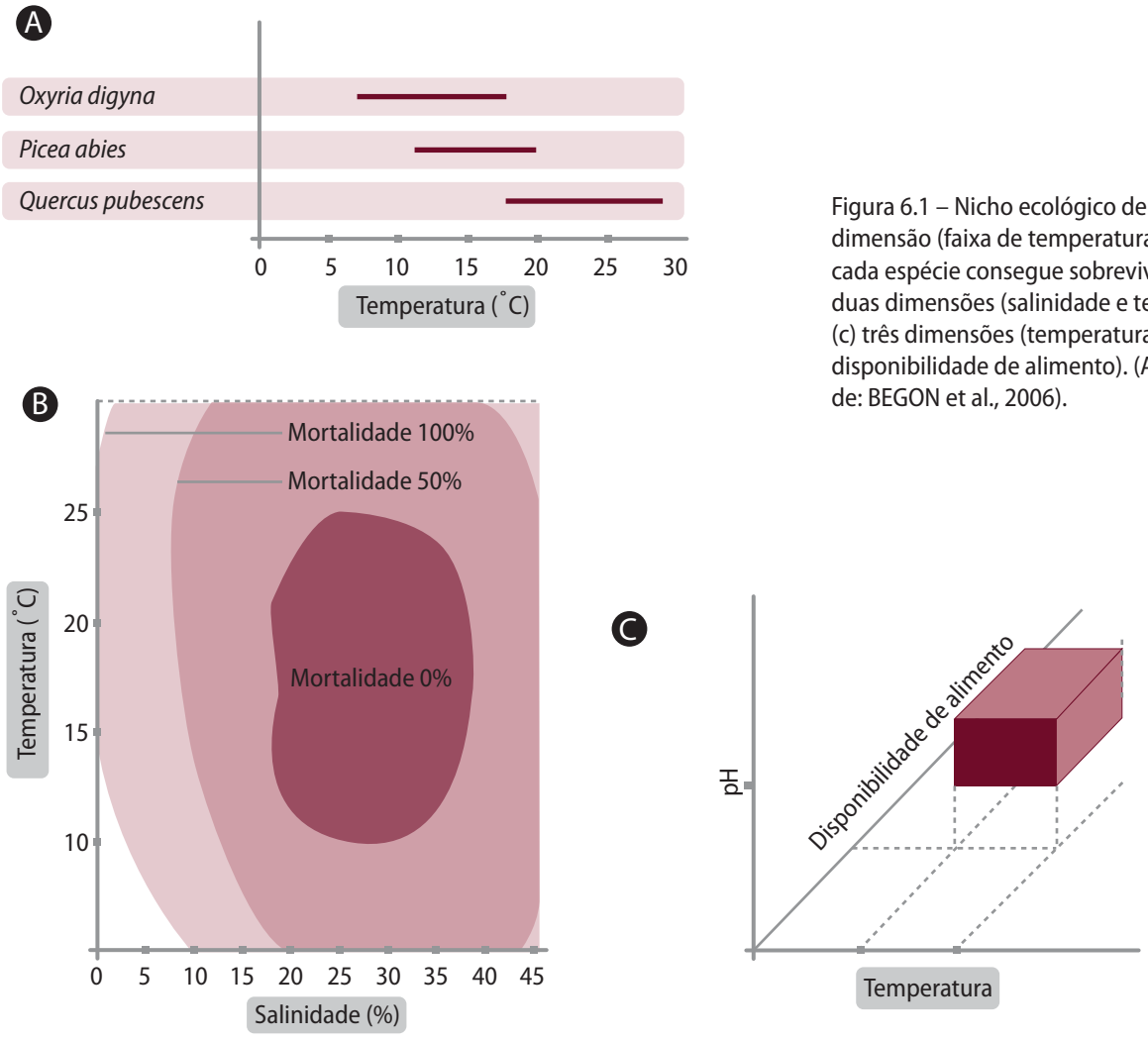



Figura 6.1 – Nicho ecológico de: (a) uma dimensão (faixa de temperatura na qual cada espécie consegue sobreviver); (b) duas dimensões (salinidade e temperatura); (c) três dimensões (temperatura, pH e disponibilidade de alimento). (Adaptado de: BEGON et al., 2006).

Uma espécie pode potencialmente ocorrer e persistir em um determinado local desde que haja certas condições dentro de limites aceitáveis e, além disso, o local contenha todos os recursos necessários à espécie. Vale lembrar que o ambiente não é uniforme nem homogêneo, sendo um mosaico de manchas de hábitats. Assim, para uma espécie, algumas manchas são adequadas para viver, e outras não. Consequentemente, a maioria das populações está dividida em subpopulações de indivíduos que vivem em manchas homogêneas de hábitat adequado, separadas de outras subpopulações por áreas de hábitats desfavoráveis.

## 6.2 Nicho fundamental e nicho efetivo

O **nicho fundamental** descreve o intervalo de condições e recursos dentro dos quais os indivíduos da espécie podem persistir. O **nicho efetivo** é o espectro mais limitado de condições e recursos que permitem a permanência da espécie, mesmo na presença de competidores e predadores.

Para que uma espécie ocorra em um determinado hábitat, ela deve ser capaz de chegar ao local (imigração e colonização) e sua ocorrência não deve ser impossibilitada pela ação de indivíduos de outras espécies que competem com ela ou que são seus predadores. Assim, uma espécie, em geral, tem um nicho mais amplo na ausência de competidores e predadores.

O **princípio de exclusão competitiva** prevê que, se duas espécies competidoras coexistem em um ambiente estável, elas assim procedem como resultado da diferenciação dos nichos, ou seja, da diferenciação de seus nichos efetivos.

As principais previsões das teorias de competição são: os competidores potenciais que coexistem em uma comunidade devem exibir diferenciação de nicho; esta diferenciação de nicho deve se manifestar como diferenciação morfológica; dentro de uma comunidade é improvável a coexistência de competidores com pouca (ou sem) diferenciação de nicho. Assim, as distribuições espaciais devem ser associadas de forma negativa.

Contudo, se não houver diferenciação ou se o hábitat a impedir, uma das espécies competidoras eliminará ou excluirá a outra. Portanto, a exclusão ocorre quando o nicho efetivo do competidor superior preenche por completo aquelas partes do nicho fundamental do competidor inferior que são fornecidas pelo hábitat.

### 6.2.1 Evidências de competição em padrões morfológicos

**Guilda**
Grupo de espécies que exploram de maneira semelhante a mesma classe de recursos ambientais.

A diferenciação de nicho é refletida na diferenciação morfológica entre espécies pertencentes a uma **guilda.**

Guildas de animais que competem fortemente ao longo de uma única dimensão do nicho tendem a exibir diferenças regulares

em tamanho do corpo, que facilitam a partição de recursos entre elas. Por exemplo, podemos observar que espécies de felinos que coexistem na Mata Atlântica apresentam diferenças no tamanho corporal entre as espécies, diferenciando os recursos que podem utilizar para alimentação. Também é possível que o tamanho dos aparatos de alimentação varie entre espécies coexistentes, como é amplamente conhecido entre espécies de aves, aumentando a partição de recursos.

