

# 5 Estrutura, Crescimento e Declínio Populacionais

**U**ma determinada população vegetal aumenta, decresce ou permanece estável numericamente? Qual é a sua composição genética? Como as plantas estão dispostas espacialmente na população? Perguntas dessa natureza são essenciais tanto para a ecologia básica quanto para a aplicada. Por exemplo, os biólogos estudiosos da evolução podem querer entender a ação da seleção natural sobre determinadas características das plantas, enquanto os silvicultores podem estar interessados em maximizar a sobrevivência de espécies arbóreas que foram atacadas por um besouro; os agricultores podem estar preocupados em controlar a invasão de ervas daninhas e os biólogos da conservação podem tentar evitar o declínio de uma espécie vegetal rara. Todos eles deveriam estar respondendo perguntas que, ao menos parcialmente, situam-se no domínio da “**dinâmica de populações**” – o estudo das mudanças nos números, na composição e na variação espacial dentro das populações.

Ao estudar esses problemas, examinamos as propriedades das populações, mas não dos seus indivíduos. Por exemplo, uma semente pode ser deslocada para uma certa distância de sua planta-mãe, porém a população possui uma distância média de dispersão. Um indivíduo germina e morre em dias específicos, mas uma população possui taxas de germinação e de mortalidade. A distinção entre as propriedades individuais e populacionais pode, às vezes, ser difusa; por exemplo, as taxas líquidas de transpiração e de fotossíntese de árvores em um dossel denso dependem de propriedades individuais e de propriedades da população, tais como número, tamanhos, espaçamento entre indivíduos. As populações não apenas apresentam propriedades que os indivíduos não possuem, mas as propriedades em nível de população podem ser mais do que a simples soma das propriedades dos indivíduos. Essas propriedades emergentes serão discutidas em detalhes no Capítulo 9.

Os ecólogos muitas vezes fazem a distinção entre fatores “**dependentes da densidade**” e “**independentes da densidade**” que afetam o crescimento populacional. Alguns fatores que afetam o crescimento populacional podem não depender da densidade da população (número de indivíduos por unidade de área). Por exemplo, se 90% das plântulas morrerem a cada ano por causa de secas sazonais, independentes do número de plantas no entorno delas, os ecólogos poderiam afirmar que essas secas atuam como um fator independente da densidade. Se a mortalidade aumenta além desse nível em locais com densidade alta (porque as plântulas competem por água), os ecólogos poderiam utilizar a denominação “mortalidade dependente da densidade” para descrever as mortes adicionais. A distinção entre os fatores demográficos dependentes e independentes da densidade frequentemente é adequada e, em todo caso, a independência de densidade é um bom ponto de partida para averiguar o crescimento populacional.

A maioria dos estudos demográficos de populações vegetais utiliza abordagens independentes da densidade. Embora muitos estudos estimem taxas de crescimento populacional, e essas taxas dependam da densidade, tais estimativas são utilizadas



Hal Caswell

somente como indicadoras do *status* atual da população e não como previsões do tamanho populacional futuro. Hal Caswell, um importante pesquisador de demografia teórica, estabeleceu uma analogia adequada: o velocímetro de um carro fornece uma informação importante sobre a velocidade em curso, mas seria pouco informativo se tivesse que prever quanto o carro

terá percorrido em uma determinada distância em uma hora.

O conceito de densidade deve ser aplicado com cautela no estudo de plantas. Por exemplo, John Harper (1977) ressaltou que a densidade média de uma população não é o valor mais importante a ser medido quando se considera a competição entre plantas. Uma vez que as plantas são sésseis – enraizadas – elas em geral competem somente com os seus vizinhos próximos, não com plantas mais distantes da mesma população. Desse modo, quando se considera a competição, é necessário pensar em dependência da densidade em uma escala bastante localizada. Para outros fenômenos, outras escalas espaciais podem ser importantes; por exemplo, muitos patógenos podem se dispersar por distâncias consideráveis, de modo que a densidade média de uma área maior pode ser um valor útil para compreender o processo de enfermidade de uma população vegetal. Uma maneira mais geral de caracterizar esses diferentes tipos de fenômenos seria distinguir entre mudanças na população que dependam de interações entre indivíduos (tais como a competição) e mudanças que não necessitem tais interações.

Neste capítulo, enfocaremos a dinâmica populacional independente da densidade. Não há modelos gerais para crescimento populacional dependente da densidade (Buckley et al., 2001; Caswell, 2001). Os modelos existentes muitas vezes envolvem equações matemáticas complexas; os modelos independentes da densidade são, às vezes, boas aproximações desses modelos (Grant e Benton, 2000; Caswell 2001; Buckley et al., 2003). Nos Capítulos 10 e 11, discutiremos mudanças populacionais dependentes da densidade.

### **Algumas questões no estudo do crescimento populacional vegetal**

O que controla o crescimento e o declínio de populações vegetais? A mudança no tamanho populacional é determinada pelos números de nascimentos e mortes, mais o número de indivíduos que imigram, menos o número de indivíduos que emigram. Por meio de censos regulares, os ecólogos geralmente obtêm dados sobre a mudança no tamanho populacional – contagem anual ou mesmo semanal de indivíduos. Se pensarmos no primeiro censo, ocorrido no tempo  $t$ , e o próximo censo ocorrido no tempo  $t+1$ , podemos descrever a mudança no tamanho da população como

$$n(t+1) = n(t) + B(t) - D(t) + I(t) - E(t)$$

Nessa fórmula, os  $n$  são os tamanhos da população durante os censos sequenciais. Por exemplo,  $n(t)$  poderia ser o número de indivíduos de *Pinus ponderosa* (pinheiro ponderosa, Pinaceae) no primeiro ano de um censo e  $n(t+1)$  o número no ano seguinte.  $B_t$  é o número de nascimentos durante o censo,  $D_t$  o número de mortes,  $I_t$  o número de imigrantes de outras populações e  $E_t$  o número de emigrantes da população.

A relação na equação pode parecer banal. A despeito de sua simplicidade, ela é um importante ponto de partida porque nos ajuda a enfocar alguns fatores importantes que afetam o crescimento populacional. Ela também destaca algumas diferenças relevantes entre populações vegetais e animais e alguns conceitos importantes em ecologia vegetal.

