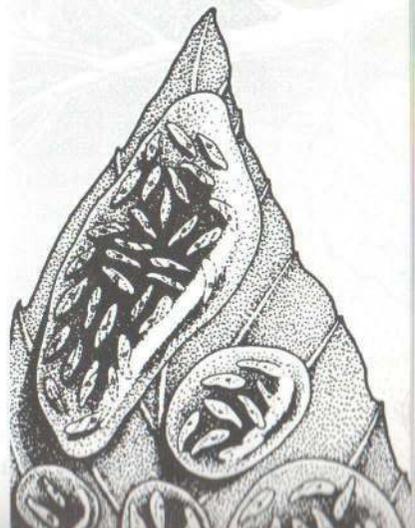


CAPÍTULO 1

Crescimento Exponencial



Previsões e Apresentação do Modelo

ELEMENTOS DO CRESCIMENTO POPULACIONAL

Uma **população** é um grupo de plantas, animais ou outros organismos, todos da mesma espécie, que vivem juntos e se reproduzem. Assim como um indivíduo cresce ganhando peso, uma população cresce ganhando indivíduos. O que controla o crescimento populacional? Neste capítulo, construiremos um modelo matemático simples, que prevê o tamanho de uma população. Nos capítulos seguintes, aprofundaremos este modelo considerando a limitação de recursos (Capítulo 2), a estrutura etária (Capítulo 3) e a migração (Capítulo 4). Também introduziremos outros atores: populações de competidores (Capítulo 5) e predadores (Capítulo 6) que podem controlar o crescimento. Por enquanto, todavia, vamos concentrar-nos numa população única e seu crescimento num ambiente simples.

A variável N será usada para indicar o **tamanho da população**. Como o tamanho muda ao longo do tempo, usaremos o índice t para indicar o momento a que nos referimos. Então, N_t será o número de indivíduos na população no tempo t . Por convenção, usamos $t = 0$ para indicar o ponto de partida. Por exemplo, suponha que recenseamos uma população de caranguejeiras e contamos 500 aranhas no início do nosso estudo. Revisitamos o local um ano depois e contamos 800 aranhas. Neste caso, $N_0 = 500$ e $N_1 = 800$.

As unidades de t , em contraste com o seu valor numérico, dependem do organismo em estudo. Para populações de bactérias ou protozoários, que crescem rapidamente, t pode ser medido em minutos. Para organismos de vida longa, como tartarugas marinhas, ou pinheiros longevos, que podem atingir 4600 anos, t seria medido em anos ou em décadas. Sejam quais forem as unidades, nosso objetivo é o de prever o tamanho futuro da população (N_{t+1}) a partir do seu tamanho presente (N_t).

Os detalhes biológicos do crescimento populacional variam tremendamente entre diferentes espécies e mesmo entre populações diferentes da mesma espécie. Os fatores que provocam o crescimento de uma população de caranguejeiras de 500 para 800 aranhas serão muito diferentes dos fatores que levam à diminuição de uma população de condores de 10 para 8 aves. Felizmente, é possível classificar todas as mudanças de tamanho populacional em apenas quatro categorias. As populações aumentam devido a nascimentos e diminuem devido a mortes. O tamanho das populações também muda em função do deslocamento de indivíduos. Populações aumentam quando novos indivíduos chegam (**imigração**) e diminuem quando indivíduos residentes partem (**emigração**).

Estes quatro fatores operam em diferentes escalas espaciais. Nascimentos e mortes dependem do tamanho corrente da população, como explicaremos em seguida. Para entender nascimentos e mortes, precisamos estudar apenas a população alvo. Em contraste, emigração e imigração dependem do movimento de

indivíduos. Se quisermos descrever estes processos, teremos de acompanhar, não apenas uma, mas várias populações interligadas.

Qualquer combinação dos quatro fatores vai mudar o tamanho de uma população. No nosso exemplo das caranguejeiras, a população inicial de 500 aranhas poderia ter produzido 400 jovens durante o ano e perdido 100 aranhas adultas por morte, sem nenhum movimento de indivíduos. Por outro lado, poderiam ter acontecido 50 nascimentos e 50 mortes, com 300 residentes saindo (emigração) e 600 aranhas entrando vindas de outras populações (imigração). Qualquer um dos cenários levaria a um aumento de 300 aranhas.

Estes quatro fatores podem ser incorporados numa expressão matemática do crescimento populacional. Nesta expressão, B representa o número de nascimentos, D o número de mortes, I o número de novos imigrantes entrando na população, e E o número de emigrantes saindo para outras populações entre o tempo t e $t + 1$.

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E \quad \text{Expressão 1.1}$$

A Expressão 1.1 diz que o tamanho da população no próximo período de tempo (N_{t+1}) é igual ao tamanho da população atual (N_t) mais os nascimentos (B) e os imigrantes (I), menos as mortes (D) e os emigrantes (E). Queremos saber a mudança no tamanho da população (ΔN) entre o tempo anterior e o tempo presente. Para conseguir isto subtraímos N_t aos dois lados da Expressão 1.1:

$$N_{t+1} - N_t = N_t - N_t + B - D + I - E \quad \text{Expressão 1.2}$$

$$\Delta N = B - D + I - E \quad \text{Expressão 1.3}$$

Para simplificar as coisas, vamos assumir que a nossa população é **fechada**; em outras palavras, não há movimento de indivíduos entre populações. Normalmente, este pressuposto não se verifica na natureza, mas é matematicamente conveniente e permite-nos focar os detalhes do crescimento populacional local. No Capítulo 4, examinaremos alguns modelos que permitem o movimento de indivíduos entre manchas. Se a população é fechada, tanto o I como o E serão iguais a zero, e não precisaremos prestar-lhes mais atenção:

$$\Delta N = B - D \quad \text{Expressão 1.4}$$

Vamos também assumir que o crescimento da população é **contínuo**. Isto significa que o intervalo de tempo na Expressão 1.1 é infinitamente pequeno. Conseqüentemente, o crescimento da população pode ser descrito com uma curva. Estes pressupostos nos permitem modelar a **taxa de crescimento populacional** (dN/dt) com uma **equação diferencial contínua** (ver Apêndice). Desta forma, o

Previsões e Apresentação do Modelo

ELEMENTOS DO CRESCIMENTO POPULACIONAL

Uma **população** é um grupo de plantas, animais ou outros organismos, todos da mesma espécie, que vivem juntos e se reproduzem. Assim como um indivíduo cresce ganhando peso, uma população cresce ganhando indivíduos. O que controla o crescimento populacional? Neste capítulo, construiremos um modelo matemático simples, que prevê o tamanho de uma população. Nos capítulos seguintes, aprofundaremos este modelo considerando a limitação de recursos (Capítulo 2), a estrutura etária (Capítulo 3) e a migração (Capítulo 4). Também introduziremos outros atores: populações de competidores (Capítulo 5) e predadores (Capítulo 6) que podem controlar o crescimento. Por enquanto, todavia, vamos concentrar-nos numa população única e seu crescimento num ambiente simples.

A variável N será usada para indicar o **tamanho da população**. Como o tamanho muda ao longo do tempo, usaremos o índice t para indicar o momento a que nos referimos. Então, N_t será o número de indivíduos na população no tempo t . Por convenção, usamos $t = 0$ para indicar o ponto de partida. Por exemplo, suponha que recenseamos uma população de caranguejeiras e contamos 500 aranhas no início do nosso estudo. Revisitamos o local um ano depois e contamos 800 aranhas. Neste caso, $N_0 = 500$ e $N_1 = 800$.

As unidades de t , em contraste com o seu valor numérico, dependem do organismo em estudo. Para populações de bactérias ou protozoários, que crescem rapidamente, t pode ser medido em minutos. Para organismos de vida longa, como tartarugas marinhas, ou pinheiros longevos, que podem atingir 4600 anos, t seria medido em anos ou em décadas. Sejam quais forem as unidades, nosso objetivo é o de prever o tamanho futuro da população (N_{t+1}) a partir do seu tamanho presente (N_t).