Regra de Hutchinson (1959): razão de tamanho entre espécies coexistentes. Hutchinson catalogou muitos exemplos de sequências de potenciais competidores, tanto de vertebrados quanto de invertebrados, nas quais espécies adjacentes tinham razão de peso de duas vezes entre elas. Exemplos como pombas-cucos, mamangavas, mustelídeos e mesmo fósseis de braquiópodes.

Muitos casos de partição de recursos têm sido mostrados experimentalmente, mas existem estudos em alguns grupos que mostram que a partição de recursos pode não ser algo tão importante na estruturação das comunidades. Um importante ecólogo atual, Strong (1982), trabalhando com besouros da família *Chrysomelidae* em ambientes tropicais, mostrou que 14 espécies coexistem como adultos em folhas da planta *Heliconia*, alimentando-se do mesmo alimento e vivendo no mesmo hábitat, sem que haja qualquer evidência de segregação. Entre as espécies não houve comportamento agressivo, não há especificidade de hospedeiro e o alimento não é limitante, mas, sim, há predação e parasitismo!

Besouro crisomelídeo

Além disso, sabemos que os ambientes em geral são um mosaico de hábitats favoráveis e desfavoráveis às espécies, e as manchas em mosaico com frequência só estão disponíveis temporariamente. Assim, mesmo quando ocorre competição interespecífica entre duas espécies, ela nem sempre chega até a conclusão (exclusão competitiva). Os sistemas não alcançam necessariamente o equilíbrio e os competidores superiores nem sempre dispõem de tempo para excluir os competidores inferiores. Portanto, é necessário considerar também como a competição interespecífica é influenciada pelo ambiente inconstante ou imprevisível.

## 6.3 Sobreposição e diferenciação de nichos entre espécies coexistentes

Os ecólogos MacArthur e Levins, em 1967, e May, em 1973, fizeram as seguintes perguntas: existe um grau mínimo de diferenciação de nichos que deva ser superado para a ocorrência de uma coexistência estável de duas espécies? Ou, formulado de outra maneira, existe um limite para a semelhança de espécies coexistentes? O modelo de **sobreposição de nichos** consiste em imaginar três espécies competindo por um recurso, sendo que cada espécie possui seu nicho efetivo próprio representado por uma curva de utilização de recursos, como mostrado na Figura 6.2.

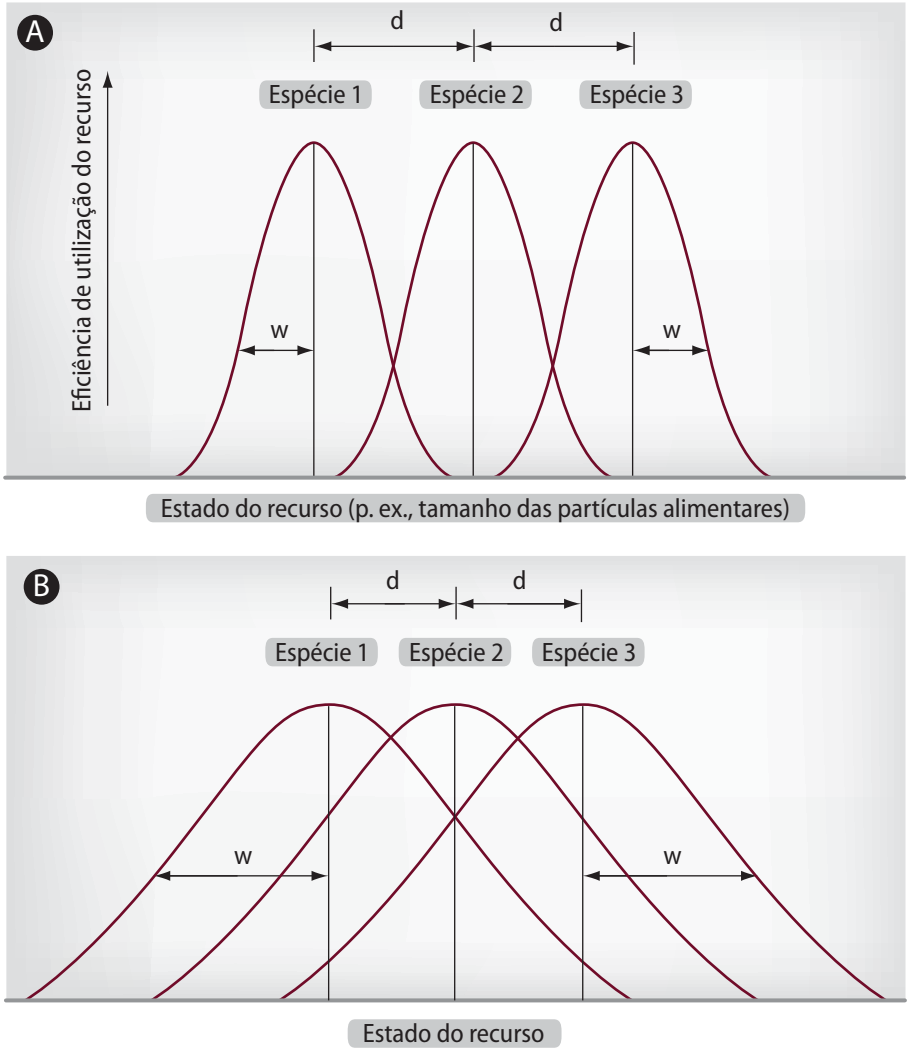



Figura 6.2 – Modelo de sobreposição de nichos entre espécies coexistentes, em que "*d*" é a distância entre as curvas e "*w*" é o desvio padrão das curvas. (a) nichos estreitos com pouca sobreposição (*d*>*w*) indicam pequena competição interespecífica; (b) nichos mais amplos, com maior sobreposição (*d*<*w*), indicam competição intensa.

O modelo mostra as curvas de utilização do recurso das três espécies que coexistem competindo por um único recurso, em que "*d*" é a distância entre os picos de curvas adjacentes e "*w*" é o desvio padrão das curvas. A taxa de consumo de cada espécie é máxima no centro do seu nicho e cai até zero em ambas as extremidades. Quanto mais as curvas de utilização de recursos das espécies adjacentes se sobrepõem, tanto mais as espécies competem. Assim, a coexistência seria possível quando a relação distância/desvio padrão (*d*/*w*) fosse maior que 1.

Mas isso não é uma regra da natureza como um todo, já que por causa da heterogeneidade espacial, a competição de exploração e a diferenciação de nicho não constituem toda a história quando se trata de coexistência entre competidores.

A **diferenciação de nichos** pode ser efetuada de muitas maneiras, incluindo a partição de recursos ou a utilização preferencial dos recursos por parte de uma espécie (o que pode ser observado quando espécies que vivem no mesmo hábitat utilizam partes diferentes do recurso). Além disso, os recursos utilizados por espécies ecologicamente similares podem estar separados espacialmente (observa-se na diferenciação de micro-hábitats ou de distribuição geográfica); também a disponibilidade de recursos pode estar separada no tempo (por exemplo, em distintas horas do dia ou estações do ano) e nas condições ambientais, sendo que duas espécies podem utilizar os mesmos recursos, mas sua capacidade é influenciada pelas condições ambientais.

Essa diferenciação envolve diversas dimensões do nicho, e as espécies podem ocupar posições similares ao longo de uma dimensão e diferir em outra dimensão. Isso tem sido experimentalmente demonstrado para diversas guildas, como lagartos, morcegos, carnívoros, diferentes grupos de insetos, árvores, etc.