Essa equação implica vários processos equivalentes que podem afetar o tamanho populacional vegetal. Isso sugere que o mesmo crescimento populacional poderia ocorrer, por exemplo, pelo aumento no número de nascimentos ou pelo decréscimo no número de mortes. Contudo, como veremos em muitas passagens neste capítulo, a vida geralmente não é tão simples. Essa equação assume que todos os indivíduos de uma população são demograficamente equivalentes – têm as mesmas probabilidades de gerar descendentes, de morrer ou de migrar – o que não costuma ser verdadeiro. As plantas grandes de uma população em geral exercem efeitos diferentes das pequenas, assim como plantas velhas normalmente têm efeitos diferentes das jovens. Geralmente, a adição de  $x$  nascidos não equivale à redução do número de mortes por  $x$ . Porém, mais itens devem ser adicionados à equação.

O que entendemos por “nascimento” e “morte” em populações vegetais? A resposta depende do enfoque: se pensarmos em nascimentos e mortes de indivíduos geneticamente distintos (**genetas**) ou se os indivíduos podem ser fisiologicamente independentes, mas não necessariamente geneticamente distintos (**rametas**, Figura 6.10). Uma maneira adequada e direta de distingui-los é lembrar que cada novo geneta é também um novo rameta, mas o inverso não é necessariamente verdadeiro – um indivíduo novo (em potencial) fisicamente independente não é necessariamente um novo indivíduo genético.

Novos genetas são formados pela fecundação de um óvulo e a maturação da semente resultante (Figura 7.5). Em espécies vegetais que nunca se propagaram por clones (vegetativamente) – como a maioria das ervas anuais – cada geneta é um rameta único. Os ecólogos vegetais geralmente pensam em nascimento quando a semente está madura (ou seja, quando o embrião está totalmente formado) ou quando a planta-mãe desprende a semente. A germinação da semente não é considerada um evento de nascimento, porque as sementes já são novos indivíduos bem antes de germinarem – fisiologicamente independentes e (em geral) geneticamente distintos de seus pais. Além disso, as sementes muitas vezes vivem no solo por muito tempo, às vezes anos, antes da germinação. As populações

vegetais possuem um **banco de sementes** quando estas persistem no solo de ano a ano sem germinarem

Muitas plantas podem ter propagação clonal, por meio da produção de estruturas que contêm tecidos capazes de produzir uma nova planta geneticamente idêntica à planta-mãe. Nessas espécies, cada geneta consiste geralmente em múltiplas rametas, alguns dos quais podem ser fisiologicamente independentes. Portanto, a discussão sobre taxas de nascimento e morte nessas populações vegetais significa que devemos primeiro decidir se estamos estudando a mudança no número de genetetas ou de rametas. Os estudos do número de genetetas utilizariam uma definição de nascimento como exposta anteriormente: os recém-nascidos consistiriam apenas em novas sementes. Os estudos do número de rametas contariam todos os novos indivíduos, incluindo novas sementes e novos brotos, porque todos eles são novas rametas. Qual é a melhor definição? Isso depende das perguntas propostas.

Essa distinção entre rametas e genetetas afeta a maneira de pensar a respeito da dispersão entre populações (os termos  $I(t)$  e  $E(t)$ ). A maioria das plantas adultas é sésstil, mas (considerando a definição anterior) as sementes são por certo plantas geralmente móveis. De modo semelhante, os grãos de pólen costumam ser plantas móveis (um grão de pólen, o gametófito masculino de gimnospermas e angiospermas, é multicelular e geneticamente diferente do esporófito que o produziu; ver Capítulo 7). Por isso, não deveria surpreender que a ecologia e a dispersão de grãos de pólen e sementes continuam sendo alvo de muitas pesquisas em ecologia vegetal. Porém, algumas plantas podem se dispersar igualmente por fragmentação clonal. Por exemplo, muitos cactos do gênero *Opuntia* (Cactaceae, Figura 5.1) perdem partes que são transportadas por animais ou por correntes de tempestades; essas partes podem enraizar e crescer e transformar-se em plantas maduras. Na outra extremidade do gradiente de umidade, a dispersão de fragmentos clonais de ervas marinhas do gênero *Zostera* (Zosteraceae) pode ser importante no estabelecimento de novas populações (Barrett et al., 1993). Como é possível que a maioria dos tecidos vegetais gerem indivíduos inteiramente funcionais, a dispersão por fragmentação pode ser um fenômeno comum.

A dispersão por fragmentação clonal tem uma outra implicação: a dispersão de sementes indica que um indivíduo imigrante para uma população deve ser emigrante de uma outra. Com a dispersão por fragmentação isso não é tão claro: enquanto um fragmento emigra, o restante do geneta do qual ele foi derivado pode permanecer no local. Entretanto, isso não significa que a dispersão por fragmentação seja "franqueada". Na verdade, isso tem uma consequência óbvia: o geneta em fragmentação é o conjunto de rametas menores. Uma vez que a sobrevivência e a fertilidade dos rametas geralmente dependem, ao menos em parte, do seu tamanho (biomassa), é possível que esse tipo de fragmentação clonal afete a sobrevivência do geneta como um todo. Como as dinâmicas populacionais de genetetas e de rametas afetam-se mutuamente ainda é uma questão em aberto.

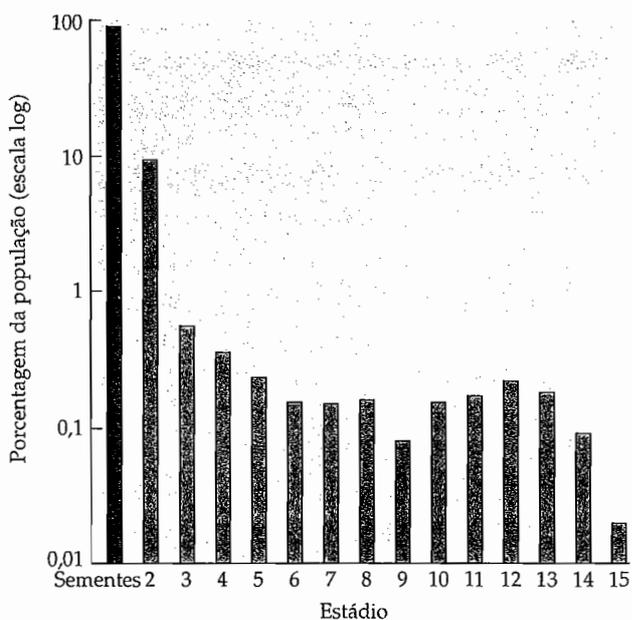


**Figura 5.1** Muitos cactos do gênero *Opuntia*, em especial os cactos gigantes do oeste dos EUA (*chollas*), que possuem entrenós cilíndricos, dispersam-se parcialmente por fragmentação clonal; alguns dos fragmentos enraízam e estabelecem novas rametas. *Opuntia fulgida*, mostrada nesta foto, é conhecida como "cacto saltador", porque seus entrenós se destacam muito rapidamente; pessoas que se deslocam por entre estas plantas, incluindo os pesquisadores, têm surpresas não muito agradáveis! (fotografia de S. Scheiner)