Os detalhes biológicos do crescimento populacional variam tremendamente entre diferentes espécies e mesmo entre populações diferentes da mesma espécie. Os fatores que provocam o crescimento de uma população de caranguejeiras de 500 para 800 aranhas serão muito diferentes dos fatores que levam à diminuição de uma população de condores de 10 para 8 aves. Felizmente, é possível classificar todas as mudanças de tamanho populacional em apenas quatro categorias. As populações aumentam devido a nascimentos e diminuem devido a mortes. O tamanho das populações também muda em função do deslocamento de indivíduos. Populações aumentam quando novos indivíduos chegam (**imigração**) e diminuem quando indivíduos residentes partem (**emigração**).

Estes quatro fatores operam em diferentes escalas espaciais. Nascimentos e mortes dependem do tamanho corrente da população, como explicaremos em seguida. Para entender nascimentos e mortes, precisamos estudar apenas a população alvo. Em contraste, emigração e imigração dependem do movimento de

indivíduos. Se quisermos descrever estes processos, teremos de acompanhar, não apenas uma, mas várias populações interligadas.

Qualquer combinação dos quatro fatores vai mudar o tamanho de uma população. No nosso exemplo das caranguejeiras, a população inicial de 500 aranhas poderia ter produzido 400 jovens durante o ano e perdido 100 aranhas adultas por morte, sem nenhum movimento de indivíduos. Por outro lado, poderiam ter acontecido 50 nascimentos e 50 mortes, com 300 residentes saindo (emigração) e 600 aranhas entrando vindas de outras populações (imigração). Qualquer um dos cenários levaria a um aumento de 300 aranhas.

Estes quatro fatores podem ser incorporados numa expressão matemática do crescimento populacional. Nesta expressão, B representa o número de nascimentos, D o número de mortes, I o número de novos imigrantes entrando na população, e E o número de emigrantes saindo para outras populações entre o tempo t e $t + 1$.

$$N_{t+1} = N_t + B - D + I - E \quad \text{Expressão 1.1}$$

A Expressão 1.1 diz que o tamanho da população no próximo período de tempo (N_{t+1}) é igual ao tamanho da população atual (N_t) mais os nascimentos (B) e os imigrantes (I), menos as mortes (D) e os emigrantes (E). Queremos saber a mudança no tamanho da população (ΔN) entre o tempo anterior e o tempo presente. Para conseguir isto subtraímos N_t aos dois lados da Expressão 1.1:

$$N_{t+1} - N_t = N_t - N_t + B - D + I - E \quad \text{Expressão 1.2}$$

$$\Delta N = B - D + I - E \quad \text{Expressão 1.3}$$

Para simplificar as coisas, vamos assumir que a nossa população é **fechada**; em outras palavras, não há movimento de indivíduos entre populações. Normalmente, este pressuposto não se verifica na natureza, mas é matematicamente conveniente e permite-nos focar os detalhes do crescimento populacional local. No Capítulo 4, examinaremos alguns modelos que permitem o movimento de indivíduos entre manchas. Se a população é fechada, tanto o I como o E serão iguais a zero, e não precisaremos prestar-lhes mais atenção:

$$\Delta N = B - D \quad \text{Expressão 1.4}$$

Vamos também assumir que o crescimento da população é **contínuo**. Isto significa que o intervalo de tempo na Expressão 1.1 é infinitamente pequeno. Conseqüentemente, o crescimento da população pode ser descrito com uma curva. Estes pressupostos nos permitem modelar a **taxa de crescimento populacional** (dN/dt) com uma **equação diferencial contínua** (ver Apêndice). Desta forma, o

crescimento populacional é medido como a mudança do tamanho da população (dN) durante um intervalo de tempo muito curto (dt):

$$\frac{dN}{dt} = B - D \quad \text{Expressão 1.5}$$

Agora olhemos para B e D . Como aparecem numa equação diferencial contínua, agora B e D representam respectivamente a **taxa de natalidade** e de **mortalidade**, ou seja, o número de nascimentos e de mortes durante um intervalo de tempo muito curto. Que fatores controlam os nascimentos e as mortes? O número de nascimentos certamente dependerá do tamanho da população. Por exemplo, uma população de 1000 mariquitas produzirá muito mais ovos que uma população de apenas 25 destas aves. Se cada indivíduo produz o mesmo número de descendentes durante um intervalo de tempo curto, a taxa de natalidade (B) será diretamente proporcional ao tamanho da população. Tomemos b (minúsculo!) como a **taxa de natalidade instantânea**. As unidades de b são número de nascimentos por indivíduo e unidade de tempo [nascimentos / (indivíduo · tempo)]. Com estas unidades, note, a taxa b será medida **per capita**, ou seja, por indivíduo. Num intervalo de tempo curto, o número de nascimentos na população será igual ao produto da taxa de natalidade instantânea pelo tamanho da população:

$$B = bN \quad \text{Expressão 1.6}$$

Igualmente, podemos definir uma **taxa de mortalidade instantânea** d , medida em número de mortes por indivíduo por unidade de tempo [mortes / (indivíduo · tempo)]. Claro que um indivíduo ou morre ou não morre, mas esta taxa é definida para uma população crescendo continuamente durante um intervalo de tempo curto. Novamente, o produto da taxa de mortalidade instantânea pelo tamanho da população resulta na taxa de mortalidade da população:*

$$D = dN \quad \text{Expressão 1.7}$$

Estas funções simples nem sempre terão aplicabilidade no mundo real. Em alguns casos, o número de nascimentos pode não depender do tamanho populacional corrente. Por exemplo, em algumas plantas, as sementes ficam dormentes no solo durante muitos anos num **banco de sementes**. Conseqüentemente, um número de plântulas emergentes (nascimentos) pode refletir a estrutura da população muitos anos atrás. Um modelo para uma população destas incluiria um **retardo** porque, na verdade, a taxa de crescimento corrente depende do tamanho da população num momento anterior.

* NA: Repare que o dN no numerador da expressão para o crescimento populacional contínuo (dN/dt) não é o mesmo dN na Expressão 1.7. Na Expressão 1.7, dN é o produto da taxa de mortalidade instantânea pelo tamanho da população no presente (N).

As Expressões 1.6 e 1.7 também assumem que b e d são constantes. Não importa quanto a população possa crescer, os indivíduos manterão sempre as mesmas taxas de natalidade e mortalidade! Mas no mundo real, as taxas de natalidade e mortalidade são afetadas pela densidade: quanto maior a população, menor a taxa de natalidade e maior a taxa de mortalidade. Vamos explorar este tipo de **modelo denso-dependente** no Capítulo 2. Por enquanto, desenvolveremos nosso modelo assumindo uma taxa de natalidade constante, b , e uma taxa de mortalidade constante, d . Substituindo as Expressões 1.6 e 1.7 na Expressão 1.5 e reordenando os termos, obtemos:

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N \quad \text{Expressão 1.8}$$

Igualemos $b - d$ à constante r , a **taxa de crescimento instantânea**. Às vezes o r é denominado de **taxa intrínseca de crescimento**, ou de **parâmetro Malthusiano** em homenagem ao reverendo Thomas Robert Malthus (1766-1834). No seu famoso “*Essay on the Principle of Population*” (1798), Malthus defendeu que o suprimento alimentar nunca poderia crescer ao mesmo ritmo do crescimento populacional humano, garantindo a inevitabilidade da miséria e do sofrimento humanos.

O valor de r determina se uma população vai aumentar exponencialmente ($r > 0$), permanecer constante ($r = 0$), ou diminuir até à extinção ($r < 0$). As unidades de r são indivíduos por indivíduo e unidade de tempo [indivíduos / (indivíduos · tempo)]. Assim, r mede a taxa de crescimento da população sobre um intervalo de tempo curto **per capita**, ou por indivíduo. Essa taxa é simplesmente a diferença entre b e d , as taxas instantâneas de natalidade e mortalidade. Como o r é uma taxa instantânea, podemos mudar as suas unidades por divisão simples. Por exemplo, como um dia tem 24 horas, um r de 24 indivíduos / (indivíduo · dia) é equivalente a um r de 1 indivíduo / (indivíduo · hora). Inserindo o r na Expressão 1.8, chegamos ao nosso primeiro modelo de crescimento populacional:

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad \text{Equação 1.1}$$

A Equação 1.1 é um modelo simples de **crescimento populacional exponencial**. Ele diz que a taxa de crescimento da população (dN/dt) é proporcional a r e que as populações só aumentam quando a taxa de natalidade instantânea (b) excede a taxa de mortalidade instantânea (d), de tal forma que $r > 0$. Se o r for positivo a população aumenta sem limites proporcionalmente ao N ; quanto maior a população, mais rapidamente ela cresce.