Cada espécie deve ser capaz de se manter em um intervalo estreito de hábitats, aos quais ela está melhor adaptada. Essa relação foi detalhada observando-se ilhas e regiões continentais vizinhas, comparando níveis de diversidade: as ilhas em geral têm menos espécies, mas frequentemente têm maiores densidades, o que se denomina ***liberação ecológica.*** Assim, populações em regiões com poucas espécies apresentam liberação ecológica.

*Onde ocorrem menos espécies, cada uma delas vai ser mais abundante e viver em mais hábitats, tendo um nicho efetivo maior.*

As relações entre os nichos das espécies proporcionam uma medida informativa da organização estrutural das comunidades. Cada comunidade pode ser pensada como possuindo um espaço de nicho total dentro do qual os nichos de seus membros devem se ajustar. Dentro desse espaço, acrescentar ou remover espécies têm consequências, já que os nichos das espécies podem se expandir ou comprimir. Esse é o caso das espécies invasoras, as quais provocam uma forte desestruturação das comunidades devido às suas vantagens competitivas, ocupando o nicho de espécies nativas, podendo levá-las à extinção. A expressão "oportunidade de nicho" descreve o potencial de um ambiente em permitir que uma espécie invasora tenha sucesso, sendo que espécies cujos nichos englobam áreas com ocupação humana são facilmente transportadas para novas regiões, onde tenderão a ser depositadas em hábitats semelhantes.

A diversidade de espécies e a diversidade de nichos estão estreitamente relacionadas. Uma comunidade com maior diversidade de espécies frequentemente tem uma maior diversidade de nichos e maior variedade de papéis ecológicos das espécies (ou funções). Um exemplo disso pode ser observado em riachos, como no esquema mostrado na Figura 6.3, na qual se observa que, à medida que o rio aumenta de tamanho, aumenta a diversidade de nichos, há mais recursos, mais hábitats e maior variedade de itens alimentares, o que se reflete nas comunidades locais, com maior diversidade alfa.

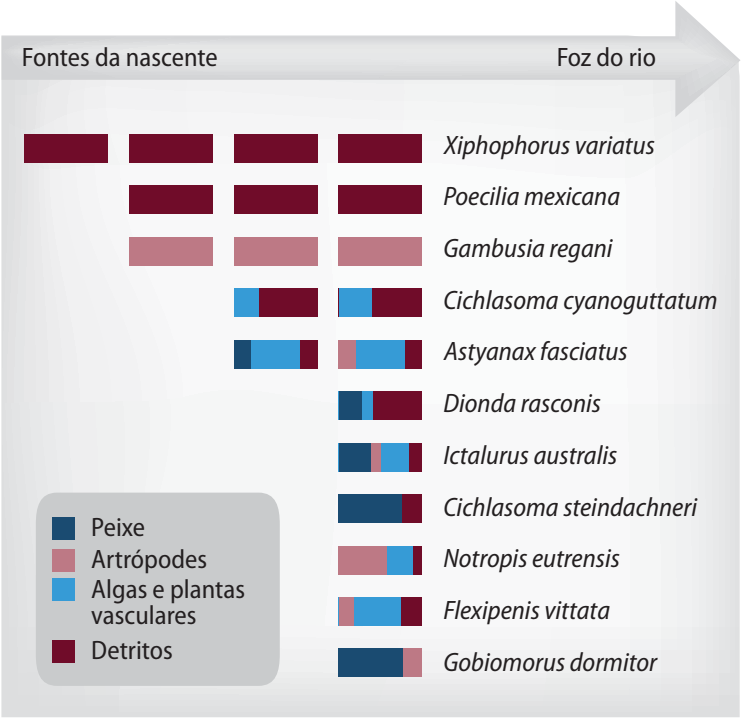



Figura 6.3 – Relação entre a diversidade de espécies e a diversidade de nichos em um riacho do México, desde a nascente até a foz. Os peixes apresentam um número maior de papéis ecológicos nas comunidades mais diversas. (Modificado de: RICKLEFS, 2003).

## Resumo

Neste capítulo foi explicado que o conceito de nicho ecológico de uma espécie envolve as condições e os recursos dentro dos quais os indivíduos dessa espécie podem sobreviver, sendo cada uma das variáveis consideradas uma dimensão do nicho. Foi visto que as diferenças de nicho entre espécies que vivem juntas podem ser observadas a partir de diferenças morfológicas, sendo discutida a influência da competição na estruturação das comunidades. Foi mostrado que a diferenciação de nichos entre espécies pode ocorrer por partição de recursos ou por separações espaciais ou temporais entre as espécies. Finalmente, foi observado que comunidades com maior diversidade de espécies frequentemente têm uma maior diversidade de nichos, com maior variedade de funções ecológicas das espécies.

## Leitura recomendada

BEGON;, M. M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. **Ecologia**: de indivíduos a ecossistemas. Oxford: Blackwell, 2006. 759 p. Capítulo 19: A influência de interações populacionais na estrutura de comunidades.

# CAPÍTULO 7

CAPÍTULO 7

# Influência da competição, da predação e da perturbação na estrutura de comunidades

*Este capítulo tem por objetivo analisar os processos populacionais que influenciam a estrutura de comunidades, como a competição, a predação e o parasitismo. Após a compreensão das pressões exercidas por esses fatores, pretende-se incorporar esses conceitos nas teorias de complexidade e estabilidade de diversas comunidades.*

## 7.1 Influência da competição na estrutura de comunidades

A competição interespecífica atua de forma central na modelagem de comunidades, tanto na formação como na estruturação delas. O **princípio de exclusão competitiva** prevê que, se duas ou mais espécies competem por recursos limitados, uma delas permanecerá e as outras se extinguirão. No capítulo anterior afirmamos que a diferenciação de nichos pode ser efetuada de diversas maneiras, desde a partilha de recursos, passando pelas separações espaciais e temporais, ou dependendo de certas condições ambientais. Na prática, a competição pode ser analisada através de experimentos de remoção ou adição de espécies em uma comunidade, monitorando as respostas das outras espécies. Mas atualmente existem críticas ao papel fundamental que a competição ocuparia na estruturação da comunidade. Sabemos que, mesmo quando a competição é intensa, ainda assim as espécies coexistem.

A natureza de mosaico do ambiente e o comportamento de agregação de espécies tornam a coexistência possível, sem diferenciação de nichos. Portanto, mesmo sendo uma força importante na estruturação da comunidade, afetando a abundância relativa das espécies, a competição não é **determinante** na composição de espécies da comunidade.

Existem visões em relação à organização e à estruturação de comunidades que dão mais importância à competição e à diferencia-

ção de nicho, enquanto outras atribuem mais importância a forças como predação e perturbação (e também o parasitismo pode ter consequências na comunidade). A maioria das comunidades provavelmente está organizada por uma **mistura de forças**, embora suas importâncias relativas possam variar de acordo com as condições abióticas.