### Estrutura populacional

A seção anterior sugere uma conclusão importante: quando estudamos populações vegetais, geralmente necessitamos dar atenção não somente ao número total de indivíduos, mas igualmente às **classes de desenvolvimento** dos indivíduos e as frequências relativas de cada classe na população. As classes de desenvolvimento são em geral definidas pela combinação da idade (p. ex., de 5 a 10 anos de vida), pelo estágio da história de vida (p. ex., semente, plântula, juvenil, indivíduo adulto maduro), pelo tamanho (p. ex., classes de 0-2 cm, 2-4 cm, >4 cm de altura) ou por outras indicações de *status* (p. ex., suprimida, árvore do dossel). A **estrutura** de uma população é a descrição da frequência relativa de cada classe de desenvolvimento (Figura 5.2).

O conhecimento sobre a estrutura populacional é importante por duas razões. Em primeiro lugar, diferentes tipos de indivíduos exercem efeitos distintos sobre o crescimento populacional, de modo que os ecólogos precisam saber quais tipos de indivíduos estão presentes, assim como suas quantidades. Esse aspecto vale tanto para populações de plantas quanto de animais. Um bom



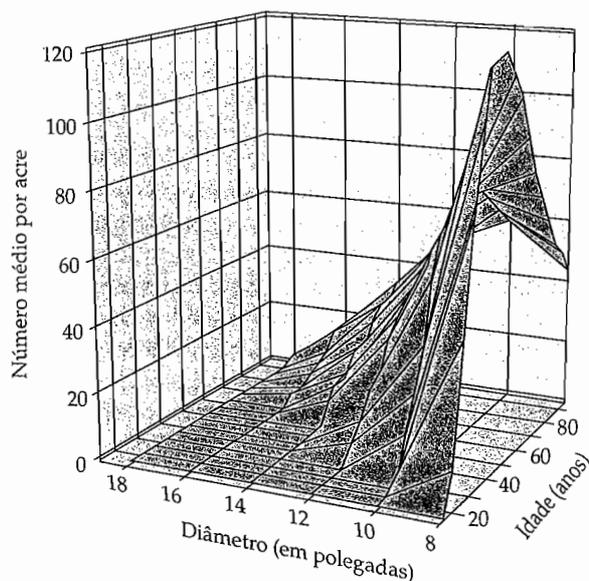
**Figura 5.2** Estrutura de desenvolvimento de uma população de *Pentachiletira macroloba* (Fabaceae), uma espécie arbórea tropical, na ilha do Barro Colorado, Panamá. Os estádios de 2 a 7 são incrementos de 50 cm em altura. Os estádios subsequentes estão fundamentados no diâmetro à altura do peito (DAP): estádios 8 2 a 5 cm; 9, 5 a 10 cm; 10, 10 a 20 cm; estádios de 11 a 14, 20 cm de incremento cada; estágio 15, plantas acima de 100 cm. Assim, 88% da população são sementes e 9% são plântulas de 0 a 50 cm de altura (segundo Hartshorn, 1975).

exemplo é a espécie arbórea gigante *Sequoia sempervivens* (sequoia, Taxodiaceae). A adição de 100 sementes à população dessa espécie terá um efeito no crescimento bem diferente do que a adição de 100 indivíduos maduros. Se se tem interesse em realizar um censo, com certeza deve-se contar as sementes, as plântulas, os juvenis e os indivíduos adultos, distinguindo-se claramente cada classe de desenvolvimento.

A segunda razão diz respeito às plantas individualmente: os indivíduos vegetais podem variar em muitas ordens de grandeza em relação ao tamanho, à forma, ao *status* fisiológico, e, conseqüentemente, quanto a sua importância para o crescimento populacional. Os animais certamente também variam em tamanho e na contribuição ao crescimento populacional. Porém, como uma boa aproximação, podemos prever as **taxas vitais** – taxa reprodutiva e chance de sobrevivência – de humanos, cangurus ou de ouriços, se conhecermos a idade desses indivíduos. Portanto, muitas populações animais (em especial de mamíferos e aves) podem ser consideradas como tendo **estrutura etária**. Para descrever tais populações, necessitamos conhecer quantos indivíduos existem em cada classe de idade. Os métodos utilizados para o estudo dessas populações são **fundamentados na idade**, exigindo apenas informação sobre a estrutura etária da população. E populações com estrutura etária possuem uma propriedade conveniente: um urso com  $x$  anos de vida hoje poderá estar morto ou possuir  $x+1$  ano de vida daqui a um ano.

Para muitas populações de plantas, o estágio de desenvolvimento desempenha um papel mais importante na determinação da aptidão demográfica do que a idade; em outras palavras, as populações de plantas estão em geral **estruturadas em estágios** de desenvolvimento (Figura 5.2). Isso parece óbvio no caso do esforço reprodutivo, porque o número de flores e frutos costuma depender do tamanho da planta. É comum a sobrevivência e o subsequente crescimento dependerem do que tamanho mais do que da idade da planta. Em geral, as plantas mais velhas são as maiores, mas na maioria das espécies vegetais há uma grande variação de tamanho para uma determinada idade (Figura 5.3). Com isso, para estudos de demografia vegetal, com frequência é mais útil empregar métodos **com base em estágios** de desenvolvimento do que métodos que tem como base a idade.

Por outro lado, podemos pensar que seja importante conhecer a idade cronológica por várias razões. A idade é muito importante dentro de um contexto evolutivo; por exemplo, se quisermos entender como a composição genética de uma população muda com o tempo, necessitamos saber as idades dos indivíduos. De modo similar, necessitamos da idade para estudar a evolução das características das histórias de vida dos organismos (ver Capítulo 8). Como veremos em vários exemplos adiante, a idade é, muitas vezes, um determinante significativo da sobrevivência e reprodução. Por fim, uma árvore que se torna localmente dominante no dossel de uma floresta aos 20 anos de idade é provável que apresente uma estrutura do lenho diferente (e, portanto, diferente chance de sobrevivência) de outra que se torna dominante aos 100 anos de vida. Todavia, a idade sozinha não é um bom preditor de taxas vitais vegetais; em geral, necessita-se de informação sobre os estágios de desenvolvimento.