Quando é que a nossa população modelo não cresce? A população não vai aumentar nem diminuir quando a taxa de crescimento populacional for zero ($dN/dt = 0$). Para a Equação 1.1, só há dois casos em que isto é possível. O primeiro é quando $N = 0$. Devido à migração, o crescimento de uma população na natureza não tem de parar necessariamente quando a população atinge o zero. Mas no nosso modelo simples, a imigração não é permitida, de forma que a população vai mesmo parar de crescer se algum dia ela bater no “fundo” de zero indivíduos. A população também parará de crescer se o r igualar zero. Em outras palavras, se as taxas de natalidade e mortalidade se anularem perfeitamente, o tamanho da população não vai aumentar nem diminuir. Em todos os outros casos, a população vai aumentar exponencialmente ($r > 0$) ou diminuir até à extinção ($r < 0$).

PROJETANDO O TAMANHO DA POPULAÇÃO

A Equação 1.1 foi escrita como uma equação diferencial. Ela nos diz a taxa de crescimento da população, mas não o seu tamanho. No entanto, se a Equação 1.1 for integrada (seguindo as regras de cálculo diferencial), o resultado pode ser utilizado para projetar, ou prever, o tamanho da população:

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

Equação 1.2

N_0 é o tamanho populacional inicial, N_t é o tamanho populacional no tempo t , e e é uma constante, a base dos logaritmos naturais ($e \approx 2,717$). Sabendo o tamanho inicial e a taxa intrínseca de crescimento, podemos usar a Equação 1.2 para prever o tamanho populacional em um tempo futuro. A Equação 1.2 é praticamente idêntica à fórmula usada pelos bancos para calcular os juros de um investimento.

A Figura 1.1a ilustra algumas trajetórias populacionais calculadas pela Equação 1.2 com base em cinco valores diferentes de r . Na Figura 1.1b, os mesmos dados aparecem em um gráfico semi-logarítmico, onde o eixo dos y é o logaritmo natural (base e) do tamanho da população. Esta transformação converte uma curva de crescimento exponencial em uma linha reta. A inclinação dessa reta é r .

Estes gráficos mostram que quando $r > 0$, as populações aumentam exponencialmente e que, quanto maior o valor de r , maior a taxa de aumento. Quando $r < 0$, as populações diminuem exponencialmente. Matematicamente, estas populações nunca atingem o zero, mas quando a população chega a um tamanho projetado inferior a um indivíduo, a extinção terá ocorrido (por definição).

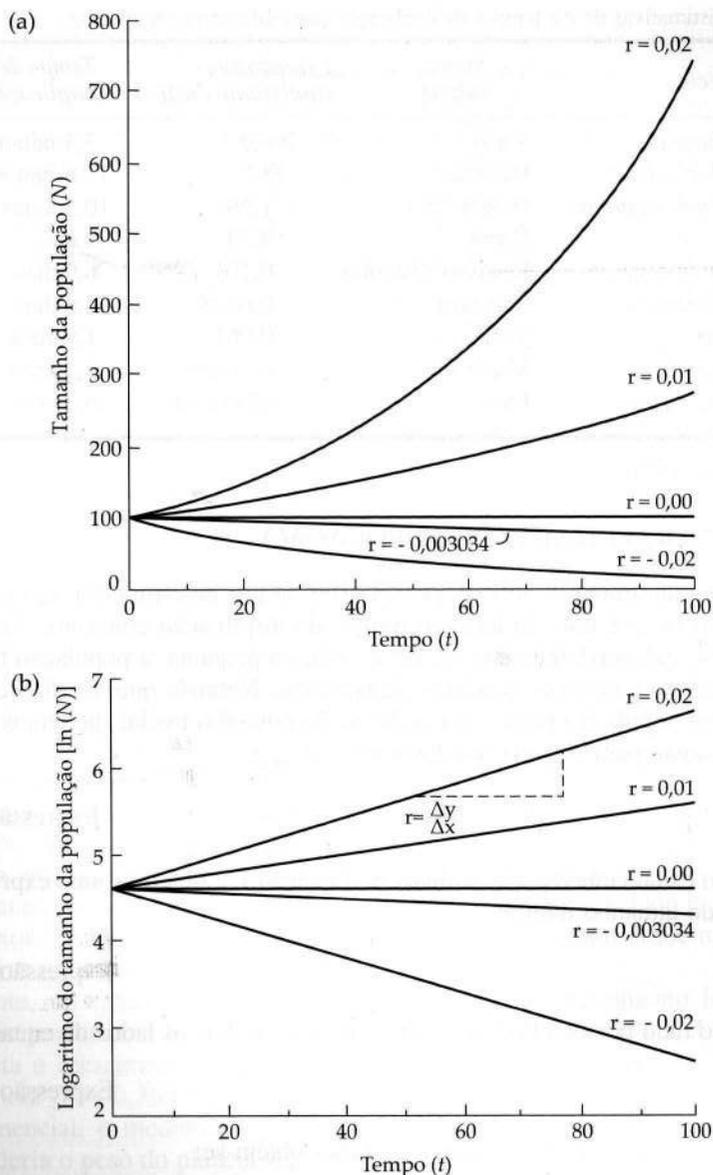


Figura 1.1 As trajetórias de crescimento exponencial de uma população, calculadas a partir de um tamanho inicial de 100 indivíduos. O r estimado de $-0,003034$ [indivíduos / (indivíduo \cdot ano)] corresponde à projeção para a população de ursos pardos (*Ursus arctos horribilis*) do Parque Nacional de Yellowstone (ver Figura 1.6). (b) Curvas de crescimento exponencial representadas num gráfico semilogarítmico. Os dados são os mesmos de (a), mas o eixo dos y indica o logaritmo natural (base e) do tamanho populacional. Neste tipo de gráfico, uma curva exponencial se transforma em reta; o declive dessa reta é r , a taxa intrínseca de crescimento.

Tabela 1.1 Estimativas de r e tempos de duplicação para diferentes organismos.

<i>Espécie</i>	<i>Nome vulgar</i>	<i>r [indivíduos/ (indivíduo·dia)]</i>	<i>Tempo de duplicação</i>
Bacteriófago T	Vírus	300,0	3,3 minutos
<i>Escherichia coli</i>	Bactéria	58,7	17 minutos
<i>Paramecium caudatum</i>	Protozoário	1,59	10,5 horas
<i>Hydra</i>	Hidra	0,34	2 dias
<i>Tribolium castaneum</i>	Besouro-castanho	0,101	6,9 dias
<i>Rattus norvegicus</i>	Ratazana	0,0148	46,8 dias
<i>Bos taurus</i>	Vaca	0,001	1,9 anos
<i>Avicennia marina</i>	Mangue	0,00055	3,5 anos
<i>Nothofagus fusca</i>	Faia	0,000075	25,3 anos

Fonte: Fenichel (1974)

CALCULANDO O TEMPO DE DUPLICAÇÃO

Um aspecto importante de uma população (ou de um investimento) em crescimento exponencial é que ela tem um **tempo de duplicação** constante. Em outras palavras, independentemente de ser grande ou pequena, a população levará sempre o mesmo tempo para duplicar de tamanho. Notando que, ao duplicar de tamanho uma população passa a ter o dobro do tamanho inicial, podemos derivar uma equação para o tempo de duplicação, t_{dobro} :

$$N_{t_{\text{dobro}}} = 2N_0 \quad \text{Expressão 1.9}$$

Substituindo os tamanhos populacionais na Equação 1.2 obtemos uma expressão em termos do tamanho inicial:

$$2N_0 = N_0 e^{rt_{\text{dobro}}} \quad \text{Expressão 1.10}$$

Dividindo tudo por N_0 elimina-se este termo de ambos os lados da equação:

$$2 = e^{rt_{\text{dobro}}} \quad \text{Expressão 1.11}$$

Tirando o logaritmo natural de ambos os lados obtém-se:

$$\ln(2) = rt_{\text{dobro}} \quad \text{Expressão 1.12}$$

A Expressão 1.12 pode ser reordenada de forma a obter o tempo de duplicação:

$$t_{\text{dobro}} = \frac{\ln(2)}{r} \quad \text{Equação 1.3}$$

Tabela 1.2 Crescimento exponencial de uma manada de 50 vacas, com $r = 0,365$ vacas / (vaca \cdot ano).