## 7.2 Influência da predação na estrutura de comunidades

### 7.2.1 O efeito dos pastadores

A herbivoria, ou pastejo, pode promover um aumento da riqueza de espécies em áreas com pastadores, processo conhecido como **coexistência mediada pelo consumidor**. Na ausência do herbívoro, a riqueza de espécies pode diminuir devido à superioridade competitiva de uma das espécies que eram consumidas, levando à exclusão competitiva de outras. Experimentos sobre a comunidade vegetal pastejada por bois e zebus mostram que, em pastagens nativas, mais espécies vegetais ocorrem em níveis intermediários de herbivoria. Também em ambientes aquáticos esse é um processo conhecido: Paine, no ano de 2002, mostrou que a exclusão de macro-herbívoros de um costão rochoso, como ouriços-do-mar, quítons e lapas, causou o colapso de uma comunidade composta de várias espécies de algas macroscópicas, levando à monocultura de uma única espécie de alga, que foi dez vezes mais produtiva do que sua equivalente pastejada.

Mas a coexistência mediada por consumo não é universal: uma revisão reunindo 44 trabalhos sobre os efeitos do pastejo sobre a riqueza de espécies de plantas (em ambientes aquáticos e terrestres) mostrou que o resultado é fortemente dependente da situação em que o estudo é feito, se em falta ou em abundância de nutrientes. O pastejo parece afetar a riqueza de espécies em direções opostas em ecossistemas pobres em nutrientes, com menor riqueza de espécies em altas intensidades de pastejo, ou em ecossistemas ricos, com maior riqueza de espécies em altas intensidades de pastejo.

### 7.2.2 O efeito dos carnívoros

Predadores também podem reduzir a dominância competitiva das suas presas, produzindo uma **coexistência mediada por predação** e aumentando assim a riqueza de espécies da comunidade. Um exemplo disso são os trabalhos realizados por Paine (1966) em zonas entre marés, medindo o efeito da influência de um carnívoro de topo sobre a estrutura das comunidades. Durante anos, foram removidas as estrelas-do-mar (*Pisaster ochraceus*) de um trecho de 8 x 2 m de um costão rochoso, as quais eram predadoras de cracas, mexilhões, quítons, gastrópodes pastadores e um búzio carnívoro. Mantendo um sítio de controle próximo de forma inalterada, foi possível medir as consequências da remoção do predador, as quais foram: 1. uma espécie de craca (*B. glandulase*) se estabeleceu; 2. posteriormente, uma espécie de mexilhão passou a dominar o local; 3. com exceção de uma espécie, todas as outras espécies de algas desapareceram.

A remoção do predador teve como consequência final para a comunidade uma redução do número de espécies, de 15 para 8 espécies. A principal influência da estrela-do-mar parece ser a disponibilização de espaço para espécies subordinadas competitivamente. Ela deixa uma área livre de cracas e de mexilhões que de outra forma deslocariam outras espécies por meio de competição por espaço. Portanto, na comunidade original há uma **coexistência mediada pelo consumidor**.

Em ecossistemas terrestres, o efeito dos carnívoros também foi estudado por Kullberg e Ekman, no ano 2000. Eles pesquisaram as comunidades de aves em nove ilhas da Escandinávia e observaram que, nas cinco ilhas onde não existe uma espécie de coruja predadora, habitava somente uma espécie de chapim (*Parus ater*). As ilhas que tinham a presença da coruja apresentavam duas espécies a mais de chapim. Provavelmente, *P. ater*, a menor espécie em tamanho, é superior na competição por exploração de alimentos; as outras duas espécies têm vantagens por meio de interferência competitiva em sítios de forrageio, sendo menos afetadas por predação da coruja do que *P. ater*. Portanto, corujas reduzindo a dominância competitiva do chapim são responsáveis pela **coexistência mediada por predação**.

Entretanto, mais uma vez, um aumento na riqueza de espécies por meio de predação não é universal. Diversos estudos envolvendo aves que predam gafanhotos, roedores que predam besouros e lagartos que predam aranhas mostram que os predadores, geralmente, reduzem a riqueza de espécies ou não a afetam. Como foi visto no caso dos pastadores, a maneira pela qual a riqueza de presas responde à predação dependerá da intensidade da predação e da **produtividade** do ecossistema.

### 7.2.3 O efeito do parasitismo

Parasitos podem levar espécies hospedeiras sensíveis à extinção. Por exemplo, a extinção de cerca de 50 % da fauna endêmica de aves da ilha do Havaí tem sido atribuída a patógenos de aves. Assim como os pastadores e os carnívoros, os parasitos também podem causar efeitos na estrutura de comunidades.

Por exemplo, em riachos, as ***larvas do tricóptero,*** possuem um **papel-chave** na comunidade (KOLHER, 1992), forrageando as algas e mantendo-as em níveis baixos, com consequências negativas para outras espécies herbívoras dos riachos. Mas o tricóptero está sujeito a surtos esporádicos de um microparasito altamente específico, que resultam na redução de sua densidade durante anos. Um colapso do tricóptero provocado pelo parasito teve como consequência um aumento do recurso alimentar, o que levou a um crescimento da abundância de diversos herbívoros, havendo assim o aumento de mais uma espécie. Aumentaram a riqueza e a equitabilidade, portanto houve um aumento da diversidade, o que constitui um caso de **coexistência mediada por parasitos**.

***Glossosoma nigrior,*** *vista interna da larva e aparência externa.*

Exemplos de coexistência mediada por parasitos em ecossistemas terrestres são muitos. Por exemplo, o parasito causador de malária infecta duas espécies de lagarto do gênero *Anolis* no Caribe. Uma das espécies é dominante, bem distribuída na ilha, mas é mais suscetível à infecção pelo parasito, e as duas espécies de lagarto só coexistem onde o parasito está presente.

Portanto, predadores seletivos podem aumentar a riqueza de espécies em uma comunidade se a presa preferida é um competidor dominante e em situações em que a produtividade da comunidade

é alta. Predadores generalistas podem causar aumento da riqueza por meio da promoção de coexistência mediada pelo consumo. O papel de predadores e parasitos na determinação da estrutura de comunidades pode ser menos importante onde as condições abióticas são mais severas.

## 7.3 Influência da perturbação na estrutura de comunidades

Os efeitos de animais sobre a comunidade se estendem além dos animais envolvidos diretamente no consumo de suas presas. Alguns animais criam perturbações que modificam a estrutura física do ambiente. Eles são chamados de "**engenheiros ecológicos**", e suas atividades produzem maior heterogeneidade no local, incluindo sítios para o estabelecimento de novos colonizadores e para a ocorrência de microssucessões, provocando um aumento na riqueza das comunidades. Exemplos disso são os animais fossoriais, ou cavadores de túneis, como minhocas, porcos-espinhos; os construtores de montículos, como formigas e cupins; e os carnívoros, modificando o solo quando se movem ou cavam, além de criar mosaicos com seus detritos.

*Uma espécie cuja remoção produz um grande efeito, como extinção, ou forte mudança na densidade de outra espécie.*

Existem outras influências **indiretas**, já que algumas espécies são mais fortemente entrelaçadas na estrutura de uma comunidade do que outras: são as ***espécies-chave.*** O uso inicial do nome "espécie-chave" se referia a um predador de topo, mas atualmente se aceita que ocorra em outros níveis tróficos. Uma definição mais estrita diz que uma espécie-chave é uma espécie cujo impacto é desproporcionalmente grande em relação a sua abundância (POWER et al., 1996). Dessa forma, as espécies-chave têm um papel decisivo na conservação da diversidade.