**Figura 5.3** Relação média entre idade e tamanho em *Pinus palustris* (pinheiro-de-folha-longa, Pinaceae) no sudeste dos EUA. O gráfico mostra o número médio de indivíduos por acre de um determinado tamanho corporal, em relação à idade do estande. Essa espécie frequentemente cresce em grupos nos quais as idades são iguais (dados de Forbes, 1930).

Até a década de 1980 houve dúvida a respeito da importância relativa da idade e do estágio de desenvolvimento na demografia vegetal. Em livros-texto mais antigos, por exemplo, encontravam-se muitas vezes discussões sobre o problema da “demografia baseada na idade versus baseada em estágios de desenvolvimento”. Hoje em dia está claro que, quando a idade cronológica é importante, ela geralmente o é apenas dentro de uma determinada classe de desenvolvimento (Caswell, 2001). Por exemplo, Susan Kalisz (1991) mostrou que em *Collinsia verna* (Maria-dos-olhos-azuis, Campanulaceae; Figura 5.4), uma espécie herbácea, a idade exerce um papel importante no banco de sementes: sementes de um ano de vida possuem uma chance diferente de germinação, quando comparadas a sementes de dois anos, além de uma chance diferente de sobrevivência como sementes viáveis. Da maneira semelhante, Margaret Cochran e Stephen Ellner (1992) verificaram que, na orquídea *Cypripedium acaule* (Orchidaceae; Figura 5.5), a sobrevivência de caules (subterrâneos) de ano a ano depende da idade e que a sobrevivência das plantas dormentes depende do tempo que elas permanecem nesse estágio.

Portanto, embora a idade possa ser importante, para as plantas ela é frequentemente um parâmetro impossível de determinar. Embora muitas espécies arbóreas de zonas temperadas produzam anéis de crescimento anuais fidedignos (Figura 12.11), a maioria das espécies herbáceas e arbustivas não produzem qualquer marca cronológica visível. A não ser que trabalhemos com indivíduos marcados de idades conhecidas, em geral não sabemos as idades de plantas (não obstante, veja o texto a seguir “Idade e estágio de desenvolvimento, uma Revisão”).

#### Algumas estruturas populacionais específicas para plantas

Por que as plantas são mais variáveis do que os animais? A razão principal é a sua estrutura modular: um indiví-



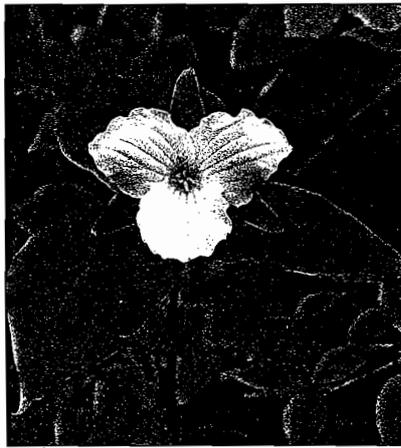
Figura 5.4 A espécie *Collinsia verna* (Maria-dos-olhos-azuis, Campanulaceae) é uma planta anual da parte leste da América do Norte cujo banco de sementes tem estrutura etária. As plantas originadas de sementes de idades diferentes possuem chances de sobrevivência e de reprodução distintas (foto cortesia de S. Kalisz).



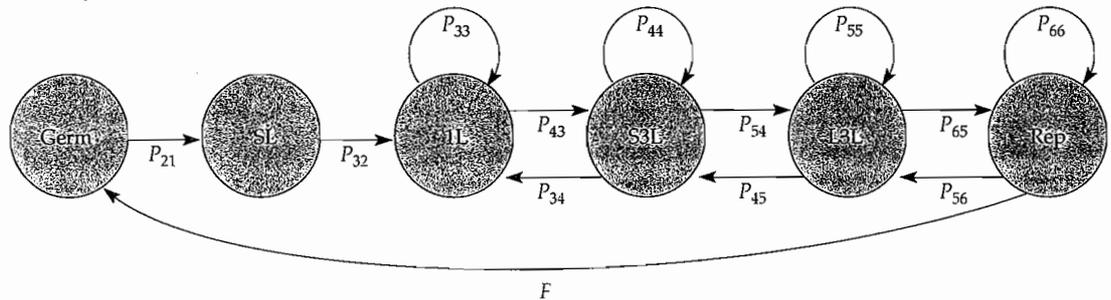
Figura 5.5 *Cypripedium acaule* (Orchidaceae), espécie de orquídea terrestre do leste da América do Norte. Após a germinação, um caule desenvolve-se abaixo do solo por, no mínimo, dois anos; subsequentemente, por ano, cada planta produz zero, uma ou duas folhas acima do solo, mas ela pode permanecer dormente por vários anos (foto cedida por J. Delphia).

duo vegetal é um sistema de unidades repetidas, como veremos no Capítulo 7. A modularidade significa que as plantas possuem padrões de crescimento muito flexíveis. Ela significa também que as plantas podem perder grandes partes de seus corpos e ainda assim permanecerem vivas. Em outras palavras, as plantas podem realmente diminuir de ano para ano. Elas também podem entrar em dormência por um ano ou mais. Por exemplo, em *C. acaule* (Figura 5.5), alguns indivíduos adultos em uma população podem não aparecer acima do solo num determinado ano (Cochran e Ellner, 1992; Kéry e Gregg, 2004).