Ano	Tamanho do rebanho
0	50,0
1	72,0
2	103,8
3	149,5
4	215,3
5	310,1
10	1923,7
50	$4,2 \times 10^9$
100	$3,6 \times 10^{17}$
150	$3,0 \times 10^{25}$
200	$2,5 \times 10^{33}$

Assim, quanto maior o r , menor o tempo de duplicação. A Tabela 1.1 apresenta algumas estimativas de valores de r (com o tempo de duplicação correspondente) para diferentes espécies de plantas e animais. O r varia consideravelmente entre espécies e a maior parte desta variação é devida ao tamanho do corpo: organismos pequenos crescem mais rápido e suas populações crescem a taxas mais altas que as de organismos grandes. Por exemplo, as bactérias e os protozoários podem reproduzir-se por bipartição assexuada de poucos em poucos minutos e têm altas taxas de crescimento populacional. Organismos maiores, como os primatas, têm reprodução tardia e gerações longas, que resultam em valores de r baixos. Os tempos de duplicação correspondentes variam desde minutos para os vírus até décadas para as faias.

Note, no entanto, que mesmo as populações de crescimento lento podem atingir tamanhos astronômicos se crescerem exponencialmente. A Tabela 1.2 projeta o crescimento populacional de uma manada hipotética de 50 vacas de Vermont [$r = 0,365$ vacas / (vaca \cdot ano)]. Ao final de 150 anos de crescimento exponencial, o modelo prevê uma manada de 3×10^{25} vacas, cujo peso total excederia o peso do planeta terra!

Pressupostos do Modelo

Quais são os pressupostos da Equação 1.1? Em outras palavras, qual é a biologia subjacente a uma população em crescimento exponencial? Esta é uma pergunta essencial que deve ser colocada sobre qualquer modelo matemático que cons-

truamos. As previsões de um modelo dependem dos seus pressupostos. Se certos pressupostos forem violados, ou mudados, as previsões do modelo também mudarão. Alguns pressupostos poderão ser menos críticos para as previsões do modelo; nesse caso, consideramos que o modelo é **robusto** às violações desses pressupostos. Para uma população crescendo de acordo com a Equação 1.1, assumimos os seguintes pressupostos:

- ✓ **Ausência de I ou E.** A população é “fechada”. As alterações no seu tamanho dependem apenas dos nascimentos e mortes locais. Assumimos esta simplificação na Expressão 1.4, para poder modelar o crescimento de uma população sem ter de acompanhar o movimento de organismos entre populações. No Capítulo 4, vamos eliminar este pressuposto e construir alguns modelos simples que consideram a migração entre populações.
- ✓ **b e d constantes.** Para que uma população cresça com taxas de natalidade e mortalidade constantes, ela necessita uma quantidade ilimitada de espaço, alimento e outros recursos. Caso contrário, a taxa de natalidade diminuirá ou a taxa de mortalidade aumentará, à medida que os recursos escasseiam. Natalidade e mortalidade constantes também implicam que b e d não sofram alterações aleatórias ao longo do tempo. Mais adiante neste capítulo, incluiremos variação das taxas de natalidade e mortalidade no nosso modelo, e veremos o efeito que isso tem sobre as previsões.
- ✓ **Ausência de estrutura genética.** A Equação 1.1 assume que todos os indivíduos da população têm as mesmas taxas de natalidade e mortalidade, de tal forma que não pode existir variabilidade genética na população para estes caracteres. Se existir variação genética, a estrutura genética da população terá de ser constante ao longo do tempo. Nesse caso, r representa uma *média* da taxa de crescimento instantânea para os diferentes genótipos da população.
- ✓ **Ausência de estrutura etária.** Da mesma forma, não existem diferenças de b e d entre indivíduos em função da idade ou tamanho. Estamos modelando uma população partenogênica, sem sexos, onde os indivíduos podem se reproduzir imediatamente após o seu nascimento. O crescimento de uma população de bactérias ou protozoários aproxima-se bastante deste cenário. No Capítulo 3, eliminaremos este pressuposto para examinar um modelo de crescimento exponencial em que os indivíduos passam por diferentes taxas de natalidade e mortalidade à medida que envelhecem. Se existirem diferenças entre idades, a população terá uma estrutura de idades estável (ver Capítulo 3); nesse caso, r será uma média das taxas de crescimento para as diferentes classes etárias.
- ✓ **Crescimento contínuo sem retardos.** Como nosso modelo foi escrito na forma de uma equação diferencial simples, ele assume que os indivíduos nascem e morrem continuamente, e que a taxa de crescimento muda instantaneamente em função do tamanho populacional de cada momento. Mais adiante neste

capítulo, eliminaremos o pressuposto do crescimento contínuo, para examinar um modelo com gerações discretas. No Capítulo 2, vamos explorar modelos com retardo, onde o crescimento populacional responde, não ao tamanho populacional corrente, mas ao tamanho populacional em algum momento passado.

O pressuposto mais importante da lista é o da constância de b e d , que implica em disponibilidade ilimitada de recursos para o crescimento da população. Só com recursos ilimitados é que uma população pode continuar crescendo de forma acelerada. A migração e os retardos podem complicar bastante a situação, mas a população pode continuar crescendo exponencialmente na sua presença. O único pressuposto absolutamente necessário para o crescimento exponencial, é a disponibilidade de recursos ilimitados.

No entanto, sabemos que nenhuma população real cresce sem limites e que, na natureza, não existem recursos ilimitados. Sendo assim, como é que o modelo exponencial é a pedra angular da biologia de populações? É que, apesar de nenhuma população crescer eternamente sem limites, todas as populações têm *potencial* para o crescimento exponencial. Na verdade, o potencial para crescimento exponencial é uma das diferenças fundamentais entre seres vivos e não-vivos. O modelo exponencial reconhece a natureza multiplicativa do crescimento populacional e a retro-alimentação positiva que dá às populações o potencial de crescer aceleradamente.

O crescimento exponencial das populações também é um aspecto chave da teoria da seleção natural de Charles Darwin (1809-1882). Darwin leu os escritos de Malthus e compreendeu que o excedente de descendentes que resulta do crescimento exponencial permite a atuação da seleção natural, possibilitando a transformação evolutiva. Finalmente, apesar de nenhuma população crescer eternamente, os recursos podem ser *temporariamente* ilimitados, permitindo que algumas populações passem por fases de crescimento exponencial. As pragas de insetos, as invasões de ervas daninhas e o drama da sobre-população humana, são evidências claras do poder do crescimento exponencial das populações.

Variações do Modelo

CRESCIMENTO CONTÍNUO VERSUS CRESCIMENTO DISCRETO

Vamos explorar algumas variações do nosso modelo de crescimento exponencial. Primeiro considere que, para muitos organismos, o tempo não é realmente uma variável contínua. Por exemplo, em ambientes desérticos e sazonais, muitos insetos e plantas anuais se reproduzem apenas uma vez e morrem em seguida; os descendentes que sobrevivem são a base para a população do próximo ano. Se as taxas de natalidade e mortalidade forem constantes (tal como no modelo exponencial), a população aumentará ou diminuirá à mesma taxa em cada ano.