## 7.4 Complexidade e estabilidade de comunidades

Como já foi discutido, as maneiras pelas quais as interações entre as populações podem moldar as comunidades envolvem as interações entre espécies **do mesmo nível trófico** (competição) e

as interações entre espécies **de diferentes níveis tróficos** (pastejo, predação, parasitismo).

Assim, a influência de uma espécie se ramifica, de modo que os efeitos de um carnívoro sobre sua presa herbívora podem ser sentidos por:

1. qualquer população vegetal que seja consumida pelo herbívoro;
2. por outros predadores e parasitos do herbívoro;
3. por outros consumidores da planta;
4. pelos competidores do herbívoro;
5. pelos competidores da planta;
6. e pela infinidade de espécies conectadas na teia alimentar!

### 7.4.1 Efeitos indiretos nas teias alimentares

Efeitos inesperados em estudos experimentais com remoção de uma espécie revelam a complexidade do funcionamento de uma teia alimentar. Lembre que a importância ecológica das teias alimentares já foi vista no item 4.6 do livro *Introdução à Ecologia*. Motivos de manejo de espécies podem ser o controle biológico de uma praga ou a erradicação de uma espécie exótica invasora.

Na Figura 7.1, podemos observar exemplos de interações dentro de uma teia alimentar em ilhas, com três espécies interagindo: gatos (superpredadores, ou predadores de topo, alimentando-se tanto dos ratos como dos filhotes das aves), ratos (predadores de ovos das aves) e aves (presas). Quando as três espécies estão presentes, podem coexistir, mas sem o predador de topo, a presa se extingue.

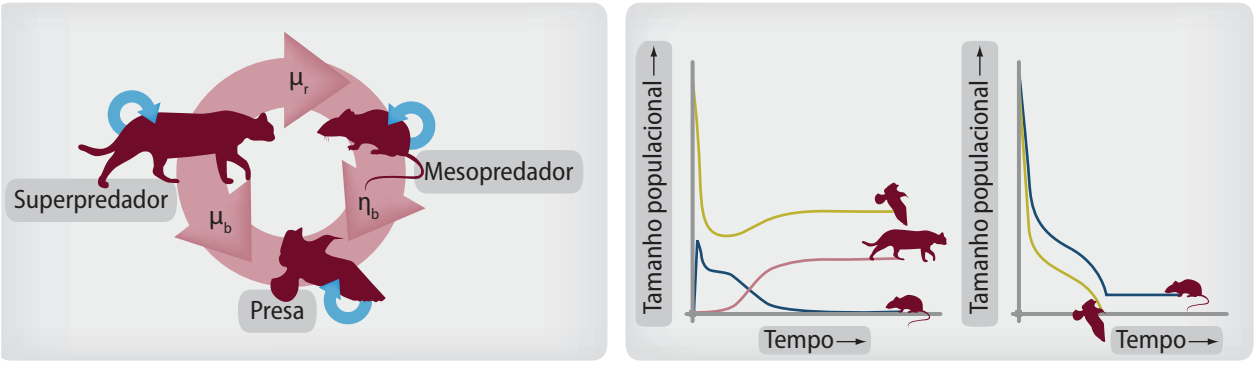



Figura 7.1 – Representação de um modelo de interação em que um predador de topo (gatos) preda mesopredadores (ratos) e presas (aves) dentro de uma teia alimentar em ilhas. As três espécies coexistem, mas sem o predador de topo, as aves se extinguem. (Adaptado de: COURCHAMP et al., 1999).

## 7.4.2 Cascatas tróficas

As cascatas tróficas são vistas em geral a partir do topo, começando do nível trófico mais alto. Se os predadores controlam a abundância dos pastejadores, dizemos que esses estão sujeitos ao controle "**de cima para baixo**" ("*top-down*"). Esse controle domina em sistemas com poderosas cascatas tróficas. Se a abundância é determinada pelos recursos, os predadores são sujeitos ao controle "**de baixo para cima**" ("*bottom-up*"), como no caso dos detritívoros, que não têm controle do fornecimento do recurso; outro exemplo são os consumidores de néctar e sementes.

As cascatas tróficas ocorrem quando um predador **reduz a abundância da sua presa**, o que tem **efeito cascata no nível trófico abaixo**. Os efeitos na abundância, na biomassa e na diversidade dos níveis tróficos inferiores dependerão dos consumidores; assim, os recursos das presas (em geral plantas) aumentam em abundância. Um predador de topo pode reduzir a abundância de um predador intermediário, que permite o aumento da abundância de um herbívoro, levando a um decréscimo na abundância vegetal.

Em um sistema com quatro níveis tróficos, sujeito a uma cascata trófica, podemos esperar que a abundância de predadores de topo e de herbívoros sejam correlacionadas, assim como dos carnívoros primários e dos vegetais.

Qual seria então a importância da estrutura das teias alimentares sobre a dinâmica, a estabilidade e a persistência das comunidades naturais? Na prática, observa-se que: o número de níveis tróficos e de guildas aumenta com a riqueza de espécies da comunidade; o número de conexões também aumenta com a riqueza; e o número de relações de alimentação por espécie é independente da riqueza de espécies (ou seja, o número de interações de cada espécie) é independente da riqueza total.

Assim, a diversidade está associada à complexidade da comunidade!

Elton, em 1958, a partir de observações teóricas e empíricas, pensou que a maior complexidade de uma comunidade levaria a uma maior estabilidade frente a um distúrbio. Já MacArthur (1955) sugeriu que quanto maior o número de rotas de energia passando pela comunidade, menos mudariam as densidades das espécies em resposta a uma mudança. Posteriormente, o modelo de May (1972) sugere que a **complexidade leva à instabilidade**.

*Pares de espécies que interagem.*

May descreveu as teias alimentares por três parâmetros: o número de espécies, a ***conectância,*** e a intensidade das interações.

Ele propôs que o aumento desses três parâmetros faz aumentar a instabilidade, mas cada um deles representa um aumento na complexidade.

## Complexidade *versus* estabilidade na prática

O que esperamos observar na natureza são: **comunidades complexas e frágeis** em ambientes estáveis e previsíveis; **comunidades simples e robustas** em ambientes variáveis e imprevisíveis. Além disso, podemos esperar que as perturbações provocadas pelo homem tenham seus efeitos mais pronunciados sobre comunidades complexas e dinamicamente frágeis de ambientes estáveis, as quais são relativamente pouco sujeitas às perturbações.

O efeito é menor sobre comunidades robustas e simples, de ambientes variáveis, sujeitas às perturbações naturais. Os ambientes estáveis são capazes de manter espécies especializadas que não existiriam em ambientes onde os recursos flutuassem muito. Em ambientes estáveis as populações estarão sujeitas a um grau de seleção **k** relativamente alto (capacidade competitiva alta, sobrevivência alta, rendimento reprodutivo baixo). Essas populações serão resistentes a perturbações, mas uma vez perturbadas terão pouca capacidade de resiliência ou recuperação. Em ambientes variáveis elas estarão sujeitas a um grau de seleção r relativamente alto, com pouca resistência e resiliência mais alta. Esses aspectos da estabilidade já foram vistos no item 3.4 do livro *Introdução à Ecologia*.