Essa é a razão pela qual a estruturação em estágios dificulta os estudos dos ecólogos vegetais. Como mencionado anteriormente, é possível estimar que em um ano, todos os indivíduos que possuem a idade  $x$ , poderão estar ou mortos ou com  $x+1$  ano. Porém, em muitas populações animais, os indivíduos nunca retornariam a estágios iniciais – as rãs nunca poderão se tornar novamente girinos. Há poucas “proibições” desse tipo nas espécies vegetais. Uma vez germinada, uma planta nunca voltará a ser uma semente, mas muitas espécies estabelecidas podem crescer, permanecer no mesmo estágio ou retroceder. Em estudo sobre a erva que aparece no chão de florestas, *Trillium grandiflorum* (trílio-da-neve, Liliaceae), Tiffany Knight (2004) descobriu que eram comuns as reversões aos estágios iniciais, e que muitas dessas reversões eram duas vezes mais comuns em plantas sujeitas à herbívora por cervos (Figura 5.6). Mesmo as árvores,



*Trillium grandiflorum*



**Figura 5.6** Diagrama do ciclo de vida de *Trillium grandiflorum* (trílio-da-neve, Liliaceae), erva do chão de florestas no leste da América do Norte. Tal espécie é uma das primeiras a emergir e florescer na primavera (ver Capítulo 8). Os estágios utilizados no estudo foram germinantes (Germ), plântulas (SL), uma folha (1L), indivíduos pequenos com 3 folhas (S3L), indivíduos grandes com 3 folhas (L3L) e adultos reprodutivos (Rep). As setas indicam as possíveis transições; por exemplo, plantas germinantes podem tornar-se plântulas no tempo  $P_{21}$  ou podem morrer no tempo  $(1-P_{21})$ . Os dois primeiros estágios são também classes de idade – somente as plantas no seu primeiro ano de vida podem ser germinantes, passando assim para plântulas, ou morrendo neste período de vida. Contudo, as plantas nas classes S3L, L3L e Rep às vezes deslocam-se para classe imediatamente inferior (segundo Knight, 2004; fotografia cedida por J. Chase).

que muitas vezes pensamos estar sempre crescendo mais, perdem ramos e partes do tronco. Como consequência, os ecólogos necessitam observar atentamente os vários estágios de desenvolvimento das plantas e as possíveis variações entre eles.

**Dados de estrutura populacional**

Os indivíduos dentro das populações variam de muitas maneiras, incluindo tamanho, morfologia, *status* de desenvolvimento e *status* fisiológico. A variação no tamanho é uma causa importante da estrutura populacional em muitas populações vegetais. O tamanho pode ser medido de muitas formas como: biomassa, altura ou até número de módulos (p. ex., ramos, perfilhos em uma gramínea ou folhas). Para espécies arbóreas, o tamanho costuma ser medido por meio do **diâmetro à altura do peito (DAP)**, definido como 130 centímetros acima do solo em alguns países, e 140 em outros (ver glossário). O *status* morfológico ou de desenvolvimento é geralmente importante na estruturação de populações: quantos indivíduos são sementes, quantas plântulas se tornaram estabelecidas e quantas plantas se tornaram reprodutivamente ativas? Na medida em que causa variação fenotípica, a variação genética é também um fator importante na estruturação de populações.

É comum existirem limitações reais em nossas capacidades de medir essas diferenças, de avaliar a sua importância na estruturação de uma determinada população e de realizar cálculos apropriados. Consequentemente, na maioria dos estudos ecológicos atuais, nos concentramos em apenas uma ou poucas categorias, embora saibamos

que a realidade é mais complexa do que nossas análises demográficas.

Com a lista de variáveis, podemos pensar que estruturar uma população parece um pouco difícil, mas as categorias de tamanho, morfologia e idade são importantes para os estudos populacionais somente se pudermos mensurar diferenças entre os estágios de desenvolvimento. Por exemplo, pode ser fácil encontrar diferenças no tamanho entre 30, 60 e 90 cm de DAP para indivíduos arbóreos da mesma espécie. Contudo, poderia ser uma perda de tempo utilizar essas diferenças de tamanho como estágios de desenvolvimento, se as árvores de cada tamanho não diferem dos outros tamanhos em suas chances de sobrevivência, crescimento ou rendimento reprodutivo.

**Estudo do crescimento e declínio populacionais**

Uma população está crescendo ou diminuindo, e em que taxa? Essa pergunta parece fácil de responder: pegue o número de plantas no final do ano passado [chamado de  $n(t)$ ] e o número deste ano [chamado de  $n(t+1)$ ]. A taxa na mudança do tamanho da população será  $n(t+1)/n(t)$ . Se a população está crescendo, essa razão é maior do que 1 e, se está declinando, menor do que 1.

Infelizmente, a vida é simples só quando não houver uma estrutura populacional. É verdade que, se  $n(t+1) > n(t)$ , existem mais plantas. Porém, em uma população estruturada – ou seja, na maioria das populações vegetais – os indivíduos de diferentes classes contribuem de forma diferente para o crescimento populacional futuro. Isso sig-

nifica que o seu efeito, a curto prazo, sobre a população pode diferir do seu efeito a longo prazo, e devemos ser capazes de examinar os dois tipos de efeitos.

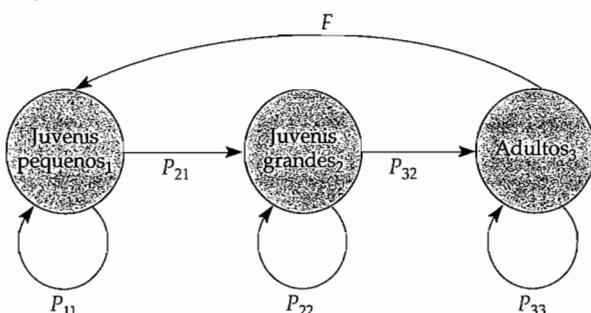
Considere uma população de uma espécie arbórea de vida longa. As árvores mais velhas têm um período de senescência de várias décadas, em que não florescem mais, mas lentamente perdem ramos e sofrem o apodrecimento do cerne. Os indivíduos jovens não podem florescer até alcançar várias décadas de idade. Portanto, nem as árvores velhas nem as jovens são reprodutivas, sendo que umas 100 árvores muito velhas ou muito jovens simplesmente declinam numericamente à medida que algumas morrem. Agora imagine que as taxas anuais de sobrevivência são as mesmas entre as árvores jovens e velhas e compare uma população composta totalmente de árvores senescentes com outra totalmente formada por jovens. Num curto intervalo, as duas populações declinarão com a mesma taxa. Porém, ao longo do tempo, as árvores sobreviventes na população "jovem" alcançarão a maturidade e começarão a se reproduzir, acarretando o crescimento numérico da população. De modo contrário, a população "velha" desaparecerá. Por isso, estudos sobre o crescimento ou o declínio populacional vegetal devem levar em consideração a estrutura populacional, com suas consequências a curto e longo prazo.