Esta população terá **gerações discretas** e será modelada com uma **equação de diferença discreta**, em lugar de uma equação diferencial contínua. Suponha que a população cresce (ou decresce) cada ano por uma proporção constante r_d - o **fator de crescimento discreto**. Assim, se a população aumentasse em 36% ao ano, $r_d = 0,36$. O tamanho da população no próximo ano seria:

$$N_{t+1} = N_t + r_d N_t \quad \text{Expressão 1.13}$$

Combinando os termos obtemos:

$$N_{t+1} = N_t(1 + r_d) \quad \text{Expressão 1.14}$$

Tomemos então $1 + r_d = \lambda$, como a **taxa de incremento finita**. Logo:

$$N_{t+1} = \lambda N_t \quad \text{Expressão 1.15}$$

λ é sempre um número positivo que mede o aumento proporcional da população de um ano para o próximo ano. Deste modo, λ é a razão entre o tamanho da população no próximo intervalo de tempo e o tamanho no intervalo de tempo corrente (N_{t+1}/N_t). Depois de dois anos, o tamanho da população será:

$$N_2 = \lambda N_1 = \lambda(\lambda N_0) = \lambda^2 N_0 \quad \text{Expressão 1.16}$$

Note que o “retorno” da Expressão 1.15 (N_{t+1}) será a “entrada” (N_t) para o cálculo no próximo intervalo de tempo. A solução geral desta **equação recursiva** ao fim de t anos é:

$$N_t = \lambda^t N_0 \quad \text{Equação 1.4}$$

A Equação 1.4 é análoga à Equação 1.2, que usamos para projetar o tamanho da população com o modelo contínuo. Qual é o aspecto gráfico do crescimento populacional no modelo discreto? A resposta depende do padrão temporal da ocorrência de mortes e nascimentos. Imagine que os nascimentos ocorrem num pulso em cada primavera e que as mortes ocorrem continuamente ao longo do ano. A curva de crescimento populacional será semelhante a uma lâmina de serra, com um crescimento brusco vertical devido aos nascimentos em cada primavera, seguido de uma diminuição gradual devida às mortes ao longo do resto do ano. Apesar desta diminuição, o conjunto dos pontos da curva vai subir exponencialmente porque o número anual de nascimentos excede o número de mortes (Figura 1.2). O tamanho de cada “dente” na curva de crescimento aumentará ano após ano, porque o mesmo incremento proporcional acrescentará um número absoluto de indivíduos cada vez maior à população. Por exemplo, se $\lambda = 1,2$, a população aumenta 20% por ano. Se a população tiver 100 individu-

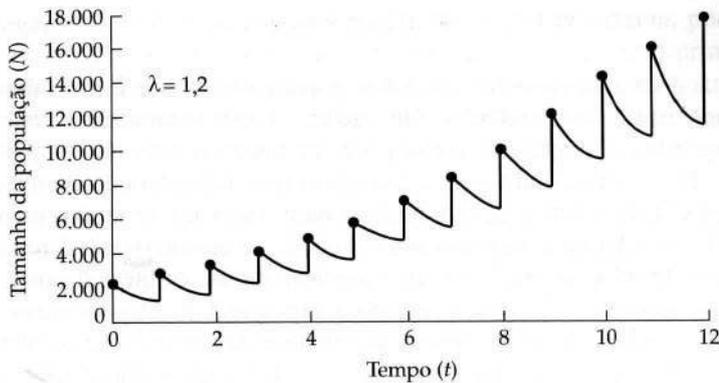


Figura 1.2 Crescimento populacional discreto. Neste modelo, os nascimentos acontecem num pulso no começo do ano, e as mortes ocorrem continuamente.

os, ela aumentará em 20 num ano. Mas se o tamanho populacional for 1000, ele aumentará em 200 indivíduos durante um ano.

Suponha que a nossa população se reproduz duas vezes por ano, como acontece com alguns insetos. Neste caso teríamos um “dente” no gráfico a cada seis meses. Se o intervalo de tempo entre períodos reprodutivos for encurtando, os dentes do gráfico ficarão cada vez mais próximos. Finalmente, se o intervalo de tempo for infinitamente pequeno, a curva não será mais denteada, mas suave, e teremos chegado novamente ao modelo contínuo de crescimento exponencial (Equação 1.2). O modelo contínuo essencialmente “junta os pontos” de tempo que aparecem separados no modelo discreto; na realidade ele é comparável a uma equação de diferença discreta com um intervalo de tempo infinitamente pequeno. Por isso, podemos utilizar as regras de cálculo para resolver a equação no limite de $(1 + r_d)$ e mostrar que:

$$e^r = \lambda \quad \text{Equação 1.5}$$

Podemos expressar a Equação 1.5 de forma logarítmica equivalente:

$$r = \ln(\lambda) \quad \text{Equação 1.6}$$

onde \ln é o logaritmo neperiano (base e). Esta relação entre r e λ estabelece as seguintes equivalências numéricas:

$$r > 0 \leftrightarrow \lambda > 1 \quad \text{Expressão 1.17}$$

$$r = 0 \leftrightarrow \lambda = 1 \quad \text{Expressão 1.18}$$

$$r < 0 \leftrightarrow 0 < \lambda < 1 \quad \text{Expressão 1.19}$$

Como o λ é uma razão entre tamanhos populacionais, ele é um **número adimensional**, isto é, sem unidades. No entanto, λ está submetido ao intervalo de tempo específico da equação, e não pode ser ajustado com um simples escalonamento. Por exemplo, um λ de 1,2 medido com um intervalo de tempo anual *não* é equivalente a um λ de 0,1 medido num intervalo de tempo mensal. Um valor de 1,2 resulta num aumento anual de 20%, enquanto o de 0,1 resulta numa diminuição de 90% ao mês! Se você precisar mudar o intervalo de tempo do λ , primeiro converta o λ para r usando a Equação 1.5. Depois ajuste a escala do r para a unidade de tempo desejada e finalmente, reconverta o r em λ usando a Equação 1.6. No mesmo exemplo, $\lambda = 1,2$ é equivalente a $r = 0,18232$ indivíduos / (indivíduo \cdot ano). Dividindo por 12 (meses) obtemos $r = 0,01519$ indivíduos / (indivíduo \cdot ano). Pela Equação 1.5, $\lambda = 1,0153$, num intervalo de tempo mensal. Para confirmar os cálculos, podemos usar a Equação 1.4 para mostrar que, após 12 meses:

$$N_t = (1,0153)^{12} N_0 \quad \text{Expressão 1.20}$$

$$N_t = 1,2 N_0 \quad \text{Expressão 1.21}$$

Isto demonstra que $\lambda = 1,0153$ para um intervalo de tempo mensal é equivalente a $\lambda = 1,2$ para um intervalo de tempo anual.

Em suma, as previsões dos modelos exponenciais de crescimento populacional discreto e contínuo são qualitativamente semelhantes. No Capítulo 2 veremos como os modelos se comportam de uma forma bem diferente perante a limitação de recursos.

ESTOCASTICIDADE AMBIENTAL

A Equação 1.2 é inteiramente determinística. Se soubermos N_0 , r e t , podemos projetar o tamanho da população até a última casa decimal. Se recommencarmos os cálculos partindo das mesmas condições iniciais, obteremos sempre exatamente o mesmo tamanho. Num **modelo determinístico**, o resultado final é inteiramente determinado pelas condições iniciais, e nada é atribuído ao acaso.

Os modelos determinísticos representam uma visão idealizada de um mundo simples e ordenado. Mas o mundo real tende a ser mais incerto e mais complexo. Pense no transporte público. Algum passageiro alguma vez espera que o seu ônibus ou seu trem apareça *exatamente* à hora indicada na tabela? Pelo menos nas cidades dos Estados Unidos, os ônibus se atrasam, os trens se avariam, e os metrôns viajam a velocidades irregulares, tudo isto introduzindo incerteza (e ansiedade) na rotina diária do passageiro.

Poderíamos incorporar a complexidade de todas as causas da variação num modelo do transporte público? Não seria fácil. Mas podemos medir a hora de

chegada do ônibus, em cada dia. Depois de muitos dias de viagem, poderíamos calcular dois números que nos ajudariam a estimar a incerteza. O primeiro número é a hora **média** da chegada do ônibus. Se usarmos a variável x para indicar a hora de chegada, a média seria indicada por \bar{x} . Aproximadamente metade dos ônibus chegará depois de \bar{x} e a outra metade chegará antes. O segundo número que poderíamos calcular é a **variância** das horas de chegada (σ_x^2). A variância mede a variabilidade ou a incerteza associada à média. Se a variância for pequena, saberemos que na maior parte dos dias o ônibus chegará, por exemplo, dois minutos antes ou dois minutos depois da média. Mas se a variância for maior, a hora de chegada do ônibus a cada manhã pode ser de 20 minutos antes ou 20 minutos depois de \bar{x} . Obviamente, a nossa “estratégia de transporte” será afetada tanto pela média como pela variância de x .