## Resumo

Neste capítulo analisamos a importância das interações entre espécies na estrutura de comunidades, indo além das relações entre espécies do mesmo nível trófico e suas interações competitivas e incorporando na discussão as relações entre espécies de diferentes níveis tróficos, em interações de herbivoria, predação e parasitismo. Assim, foi observado que a predação pode promover um aumento na riqueza de espécies de uma comunidade, ao proporcionar a coexistência entre espécies do nível trófico inferior, que na ausência do predador poderiam provocar exclusão competitiva. Foram também estudados os efeitos de espécies-chave dentro da comunidade, as quais estão fortemente ligadas a outras e cuja ausência pode provocar grandes desequilíbrios ecológicos, incluindo as cascatas tróficas em sistemas controlados "de cima para baixo" (ao contrário dos sistemas controlados pelos recursos, ou "de baixo para cima"). Finalmente, esses fatores foram relacionados com a complexidade e estabilidade das comunidades.

## Leitura recomendada

BEGON, M. M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. **Ecologia**: de indivíduos a ecossistemas. Oxford: Blackwell, 2006. 759 p. Capítulo 19: A influência de interações populacionais na estrutura de comunidades.

BEGON, M. M.; TOWNSEND, C. R. HARPER, J. **Ecologia**: de indivíduos a ecossistemas. Oxford: Blackwell, 2006. 75 9p. Capítulo 20: Teias alimentares.

CAPÍTULO 8

CAPÍTULO 8

# Sucessão ecológica

*Este capítulo tem por objetivo descrever os mecanismos envolvidos na sucessão ecológica, envolvendo as respostas das comunidades frente às perturbações. Pretende discriminar sucessão primária e secundária e apresentar os principais modelos de sucessão.*

## 8.1 Respostas das comunidades às perturbações

Assim como a importância relativa das espécies varia no espaço, os padrões de abundância mudam ao longo do tempo. Uma espécie ocorrerá em um local em um momento determinado se: for capaz de alcançar uma localidade; existir condições e recursos apropriados; não for impedida por competidores, predadores e/ou parasitos.

Existem padrões de mudanças em uma comunidade que acontecem após uma ***perturbação.***

*Evento discreto que remove organismos ou interfere na comunidade por falta de espaço ou de recursos alimentares ou por mudanças no ambiente físico. As perturbações são comuns, podendo ter causas naturais ou antropogênicas, como ventos fortes, aberturas de clareiras em florestas, etc.*

De acordo com as relações competitivas exibidas pelas espécies componentes, existem dois tipos de resposta das comunidades às perturbações: respostas controladas por **fundação** ou por **dominância**.

### 8.1.1 Comunidades controladas por fundação

Se a comunidade é controlada por fundação, **todas as espécies são boas colonizadoras** e possuem **a mesma capacidade competitiva**, portanto dentro de uma mancha aberta por uma perturbação espera-se que ocorra uma loteria competitiva, e não uma sucessão previsível. Cada vez que um organismo morre, a clareira é reaberta e todas as substituições são possíveis. Por esse motivo, a riqueza de espécies será mantida em um nível alto.

As estratégias de vida das espécies, de acordo com essa situação, são: reprodução frequente e numerosas formas dispersoras. As espécies competem em uma loteria por espaço, os primeiros a chegar a um espaço livre conquistam o local, crescem e dominam esse espaço durante todo seu período de vida. Um exemplo de comunidades controladas por fundação são as comunidades de peixes recifais nos trópicos, com uma alta riqueza de espécies onde o espaço livre parece ser o fator limitante.

Peixes recifais

## 8.1.2 Comunidades controladas por dominância

As comunidades controladas por dominância são aquelas em que **algumas espécies são competitivamente superiores a outras**, de modo que um colonizador inicial de uma clareira pode não necessariamente se manter nela. Nesses casos, as perturbações podem levar a sequências previsíveis de espécies que têm diferentes estratégias de exploração de recursos: espécies iniciais são boas colonizadoras e crescem rapidamente, enquanto espécies tardias podem tolerar níveis baixos de recursos e crescer somente na presença de espécies iniciais, excluindo-as posteriormente por exclusão competitiva.

Se a comunidade é controlada por dominância, haverá algumas espécies competitivamente superiores a outras. As espécies oportunistas ou pioneiras são características do processo inicial de sucessão; passa o tempo e aparecem mais espécies (aquelas com baixa capacidade de dispersão), que dominam o estágio intermediário de sucessão, no qual coexistem espécies pioneiras e intermediárias. Mais tarde, as espécies climácicas, que são competidoras mais eficientes, eliminam os vizinhos por exclusão competitiva. A Figura 8.1 ilustra o modelo de sucessão em uma clareira.

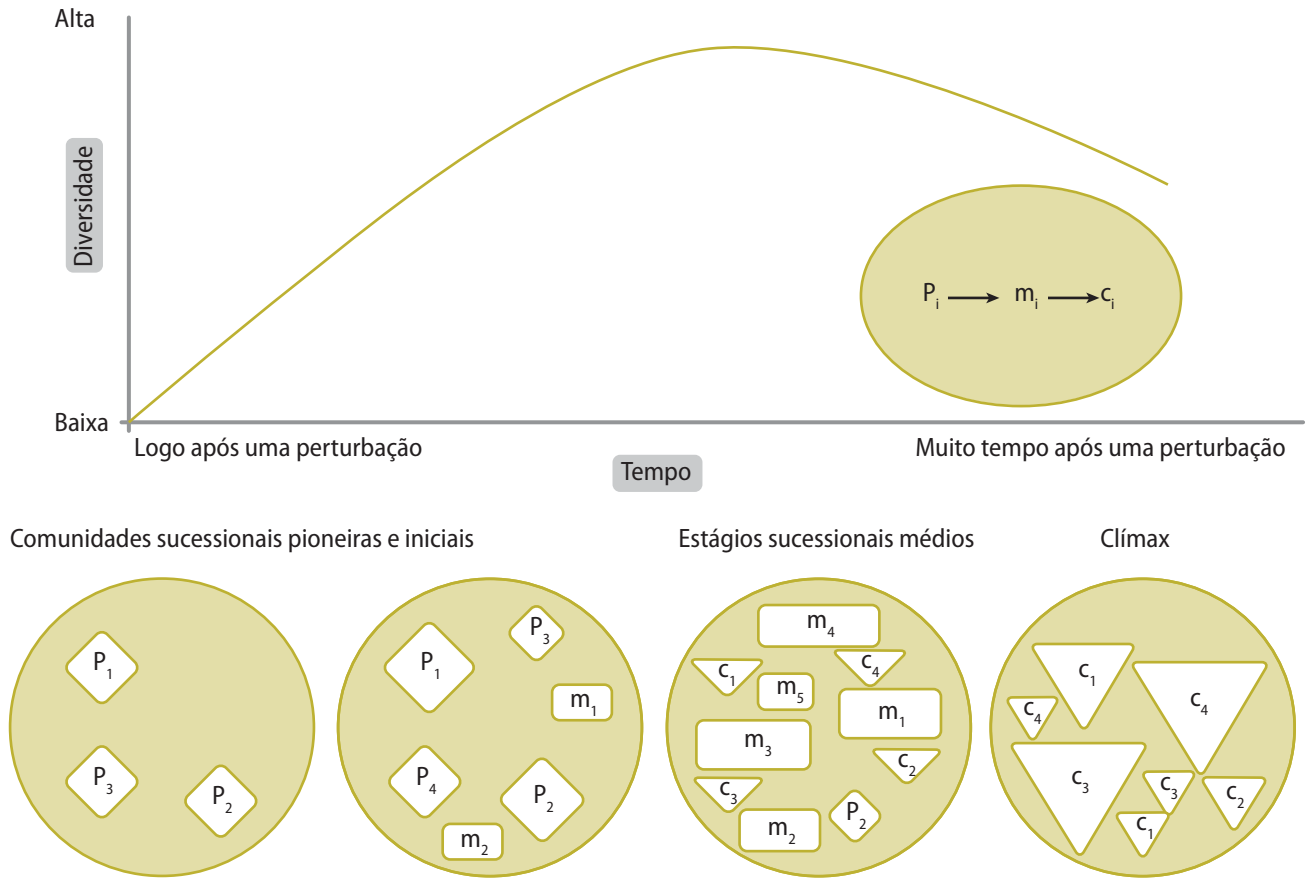



Figura 8.1 – Minissucessão hipotética em uma clareira, mostrando a maior riqueza de espécies nos estágios intermediários de sucessão, quando coexistem espécies pioneiras e climácicas.