### Diagramas de ciclos de vida

Nas próximas seções, serão apresentados exemplos de espécies particulares, como *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae), descrita na Figura 5.7 e no Quadro 5D. Para entender como a estrutura populacional afeta o crescimento, há a necessidade de acompanhar os indivíduos por meio de cada classe, durante períodos de censo. Os diagramas do ciclo de vida proporcionam resumos informativos sobre transições entre estágios de desenvolvimento e se aproximam muito dos modelos matriciais



*Coryphantha robbinsorum*



discutidos na próxima seção. Cada círculo nos diagramas das Figuras 5.6 e 5.7 representa um estágio de desenvolvimento. Observe que alguns estágios estão definidos pelo *status* de desenvolvimento (p. ex., sementes e indivíduos dormentes), enquanto outros estão definidos pelo tamanho. As setas entre os círculos descrevem as "transições" entre os estágios – sobrevivência e reprodução – para todo o intervalo entre censos. Desse modo, para *C. robbinsorum*, a seta, que vai dos juvenis grandes aos adultos, representa a probabilidade de um juvenil grande em um censo tornar-se um adulto no próximo censo. As setas voltadas para o mesmo círculo (*self-loops*) referem-se à probabilidade de um indivíduo permanecer no mesmo estágio. Portanto, a seta de juvenis pequenos para juvenis pequenos na Figura 5.7 representa a probabilidade de um indivíduo desta classe permanecer nela por ocasião do próximo censo.

Na Figura 5.7, a seta que vai dos adultos aos juvenis pequenos necessita de uma interpretação mais cuidadosa, pois destaca uma lição importante sobre diagramas do ciclo de vida e seus modelos demográficos correspondentes. Essa seta refere-se ao número de juvenis pequenos produzidos pelos adultos. Cada indivíduo inicia sua vida como semente, havendo geralmente um período entre a maturação da semente e sua germinação (há poucas espécies vegetais *vivíparas*, que germinam direto da planta-mãe, e *C. robbinsorum* não é uma delas). Um diagrama biológico completo do ciclo de vida incluiria essas etapas. Porém, tentaremos descrever a demografia de um ciclo de vida a partir de um estudo de campo real. Uma vez que esta espécie não possui banco de sementes e os censos são anuais, nenhum indivíduo pertencente ao estágio de semente deveria ser contado, exceto quando o censo iniciasse por eles. Para representar a demografia de *C. robbinsorum*, necessitamos reconhecer

$F =$  fertilidade efetiva = (número de sementes produzidas)  $\times$  (chance de sobrevivência da semente)  $\times$  (chance de germinação)  $\times$  (chance de sobrevivência das plântulas ao primeiro censo) = (a taxa na qual os adultos produzem indivíduos juvenis pequenos, de um ano a outro)

Se quisermos estudar o estágio de semente, necessitaríamos realizar censos em épocas diferentes e mais frequentemente. Isso pode parecer um sofisma, mas o número de classes que incluímos em um diagrama do ciclo de vida ou modelo matricial pode afetar bastante os cálculos subsequentes.

**Figura 5.7** Diagrama do ciclo de vida de *Coryphantha robbinsorum* (Cactaceae), uma espécie ameaçada nas regiões do Arizona e Sonora, México. Como essa espécie não possui banco de sementes e as plantas foram contadas anualmente, o diagrama não incluiu o estágio de semente. A transição entre adultos e juvenis pequenos é, portanto, o resultado de (número médio de frutos por adulto) multiplicado por (número médio de sementes por fruto), multiplicado por (chance de uma semente sobreviver e germinar), multiplicado por (chance de uma plântula sobreviver até o primeiro censo) (ver Quadro 5D, para análise). (dados de Schmalzel et al., 1995; fotografia cedida por U.S. Geological Survey, Phoenix, AZ.)

## Quadro 5A

### Cálculos envolvidos na tabela de vida

Os cálculos mais importantes de uma tabela de vida são simples. Se marcarmos  $n(t)$  plantas no tempo  $t$  e, depois, as recontarmos após um mês (tempo  $t+1$ ) e encontrarmos  $n(t+1)$  plantas, podemos estimar a probabilidade de sobrevivência como  $p_1 = n(t+1)/n(t)$ . Por exemplo, se inicialmente marcarmos 500 indivíduos e encontrarmos 450 vivos no próximo censo, podemos estimar a probabilidade de sobrevivência como  $450/500=0,9$ .

O poder real da abordagem tabela de vida – e a parte que às vezes confunde os estudantes – procede da capacidade de calcular quantidades adicionais em períodos de censos múltiplos. Supondo que, ao recontarmos nossas plantas após um outro mês, encontramos 425 plantas ainda vivas. Podemos, então, estimar a probabilidade de sobrevivência do segundo mês como  $425/450=0,94$ . Porém, também podemos estimar a **probabilidade de sobrevivência cumulativa** – a chance de sobrevivência do início do estudo até o novo censo. A probabilidade de sobrevivência cumulativa no tempo  $x$  é muitas vezes descrita como  $l_x$ , mas também pode ser vista como  $S_x$ . Para o primeiro intervalo de tempo,  $l_1 = p_1$ , mas para o segundo intervalo  $l_2 = p_1 p_2$ ; neste caso,  $l_2 = 0,9 \times 0,94 = 0,85$ . Em outras palavras, estimamos que 85% das plantas originais (500) ainda permanecem vivas.

Deve-se ressaltar que há outra maneira mais simples de realizar este cálculo: se dividirmos o número de vivos (425) pelo número inicial (500), também obteremos o valor de 0,85. *Atenção: esse procedimento é perigoso!* A razão é que em quase todos os estudos alguns indivíduos simplesmente não são mais localizados (p. ex., porque perde a marcação feita no início do estudo), morrem por alguma causa irrelevante para o estudo (p. ex., porque o pesquisador pisou em alguns dos indivíduos) ou morrem após o final do estudo. Como um indivíduo consiste em um ponto de recontagem, podemos reconhecer que o indivíduo não está morto (em qualquer sentido relevante para o estudo) antes de um tempo  $c$ , porém não sabemos o momento real de sua morte. Podemos

incluir esses dados pontuais na tabela de vida calculando além do intervalo no qual  $c$  ocorre. Por exemplo, se o ecólogo acidentalmente danifica 10 plantas logo após a contagem, no primeiro mês de estudo, teríamos a mesma estimativa de  $p_1$ , porém quanto à  $p_2$ , a estimativa seria  $425/440=0,966$ . Se aplicarmos esse valor de  $p$  para calcular a sobrevivência cumulativa, obteremos  $l_2=0,869$ , ao invés do valor de 0,85, pela simples divisão do número de vivos pelo número inicial de indivíduos. É sempre prudente calcular a sobrevivência cumulativa dessa maneira, ao invés usar o método aparentemente mais fácil (mas geralmente incorreto).