Como podemos incorporar este tipo de incertezas num modelo de crescimento exponencial? Suponha que a taxa de crescimento instantânea muda imprevisivelmente com o tempo, em vez de ser uma simples constante. Incerteza no r significa que existem períodos bons e períodos maus para o crescimento populacional. Nos períodos bons, a taxa de natalidade é bem mais alta que a de mortalidade e a população aumenta rapidamente. Nos períodos maus, a diferença entre as taxas de natalidade e mortalidade é muito menor, ou mesmo negativa, de tal forma que a população cresce lentamente, podendo até diminuir por um curto intervalo de tempo. Mesmo sem especificar todas as causas biológicas dos períodos bons e maus, podemos desenvolver um modelo **estocástico** simples do crescimento populacional num ambiente variável. A variabilidade associada aos bons e maus anos de crescimento populacional é conhecida como a **estocasticidade ambiental**.

Imagine que uma população cresce exponencialmente com um **r médio** (\bar{r}) e uma **variância do r** (σ_r^2). Usaremos este modelo para prever a **média do tamanho da população** no tempo t (\bar{N}_t) e a **variância do tamanho da população** ($\sigma_{N_t}^2$). Assegure-se de que entende bem a diferença entre estas duas médias e estas duas variâncias: a média e a variância de r são usadas para prever a média e a variância de N .

A derivação do modelo estocástico fica além do âmbito deste livro, mas os resultados são bem compreensíveis. Primeiro, a média do tamanho de uma população submetida a estocasticidade ambiental é:

$$\bar{N}_t = N_0 e^{\bar{r}t} \quad \text{Equação 1.7}$$

Isto é praticamente igual ao modelo determinístico (Equação 1.2) com a diferença de que usamos o r médio para prever a média do N_t . No entanto, tal como na “família média” com 2,1 crianças, o \bar{N}_t pode não dar uma descrição muito exata⁵ de nenhuma população em particular. A Figura 1.3 mostra a simulação num computador de uma população crescendo com estocasticidade ambiental. Apesar de, a longo prazo, ela atingir o crescimento exponencial, a população

flutua consideravelmente entre períodos de tempo consecutivos. A variância do tamanho populacional no tempo t é dada por (May 1974a):

$$\sigma_{N_t}^2 = N_0^2 e^{2\bar{r}t} (e^{\sigma_r^2 t} - 1) \quad \text{Equação 1.8}$$

Podem obter-se outras expressões matemáticas desta variância, dependendo de como o modelo for formulado*. A Equação 1.8 diz-nos várias coisas sobre a variância da população. Primeiro, a variância populacional aumenta com o tempo. Tal como nas projeções de valores da bolsa, ou nas previsões do tempo, quanto mais distante o futuro que tentamos prever, mais incerta será a nossa estimativa. Metaforicamente, o crescimento populacional é como um funil que se torna cada vez mais largo com o passar do tempo (Figura 1.3). Em segundo lugar, a variância de N_t é proporcional tanto à média como à variância de r . Populações que crescem rapidamente, ou que têm um r variável, flutuam mais que populações de crescimento lento, ou de r relativamente constante. Finalmente, se a variância do r for zero, a Equação 1.8 colapsa para zero. Não haverá variância no N_t , e teremos regressado ao modelo determinístico.

Existe um limite para o quanto uma população pode variar em tamanho e ainda continuar persistindo. Se N flutua muito violentamente, a população pode “cair” no zero. Isto pode suceder mesmo que o \bar{r} seja suficientemente grande para permitir o crescimento rápido na população “média.” É praticamente garantido que, se a variância do r for superior ao dobro da média do r , a população extinguir-se-á devido à estocasticidade ambiental (May 1974a):

No nosso modelo determinístico, a população cresce exponencialmente desde que o r fosse maior que zero. Com estocasticidade ambiental, a média do tamanho da população também aumenta exponencialmente em função do \bar{r} . A diferença é que, se a variância do r for demasiado alta, haverá um risco mensurável de extinção da população.

ESTOCASTICIDADE DEMOGRÁFICA

A estocasticidade ambiental não é a única fonte de variabilidade afetando as populações. Mesmo com um r constante, uma população ainda pode flutuar devido à **estocasticidade demográfica**. A estocasticidade demográfica aparece, em parte, porque a maioria dos organismos se reproduz em unidades discretas:

$$\sigma_r^2 > 2\bar{r} \quad \text{Equação 1.9}$$

* NA: Tecnicamente, estamos substituindo o r da Equação 1.2 por $r + \sigma_r^2 w_t$, onde w_t designa uma distribuição de “ruído branco”. Isto resulta numa equação diferencial estocástica que, infelizmente, não tem uma solução única. Seguindo May (1974a), eu utilizei a solução de Ito para este problema. Biologicamente, a solução de Ito é apropriada porque ela aparece como uma aproximação de difusão ao modelo discreto de crescimento geométrico aleatório, semelhante à Expressão 1.15. Leitores interessados em mais detalhe deveriam consultar May (1973, 1974a) e Roughgarden (1979).

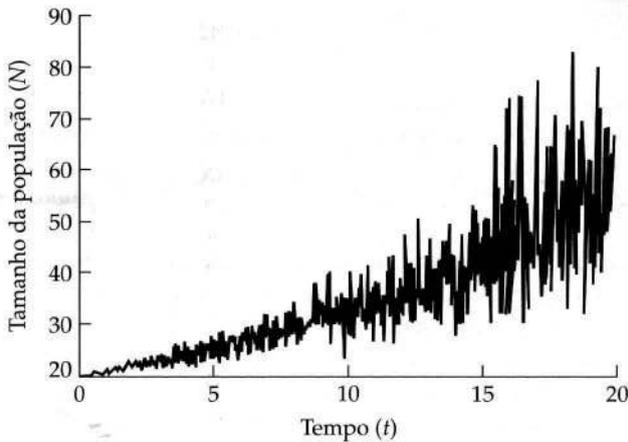


Figura 1.3 Crescimento exponencial com estocasticidade ambiental. Neste modelo, a taxa instantânea de crescimento flutua aleatoriamente com o tempo. Neste caso $N_0 = 20$; $r = 0,05$; $\sigma_r^2 = 0,0001$.

uma avestruz pode pôr 2 ovos ou 3, mas nunca 2,6! Algumas plantas clonais e corais podem reproduzir-se por fragmentação, e nesse sentido, “pedaços” de indivíduos podem contribuir para o crescimento populacional (ver Capítulo 3). Mas para a maioria dos organismos, o crescimento populacional é um processo discreto.

Se seguíssemos uma população ao longo de um curto período de tempo, veríamos que os nascimentos e mortes não são perfeitamente contínuos, ao contrário, eles ocorrem seqüencialmente. Suponha que a taxa de natalidade é o dobro da taxa de mortalidade. Isto significa que, numa seqüência, a chance de ocorrer um nascimento seria duas vezes maior que a chance de ocorrer uma morte. Num mundo perfeitamente determinístico, a seqüência de nascimentos e de mortes tomaria a seguinte forma: ...BBDBBDBBDBBD.... Mas, com estocasticidade demográfica, poderíamos encontrar algo como: ...BBBDDDBBBBBD.... Por mera casualidade, podemos deparar com uma seqüência de quatro nascimentos consecutivos antes de encontrar uma morte na população. Esta estocasticidade demográfica é análoga à deriva genética, onde as freqüências alélicas de populações pequenas sofrem alterações aleatórias*. Num modelo de estocasticidade demográfica, a probabilidade de um nascimento ou de uma morte depende dos valores relativos de b e d :

$$P(\text{nascimento}) = \frac{b}{(b + d)} \quad \text{Equação 1.10}$$

$$P(\text{morte}) = \frac{d}{(b + d)} \quad \text{Equação 1.11}$$

Suponha que, para uma população de chimpanzés, $b = 0,55$ nascimentos / (indivíduo · ano) e que $d = 0,50$ mortes / (indivíduo · ano). Isto leva a um r de 0,05 indivíduos / (indivíduo · ano), com o respectivo tempo de duplicação de 13,86 anos (Equação 1.3). Pelas Equações 1.10 e 1.11, a probabilidade de nascimento é $[0,55 / (0,55 + 0,50)] = 0,524$, e a probabilidade de morte é $[0,55 / (0,55 + 0,50)] = 0,476$. Note que a soma destas probabilidades tem de ser 1,0, porque os únicos “eventos” que podem acontecer nesta população são nascimentos e mortes. Como um nascimento é mais provável que uma morte, a população de chimpanzés, em média, aumentará. Todavia, o crescimento da população já não pode ser projetado com precisão; aleatoriamente, poderia aparecer uma seqüência contígua de nascimentos ou de mortes na população. A Figura 1.4 mostra a simulação do crescimento de 4 populações num computador, cada uma começando com 20 indivíduos e crescendo com nascimentos e mortes estocásticas. Note que duas destas populações diminuíram abaixo do valor de N_0 , apesar do r ser maior que zero.