*Definição de sucessão ecológica: padrão de colonização e extinção de populações de espécies não sazonal, direcionado e contínuo em um dado local.*

As situações de comunidades controladas por dominância são conhecidas pela expressão ***"sucessão ecológica"***. Assim, ao longo da sucessão, o valor de importância de cada uma das espécies que compõem a comunidade varia ao longo do tempo, como mostrado na Figura 8.1.

## 8.2 Modelos de sucessão

### a) Facilitação

Na visão de Clements (1936), cada estágio na sucessão ajuda no próximo. As espécies iniciais podem mudar o ambiente abiótico de tal forma que facilitam o estabelecimento de espécies tardias.

Exemplos: aumento de nitrogênio no solo através de raízes; estabilização do solo (raízes); sombreamento; em ambientes marinhos, algas que chegam primeiro proporcionam uma cobertura protetora para a chegada de outras espécies.

### b) Inibição

O inverso também não é raro, espécies que alteram o ambiente de modo a torná-lo inadequado para outras espécies. Uma espécie pode inibir outra por predação; por redução dos recursos a um nível abaixo daquele que a outra precisa para subsistir (competição); por produção de químicos nocivos; por comportamento antagonista. Na sucessão, as espécies climácicas inibem as espécies pioneiras, as quais só conseguem invadir após uma perturbação. Alguns exemplos são as plantas herbáceas, que interceptam água corrente superficial e crescem melhor; as cracas, que monopolizam o espaço; e os pinheiros, que inibem o crescimento de outras espécies.

### c) Tolerância

Os primeiros colonizadores não inibem nem promovem a chegada de espécies tardias. Uma espécie pode invadir um novo hábitat e se estabelecer de forma independente da presença ou ausência de outras espécies, dependendo somente da sua própria capacidade de dispersão e das condições abióticas. Na sucessão, os estágios iniciais são dominados por espécies de ciclo de vida curto, que se estabelecem rapidamente.

## 8.3 Sucessão primária e secundária

### Sucessão primária

A sequência de espécies é denominada de sucessão primária se a área exposta não havia sido previamente influenciada por comunidades. Como exemplos, podemos citar: o escorrimento de lava, crateras após impactos de meteoros, substratos expostos após o derretimento de geleiras e dunas recentemente formadas.

Dunas

Supõe-se que espécies sucessionais iniciais em dunas facilitem espécies tardias pela adição de matéria orgânica ao solo e pelo aumento da disponibilidade de umidade e nitrogênio. Entretanto, experimentos adicionando sementes e transplantando plântulas mostram que há espécies tardias capazes de germinar em dunas jovens. Assim, o sucesso de colonização é restrito principalmente pela limitação na dispersão de sementes e pela predação de sementes por roedores. Dessa forma, a sucessão em dunas pode ser descrita em termos de dinâmicas transitórias de colonização e deslocamento competitivo, e não como resultado de facilitação por espécies iniciais seguidas por deslocamento competitivo.

### Sucessão secundária

A sequência de espécies é denominada de sucessão secundária nos casos em que a vegetação de uma área foi parcial ou completamente removida, mas permanecem solos bem desenvolvidos, com sementes e esporos.

Exemplos deste tipo de sucessão são: perda localizada de árvores devido a doenças, ventos fortes, fogo ou tombamento; abandono após cultivo em propriedades rurais (também chamada de sucessão em campos abandonados).

Após a perturbação, as espécies colonizam e muitos elementos da comunidade anterior podem se estabelecer na área perturbada. Isso inclui o desenvolvimento de sementes dormentes, ovos ou estágios larvares resistentes, adultos que sobreviveram aos danos. Mas a maior fonte de colonizadores é a dispersão, com espécies provenientes de áreas vizinhas.

Clareira dentro de uma floresta tropical

A escala espacial dos fragmentos varia com o tipo de distúrbio, criando **mosaicos** com fragmentos de diferentes estágios de recuperação.

## 8.3.1 Conceito de clímax

**A sucessão chega a um fim?** Se os indivíduos que morrem são substituídos por indivíduos jovens da mesma espécie, ocorrerá um equilíbrio estável.

Clements (1916) defendeu o clímax único, sendo o ponto final de qualquer sucessão (monoclímax). Posteriormente Tansley (1939) defendeu que o clímax poderia ser determinado por uma combinação de fatores; clima, solo, topografia, fogo (policlímax). Whittaker (1953) construiu a hipótese de padrões de clímax, que implicam na continuidade de tipos de clímax, variando ao longo de gradientes ambientais.

A ideia de que comunidades atinjam um clímax é questionável se levarmos em consideração que comunidades florestais ainda estão se recuperando da última glaciação!

### 8.3.2 Dinâmica de manchas

Ideias recentes propõem uma dinâmica de manchas. Uma floresta (ou um campo, etc.), quando atinge uma estrutura de comunidade relativamente estável, **é um mosaico de sucessões em miniatura**. Continuamente árvores caem, abrindo clareiras, nas quais uma nova sucessão se inicia. Por isso faz mais sentido considerar padrões de composição da comunidade **no espaço e no tempo**. É fundamental para o conceito de dinâmica de manchas o reconhecimento da importância da migração entre manchas de hábitats.

Portanto, existem várias dinâmicas (fundação ou dominância) formando um *continuum*. As comunidades podem estar próximas a um ou outro extremo, mas na realidade as espécies ou as manchas podem estar controladas por dominância ou fundação dentro da mesma comunidade. Nenhuma comunidade é um sistema homogêneo e temporalmente invariável.

Quando observamos muitas manchas em diferentes fases sucessionais, vemos comunidades muito ricas em espécies. Essa é a mensagem emergente da dinâmica de manchas e de sua correspondente em escalas maiores: **a ecologia da paisagem**.

#### Características das espécies envolvidas na sucessão

As plantas iniciais do processo de sucessão (pioneiras) apresentam alta fecundidade, boa capacidade de dispersão, crescimento

rápido (quando os recursos são abundantes), crescimento lento (quando os recursos são escassos), baixa sobrevivência (quando os recursos são escassos), ou seja, características das histórias de vida das espécies r-selecionadas. As espécies tardias apresentam características opostas (k-selecionadas), alta capacidade de crescer, sobreviver e competir quando os recursos são escassos.