Para calcular uma tabela de vida completa, deve-se definir muitas variáveis (a letra  $x$  refere-se ao intervalo de tempo  $x$ ):

$n_x$  = número de indivíduos em risco de morte, após a contagem nos períodos amostrais,  
 $d_x$  = número de mortos,  
 $p_x$  = probabilidade de sobrevivência,  
 $q_x$  = probabilidade de morte.

Essas definições nos levam a encontrar os valores da probabilidade de morte como  $q_x = d_x/n_x$ , e a probabilidade de sobrevivência como  $p_x = 1 - q_x$ . A probabilidade de sobrevivência cumulativa é  $l_x = p_1 p_2 \dots p_{x-1}$ . Podemos utilizar essa equação para estimar a contribuição média para a taxa reprodutiva dos indivíduos de idade  $x$  multiplicando  $l_x$  por

$F_x$ , onde  $F_x$  representa o número médio de sementes produzidas por indivíduos de idade  $x$ .

Por fim, podemos estimar a expectativa média de vida dos indivíduos da idade  $x$ . Para fazê-lo, calculamos o número médio de indivíduos vivos entre cada intervalo de  $n_x$  a  $n_{x+1}$ , somamos todos estes valores e dividimos pelo valor de  $n_x$ . Pela fórmula, primeiro calculamos  $L_x = (n_x + n_{x+1})/2$ . A expectativa média de vida é calculada, então, por

$$e(x) = \frac{\sum_{i=x}^{\infty} L_i}{n_x}$$

Como o valor corresponde à expectativa média de vida, ou seja, ao tempo de vida, devemos dividir a soma de todos os valores médios de vivos por todos os indivíduos vivos no tempo  $x$ .

Um exemplo da abordagem da tabela de vida é o estudo feito por Susan Kalisz (1991) para *Collinsia verna*. A autora conseguiu estimar a probabilidade de sobrevivência para cada estágio de desenvolvimento (semente, plântula, planta em hibernação, plantas com flores e com frutos), bem como a contribuição de cada estágio para a taxa reprodutiva da população:

Existem muitas referências bibliográficas sobre tabelas de vida e sua utilização. Uma introdução para as comparações estatísticas das tabelas de vida e seus tópicos relacionados pode ser encontrada em Fox (2001).

	Duração do estágio (meses)	$n_x$	$l_x$	$q_x$ por mês	Número de sementes produzidas por estágio	Número médio de sementes produzidas por estágio ( $F_x$ )	Contribuição para taxa reprodutiva ( $l_x F_x$ )
Semente	5	13.742	1,000	0,119	0	0	0
Plântula	2	5.593	0,407	0,046	0	0	0
Planta em hibernação	5	4.335	0,316	0,025	0	0	0
Adulto com flores	1	2.582	0,189	0,112	0	0	0
Adulto com frutos	1	1.056	0,077	0,077	22.725	21,520	1,657

## Quadro 5B

### *Utilizando o método de marcação e recaptura da ecologia animal*

Em estudos de organismos móveis (tais como aves), um pesquisador captura um determinado número de indivíduos, marca-os e os solta. Em um período posterior, mais animais são capturados, alguns dos quais já estarão marcados. É feita a marcação dos novos indivíduos e todos são soltos novamente. Ao longo do tempo, o pesquisador realiza uma sequência de capturas de muitos indivíduos, representados como uma série de "1" e "0": 1 0 1 1 0 0 1 significaria que um indivíduo foi capturado nos momentos 1, 3, 4 e 7. Obviamente, embora o indivíduo não fosse capturado nos momentos 2, 5 e 6, sabemos que ele estava vivo. Como resultado, podemos calcular a probabilidade de recaptura de um indivíduo se ele permanecer vivo, assim como a probabilidade de sobrevivência em todos os intervalos de tempo. Os estudos mais antigos de populações animais enfatizavam a aplicação dessa

abordagem para estimar tamanhos populacionais, em vez das probabilidades de sobrevivência.

O método de marcação e recaptura para plantas pareceria trivial, pois elas geralmente não se movem após serem marcadas. Porém, tem sido observado que indivíduos de algumas espécies podem desaparecer por um período de tempo, permanecendo dormentes abaixo da superfície do solo. Podemos utilizar o método de marcação e recaptura para estimar o número e a taxa de sobrevivência desses indivíduos "escondidos". No geral, a utilização desse método para plantas não difere do utilizado para animais, mas os ecólogos vegetais só recentemente começaram a incorporá-lo a seus estudos. Helen Alexander e coautores (1997) foram os primeiros a empregar esse método para estimar o tamanho populacional de uma espécie rara em pradarias no Kansas (EUA), *Asclepias meadii* (asclépias,

Apocynaceae). Em um determinado ano, o número de manchas de plantas com flores (agregações de caules com flores) variou de 15 a 105 no local de estudo, mas a abordagem de marcação e recaptura possibilitou aos pesquisadores estimar o tamanho real da população em 175 a 302 manchas. Em estudos mais recentes, Marc Kéry e Katharine Gregg (2003, 2004) estimaram taxas de sobrevivência e a fração da população que estava dormente em várias populações das orquídeas *Cleistes bifaria* (orquídea botão-de-rosa) e *Cypripedium reginae* (cipripédio).

A estimativa exata dessas variáveis utilizando abordagens de marcação e recaptura é confiável e sujeita a aplicações estatísticas, e dispõe-se de uma ampla e diversificada literatura sobre esses métodos (Lebreton et al. 1992; Kendall e Nichols 2002). Espera-se que esses métodos tenham uma maior aplicação na ecologia vegetal.

Uma vez feito o diagrama do ciclo de vida, podemos, então, utilizar dados de campo para estimar os valores das diferentes transições (Figuras 5.6 e 5.7). A sobrevivência é habitualmente estimada por métodos de tabela de vida (Quadro 5A). A **tabela de vida** é uma lista estimada de taxas vitais para uma **coorte** (um grupo que germinou, alcançou um tamanho específico, ou que entrou na pesquisa no mesmo período). Desenvolvidas originalmente como base para a segurança de vida, as tabelas de vida são hoje muito utilizadas em ecologia.