Tal como na análise de estocasticidade ambiental, estamos interessados na média do tamanho populacional e na sua variância. A média do tamanho populacional no tempo t será novamente dada por:

$$\bar{N}_t = N_0 e^{rt} \quad \text{Equação 1.12}$$

da mesma forma que no modelo determinístico. A equação da variância do tamanho populacional depende da igualdade ou desigualdade entre as taxas de mortalidade e natalidade. Se b e d forem exatamente iguais, em média a população não aumentará, e a variância do tamanho populacional no tempo t será (Pielou 1969):

* NA: Tal como na análise da estocasticidade ambiental, as equações dependem dos detalhes biológicos do modelo. Uma das formulações da estocasticidade ambiental assume que os indivíduos de uma população vivem e morrem em momentos aleatórios independentemente uns dos outros. Neste caso, as longevidades têm uma distribuição exponencial com média $1 / (b + d)$. No final da sua vida, um indivíduo pode se reproduzir com uma probabilidade $b / (b + d)$ (Equação 1.10) ou morrer com probabilidade $d / (b + d)$ (Equação 1.11). A independência dos nascimentos e das mortes de indivíduos resulta na Equação 1.15 de onde podemos obter a probabilidade de extinção da população.

Outra formulação da estocasticidade demográfica utiliza um modelo matricial (Markov) para descrever as alterações no tamanho da população. Neste caso, a população se mantém num tamanho de N indivíduos por um tempo que segue uma distribuição exponencial com média $1 / N(b + d)$. No final deste tempo, a população pode aumentar para $N + 1$ com probabilidade $b / (b + d)$ (Equação 1.10), ou diminuir para $N - 1$ com probabilidade $d / (b + d)$ (Equação 1.11). Leitores interessados em mais detalhes devem consultar Iosifescu & Tăutu (1973).

$$\sigma_{N_t}^2 = 2N_0bt$$

Equação 1.13

Se b e d não forem iguais, use a seguinte variância:

$$\sigma_{N_t}^2 = \frac{N_0(b+d) e^{rt}(e^{rt}-1)}{r}$$

Equação 1.14

Tal como no modelo de estocasticidade ambiental, a variância da população aumenta com o tempo, e existe um risco de extinção mesmo para populações com um r positivo. A estocasticidade demográfica é especialmente relevante em populações pequenas, porque não é necessária uma seqüência de mortes

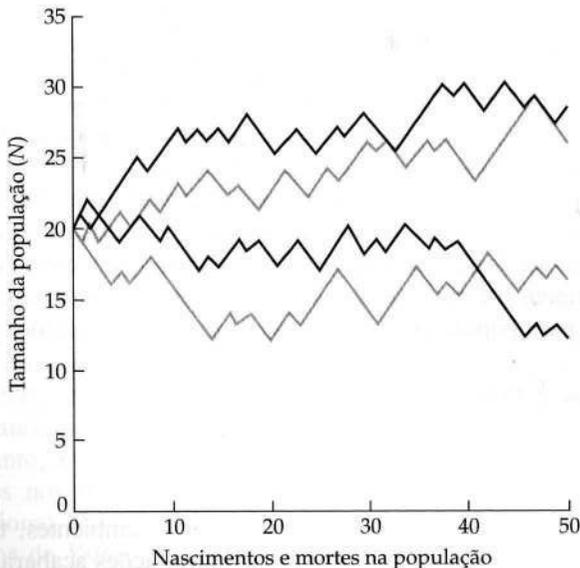


Figura 1.4 Simulação de crescimento populacional com estocasticidade demográfica. Cada linha representa a trajetória de uma população e todas as linhas começam com um N de 20 indivíduos. $b = 0,55$ nascimentos / (indivíduo \cdot ano) e $d = 0,50$ mortes / (indivíduo \cdot ano). Apesar das condições iniciais serem idênticas, no final da simulação duas das populações acabam por descer abaixo do tamanho populacional inicial. Note que o eixo dos x não representa o tempo absoluto, mas sim a acumulação seqüencial de eventos (nascimentos e mortes) na população.

muito longa para levar uma população pequena à extinção. Conseqüentemente, a probabilidade de extinção depende não só dos valores relativos de b e d , mas também do tamanho inicial da população. Esta probabilidade de extinção é:

$$P(\text{extinção}) = \left(\frac{d}{b}\right)^{N_0} \quad \text{Equação 1.15}$$

No exemplo dos chimpanzés, se inicialmente houvessem 50 indivíduos, a chance de extinção seria $(0,50/0,55)^{50} = 0,009 = 0,9\%$. Todavia, se a população inicial fosse de 10 chimpanzés, a chance de extinção seria $(0,50/0,55)^{10} = 0,386 = 38,6\%$.

As Equações 1.13 e 1.14 também demonstram que a estocasticidade demográfica depende não só da diferença entre b e d , mas também da magnitude destas duas taxas. Populações com alta natalidade e mortalidade serão mais variáveis que populações com taxas baixas. Assim, uma população com $b = 1,45$ e $d = 1,40$ flutuará mais do que uma população com $b = 0,55$ e $d = 0,50$. Em ambas as populações $r = 0,05$, mas na primeira a taxa de substituição de indivíduos é muito mais rápida, e conseqüentemente é muito mais alta a chance de encontrar uma seqüência de vários nascimentos ou mortes consecutivas.

Em suma, a média do tamanho populacional em modelos estocásticos de crescimento exponencial é a mesma que no modelo determinístico que derivamos originalmente. Num mundo estocástico, as populações podem flutuar devido a mudanças ambientais que afetam a taxa intrínseca de crescimento (estocasticidade ambiental) e devido à seqüência aleatória dos nascimentos e mortes (estocasticidade demográfica). Para ambos os tipos de variabilidade, uma população pode flutuar tanto que a extinção se torna possível, mesmo se a média da taxa intrínseca de crescimento for maior que zero. A estocasticidade demográfica é muito mais relevante para populações pequenas do que para populações grandes.

Exemplos Empíricos

FAISÕES DA ILHA *PROTECTION*

Os humanos introduziram muitas espécies em novos ambientes, tanto intencionalmente como por acidente. Algumas destas introduções acabaram por se converter em interessantes experimentos ecológicos. Por exemplo, em 1937, oito faisões (*Phasianus colchicus torquatus*) foram introduzidos na Ilha *Protection* ao largo da costa do Estado de Washington, no Noroeste dos Estados Unidos (Lack 1967). A ilha, além de ter abundantes recursos alimentares, não tinha raposas nem outros predadores de aves. O local estava demasiadamente longe da costa para que algum faisão conseguisse voar até lá, de forma que a migra-

ção não influenciava o tamanho da população. Entre 1937 e 1942, a população aumentou até quase 2000 aves (Figura 1.5a, b). A curva mostra um crescimento dentado, semelhante ao do modelo discreto de crescimento populacional. Esta forma resulta da sazonalidade da reprodução dos faisões, cujas crias eclodem na Primavera. As mortes acontecem continuamente ao longo do ano.

A população inicial de oito faisões já tinha aumentado para 30 no início de 1938. Se assumirmos que até então os recursos não tinham limitado o crescimento, podemos estimar λ como $(30/8) = 3,75$, com o r correspondente de $\ln(3,75) = 1,3217$ faisões / (faisão \cdot ano). Podemos usar esta estimativa para prever o tamanho da população de acordo com o modelo de crescimento exponencial, e comparar a previsão com o tamanho real, observado na ilha ao longo do tempo. As previsões iniciais do modelo eram relativamente exatas, mas a partir de 1940, o modelo sobre-estimou o tamanho da população. Em 1942, a população tinha atingido 1898 aves, enquanto a previsão do modelo já era seis vezes maior (11.488 aves). Esta diferença provavelmente reflete o esgotamento de recursos na ilha pela população crescente de faisões. Infelizmente, este interessante experimento ecológico foi interrompido abruptamente durante a II Guerra Mundial quando o Exército dos Estados Unidos montou um campo de treinamento na ilha e comeu prontamente todos os faisões!