### Mecanismos biológicos envolvidos na sucessão

Um dos mecanismos envolvidos no processo sucessional é o **balanço competição-colonização**. As espécies iniciais persistem porque sua capacidade de dispersão e sua fecundidade são altas, permitindo colonização e estabelecimento em locais recentemente perturbados, antes da chegada de espécies tardias.

Os **requerimentos de nicho** também afetam a sucessão, já que o crescimento rápido em condições de alta disponibilidade de recursos possibilita a exclusão competitiva de espécies tardias, mesmo que cheguem ao mesmo tempo.

Além disso, os herbívoros que reduzem a produção de sementes provavelmente reduzem a densidade de competidores dominantes. Experimentos de **interação com inimigos naturais** mostram que, após a remoção experimental de predadores de sementes, há espécies que podem excluir competitivamente as espécies iniciais de forma mais rápida.

### Interações entre competição e heterogeneidade espacial

As clareiras são espaços desocupados, que ocorrem de maneira imprevisível em muitos ambientes. Na recolonização, a primeira espécie não necessariamente é a mais capacitada para excluir as outras espécies a longo prazo. Dessa forma, é possível a coexistência de uma espécie ***"fugitiva"*** com uma espécie altamente competitiva, a qual costuma ser mais lenta para invadir, mas é um competidor superior, excluindo posteriormente da área a espécie fugitiva.

*Primeira espécie a colonizar clareiras, estabelece-se e se reproduz.*

Também pode acontecer na colonização de um espaço desocupado que os indivíduos de uma espécie cheguem antes dos indivíduos da outra espécie, o que pode ser suficiente para **deslocar o equilíbrio competitivo** em favor da primeira espécie. Se a apropriação do espaço for feita em clareiras diferentes por espécies di-

ferentes, a coexistência de espécies é possível. Portanto é errôneo pensar que o resultado da competição é sempre determinado pelas capacidades competitivas inerentes das espécies envolvidas.

## Resumo

Neste capítulo descrevemos as respostas das comunidades frente às perturbações ocorridas no ambiente. Vimos que existem comunidades fortemente controladas por "fundação", cujas espécies são boas colonizadoras e possuem capacidades competitivas semelhantes, e comunidades controladas por "dominância", nas quais algumas espécies são superiores a outras em termos competitivos em algum momento da sucessão, existindo espécies pioneiras, espécies de estágios intermediários e espécies climácicas. Vimos que a riqueza de espécies em geral aumenta com o tempo de sucessão, mas que os estágios sucessionais intermediários têm um grande número de espécies, já que apresentam tanto espécies que conseguiram colonizar recentemente as áreas como espécies pioneiras que ainda não foram excluídas competitivamente. Foi discutida a teoria da dinâmica de manchas, a qual sugere que a comunidade é sempre um mosaico de sucessões, levando em conta que a composição de espécies muda tanto espacialmente como temporalmente.

## Leitura recomendada

RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza**. 5. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003. 503 p. Capítulo 22: O desenvolvimento da comunidade.

RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza**. 5. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003. 503 p. Capítulo 23: Biodiversidade.

TOWNSEND, C.R.; BEGON, M.; HARPER, J.L. **Fundamentos em ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2006. 592 p. Capítulo 9: Processos em populações: o grande cenário.

# Referências


ANGELINI, R.; GOMES, L.C. **O artesão de ecossistemas**: construindo modelos com dados. Editora Eduem, Maringá. 2008.

BEGON, M.; C.R. TOWNSEND, E; HARPER, J. L. **Ecologia**: de indivíduos a ecossistemas. 4. ed. Artmed. Porto Alegre. 2007.

BEGON, M. M.; TOWNSEND, C. R. HARPER, J. **Ecologia**: de indivíduos a ecossistemas. Oxford: Blackwell, 2006.

BEGON, M. M.; TOWNSEND, C. R. HARPER, J. **Ecologia**. Artmed, 2007.

BROWN, J. H.; LOMOLINO, M. V. **Biogeografia**. 2. ed. Ribeirão Preto: FUNPEC, 2006.

CLEMENTS, F. E. Nature and structure of the climax. **Journal of Ecology**, 24: 252-284.1936.

CLEMENTS, F. E. **Plant Succession**: analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute of Washington Publication, 1916.

COURCHAMP, F.; LANGLAIS, M., SUGIHARA, C. **Cats protecting birds**: modeling the mesopredator release effect. Journal of Animal Ecology, 68: 282-292. 1999.

COX, C. B; MOORE, P. D. **Biogeografia**: uma abordagem ecológica e evolucionária. Rio de Janeiro: LTC, 2009.

ELTON. **The Ecology of Animals**. Methuen, London. 1933.

ELTON, C.S. **The Ecology of Invasion by Animals and Plants**. Methuen, London. 1958.

HUTCHINSON. Concluding Remarks. **Cold Spring Harbour Symposium on Qunatitative Biology**, 22: 415-427. 1957.

HUTCHINSON. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? **American Naturalist**, 93: 137-145. 1959.

KOHLER, S.L. Competition and the structure of a benthic stream community. **Ecol**. **Monogr**, 62:165-188. 1992.

KREBS, C.J. **Ecology**: the experimental analysis of distribution and abundance. 6. ed. Benjamin Cummings, San Francisco. 2009. 655 pp.

KREBS, C. J. **Ecology**: the experimental analysis of distribution and abundance. San Francisco: Pearson, 2000.

KULLBERG C.; EKMAN J. Does predation maintain tit community diversity? **Oikos**, 89: 41-45. 2000.

MACARTHUR, R.H.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, 101: 377-385. 1967.

MACARTHUR, R. H. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. **Ecology**, 36: 533-536. 1955.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The theory of island biogeography**. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 1967.

MAY, R.M. Will a large complex system be stable? **Nature**, 238: 413-414. 1972.

MORITZ, R.F.A.; HÄRTEL, S.; NEUMANN, P. Global invasions of the western honeybee (Apis mellifera L.) and the consequences for biodiversity. **Écoscience**, 12: 289-301. 2005.

ODUM, E.; F. SARMIENTO. **Ecología**: el puente entre ciencia y sociedad. Editorial McGraw-Hill/Interamericana México D.F. 1998.

ODUM, E. P.; BARRET, G. W. **Fundamentos de ecologia**. São Paulo: Thomson Learning, 2007.

PAINE, R. T. Food web complexity and species diversity. **American Naturalist**, 100: 65-75. 1966.

PAINE, R. T. Trophic control of production in a rocky intertidal community. **Science**, 296: 736-739. 2002.

POWER, M. E.; TILMAN, D.; ESTES, J. A. Challenges in the quest for keystones. **Bioscience**, 46: 609-620. 1996.

RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza**. 5. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003.

STRONG, D. R. Harmonious coexistence of hispine beetles on Heliconia in experimental and natural communities. **Ecology**, 63:1039-1049. 1982.

TANSLEY, A. G. **The British Islands and their vegetation**. Cambridge University Press, Cambrodge. 1939.

TOWNSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L. **Fundamentos em ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2006.

WHITTAKER, R. H. **Evolution and measurement of species diversity**. Taxon, 21: 213-251. 1972.

WHITTAKER, R.H. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. **Ecological Monographs**, 23: 41-78. 1953.

<http://www.tropicos.org/image/100131375>. Acesso em 30 de maio de 2011.