URSOS PARDOS DO PARQUE NACIONAL DE *YELLOWSTONE*

No passado, o Urso pardo (*Ursus arctos horribilis*) distribuía-se por quase toda a América do Norte. Hoje, a sua distribuição nos 48 estados contíguos dos Estados Unidos reduz-se a seis populações fragmentadas no Noroeste, algumas delas com menos de 10 indivíduos. O Parque Nacional de *Yellowstone* suporta uma das maiores populações restantes, que flutua marcadamente de ano para ano (Figura 1.6).

Claramente, os dados populacionais dos Ursos pardos não se ajustam a um modelo de crescimento exponencial simples, mas eles podem ser descritos por um modelo exponencial mais complexo que incorpora estocasticidade ambiental (Dennis et al. 1991). A estimativa de r fornecida por este modelo é de $-0,003034$ ursos / (urso \cdot ano), sugerindo que, a longo prazo, a população diminuirá lentamente. No entanto, a variância desta estimativa é relativamente grande, portanto não deveríamos nos surpreender ao encontrar períodos ocasionais de crescimento populacional. Com base neste modelo, o prognóstico para a população de Ursos pardos de *Yellowstone* não é bom. O modelo prevê que a população certamente descerá abaixo dos 10 indivíduos, nível que praticamente garante a extinção. Todavia, como o r é próximo de zero e a sua variância é grande, a estimativa do tempo até à extinção é de 200 anos. Assim, o modelo sugere que a população não está sujeita a um grande risco imediato de extinção, mas que, a longo prazo ela é capaz de atingir níveis perigosamente baixos.

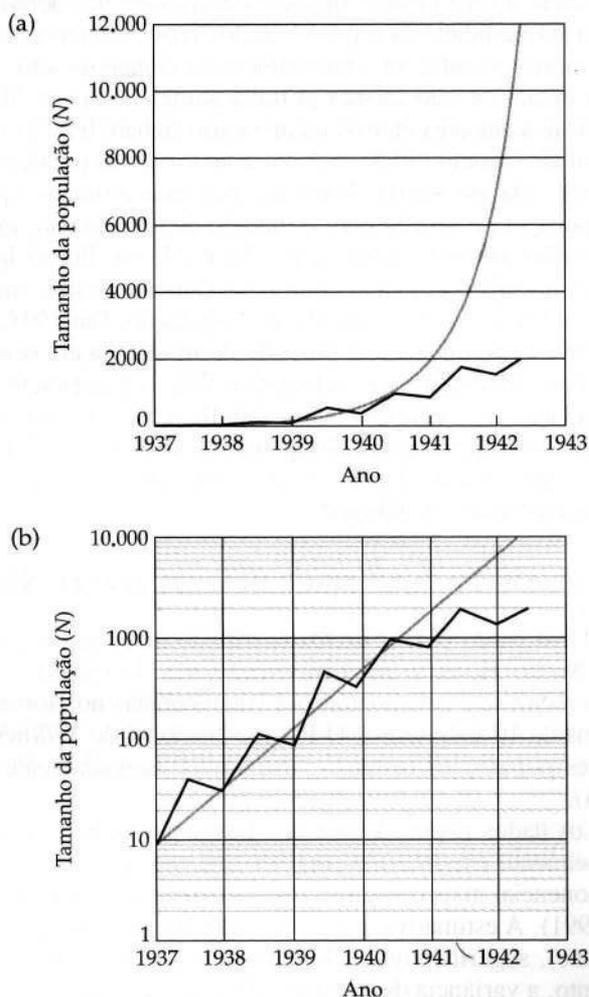


Figura 1.5 Crescimento populacional do faisão (*Phasianus colchicus torquatus*) introduzido na ilha Protection. A linha fina mostra a trajetória de crescimento exponencial hipotética, com $r = 1,3217$ indivíduos / (indivíduo \cdot ano); a linha grossa mostra o tamanho populacional observado. Para comparação, os tamanhos populacionais foram representados numa escala linear em (a) e numa escala logarítmica em (b). Note que a escala logarítmica é de base 10, não de base e . (Dados de Lack 1967.)

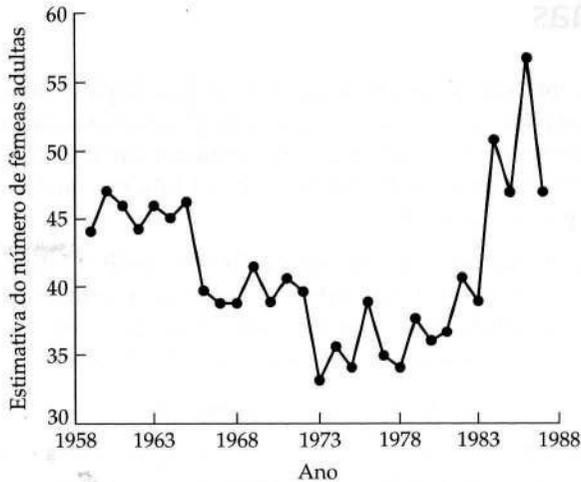


Figura 1.6 Tamanho da população de urso pardo (*Ursus arctos horribilis*) no Parque Nacional de *Yellowstone*. Estes dados foram usados para construir um modelo de crescimento exponencial que incorpora estocasticidade ambiental. A estimativa de r resultante deste modelo foi de $-0,003034$ indivíduos / (indivíduo \cdot ano). (Segundo Dennis et al. 1991.)

Esta projeção assume que a variabilidade subjacente a b e d será mantida no futuro. Desta forma, o modelo não incorpora acontecimentos catastróficos, tais como o incêndio de *Yellowstone* em 1988, ou futuras alterações na atividade humana e na estratégia de manejo do parque, como o encerramento em 1970-1971 das lixeiras do parque, que eram uma importante fonte de alimento para os ursos. Como este modelo retrata o crescimento exponencial num ambiente estocástico, ele não incorpora a limitação de recursos, que poderia levar a previsões distintas (ver Capítulo 2). Finalmente, as previsões do modelo mudarão à medida que novos dados dos censos anuais de ursos forem sendo incorporados. Cada vez mais, os biólogos da conservação e os gestores de parques usam modelos populacionais quantitativos para estimar o risco de extinção de espécies em perigo. Uma grande parte destes modelos se baseia nos princípios de crescimento exponencial que desenvolvemos neste capítulo.

Problemas

- 1.1 Em 1993, quando foi escrita a primeira edição inglesa deste livro, esperava-se que a população humana mundial duplicasse em aproximadamente 50 anos. Assumindo que o crescimento é contínuo, calcule o r para a população humana. Se a população de 1993 era de 5,4 bilhões, qual seria a população projetada para o ano 2000?

O futuro chegou! Em 2 de Agosto de 2000, a melhor estimativa para a população mundial era de 6,087 bilhões – só um pouco maior que as projeções do modelo em 1993. Para ver a estimativa atual da população humana, visite a página do departamento de censos dos Estados Unidos:

<http://www.census.gov/main/www/popclock.html>

Este portal tem um “relógio” em tempo real, que mostra estimativas da população dos Estados Unidos e do mundo. Qual é a data de hoje para você, leitor, e qual é a população humana nesse momento?

- 1.2 Você está estudando uma população de 3000 besouros. Durante o período de um mês você registrou 400 nascimentos e 150 mortes na população. Estime r e projete o tamanho da população daqui a seis meses.
- 1.3 Durante cinco dias consecutivos, você mediu o tamanho de uma população de planárias em crescimento como 100, 158, 315 e 794 indivíduos. Faça um gráfico do logaritmo (base e) do tamanho da população e use-o para estimar r .
- 1.4 Uma população de ervas anuais aumenta o seu tamanho em 12% ao ano. Qual é o tempo de duplicação aproximado?
- * 1.5 Você está estudando uma população de orquídeas ameaçada, para a qual $b = 0,0021$ nascimentos / (indivíduo \cdot ano) e $d = 0,0020$ mortes / (indivíduo \cdot ano). Atualmente a população tem 50 plantas. Existe um plano de construção de um centro comercial que eliminaria metade do habitat das orquídeas e reduziria a população para 30 plantas. Estime o impacto do plano de construção sobre a probabilidade de extinção das orquídeas.