Um problema prático importante na estimativa de taxas vitais de plantas é que em muitas espécies é difícil separar os indivíduos, mesmo quando estes estão mapeados e marcados, e para alguns estágios – tais como os caules dormentes da orquídea *C. acaule* mencionada anteriormente – isso é praticamente impossível. Nos últimos anos, os ecólogos vegetais começaram a levar em consideração esse problema por meio de uma abordagem muito utilizada pelos ecólogos animais: a técnica de marcação e recaptura (Quadro 5B). Além disso, é muitas vezes impossível observar diretamente todas as transições utilizando os mesmo indivíduos. Por exemplo, é difícil valer-se dos mesmos indivíduos para estimar as taxas de sobrevivência e germinação de sementes, bem como suas etapas subsequentes, porque as sementes em geral não podem ser marcadas, e mesmo quando isso é possível, censos acurados habitualmente exigem a sua retirada do solo – o que com certeza altera as suas chances de sobrevivência ou germinação!

Em um amplo estudo sobre *Collinsia verna* (Figura 5.4), Susan Kalisz e Mark McPeck (1992) ressaltaram esse problema estimando as taxas de sobrevivência das sementes por meio de uma técnica destrutiva, independentemente de suas estimativas das taxas vitais de plantas encontradas sobre o solo. Eles conseguiram isso porque *C. verna* cresce em populações muito grandes, tornando-se possível selecionar aleatoriamente áreas para estudar separadamente a demografia acima e abaixo do solo.

Por outro lado, para a orquídea *Cypripedium acaule* (Figura 5.5), Margaret Cochran e Stephen Ellner (1992) foram forçados a fazer várias suposições a respeito da mortalidade em plantas e sementes dormentes. Seria mais satisfatório observar diretamente os eventos no subsolo, mas isso acarretaria a destruição das áreas de ocorrência dessa orquídea, reduzindo ainda mais suas populações, que já sofrem os efeitos da coleta clandestina. Não há soluções simples nem gerais para esse tipo de problema.

#### **Modelos matriciais**

Como as taxas de sobrevivência e fertilidade afetam o crescimento de uma população como um todo? Como essas taxas dependem de variáveis ambientais importantes (tais como a chance de herbívora ou fogo) e como isso se traduz em efeitos no crescimento populacional? Qual classe de desenvolvimento contribui mais para o crescimento populacional? Perguntas como essas são importantes em muitos contextos, incluindo a biologia

## Quadro 5C

### Construindo modelos matriciais

Para construir um modelo matricial a partir de um diagrama de ciclo de vida, consideremos o exemplo de *Coryphantha robbinsorum* (Figura 5.7). O diagrama nos informa que juvenis pequenos são produzidos por adultos a uma taxa  $F$ , que nesse caso é uma composição de vários fatores. Por conveniência, vamos numerar os estágios de 1 a 3, de modo que cada símbolo utilizado possa ser interpretado. Assim,  $n_1$  significa o número de juvenis pequenos,  $n_2$  o número de juvenis grandes e  $n_3$  o número de adultos. Em cada transição há duas notações – a primeira refere-se ao estágio do ano e a segunda ao estágio do ano anterior. Portanto,  $P_{11}$  é a probabilidade de permanência como um juvenil pequeno,  $P_{32}$  é a probabilidade de um juvenil grande tornar-se um adulto, e assim por diante. Utilizando esses símbolos, podemos escrever uma equação para o número de juvenis pequenos no ano  $t+1$ :

$$n_1(t+1) = P_{11} n_1(t) + F n_3(t)$$

Em outras palavras, o número de juvenis pequenos deste ano é a soma

dos novos juvenis mais os indivíduos que permanecem juvenis; isso significa que o número de adultos do último ano multiplicado pela produção de juvenis pequenos, mais o número de juvenis pequenos do último ano, multiplicado pela chance de eles sobreviverem neste estágio. Similarmente, o número de juvenis grandes é dado por:

$$n_2(t+1) = P_{21} n_1(t) + P_{22} n_2(t)$$

Ou seja, o número de juvenis grandes deste ano é uma função do número de juvenis pequenos do último ano vezes a chance destes tornarem-se juvenis grandes, mais o número de juvenis grandes do último ano vezes a chance de que eles permaneçam neste estágio. Por fim, o número de adultos é dado por:

$$n_3(t+1) = P_{32} n_2(t) + P_{33} n_3(t)$$

O número de adultos deste ano é o número de juvenis grandes do último ano vezes a chance de estes tornarem-se adultos, mais o número de adultos do último ano vezes a chance de que eles permaneçam vivos.

Um **modelo matricial de transição** é uma maneira resumida de escrever as mesmas fórmulas. A matriz reúne os coeficientes do modelo na ordem dos estágios (os  $F$ 's e os  $P$ 's) e os utiliza para multiplicar o vetor, composto dos números de indivíduos de cada estágio. Consequentemente, o modelo pode ser reescrito como:

$$\begin{bmatrix} n_1(t+1) \\ n_2(t+1) \\ n_3(t+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} P_{11} & 0 & F \\ P_{21} & P_{22} & 0 \\ 0 & P_{32} & P_{33} \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ n_3(t) \end{bmatrix}$$

No quadro 5D, mostramos como os dados das populações de *C. robbinsorum* podem ser utilizados para analisar este modelo geral. No quadro 5E, mostramos como multiplicar o vetor populacional pela matriz de transição – esse procedimento demonstra que a equação matricial permite chegar aos mesmos resultados obtidos pelas três equações apresentadas anteriormente (em Caswell, 2001, são indicadas mais regras gerais para a manipulação de matrizes).

da conservação (Em qual classe de desenvolvimento deveríamos concentrar esforços de proteção? O que é provável acontecer se houver uma mudança na frequência de fogo?), ecologia populacional (Qual classe tem mais probabilidade de limitar o crescimento populacional?) e evolução (Sobre qual classe a seleção natural pode ter efeito maior?).

Uma abordagem importante para responder perguntas como essas é utilizar as estimativas das taxas de sobrevivência e fertilidade para modelar as taxas de crescimento populacional, empregando métodos demográficos matriciais desenvolvidos nas duas últimas décadas. Esses modelos podem ser utilizados para responder como as mudanças nas taxas de crescimento se alteram em decorrência das mudanças na sobrevivência e fertilidade de cada classe de desenvolvimento. Todas as informações quantitativas necessárias para essas estimativas estão contidas no diagrama do ciclo de vida, mostrado nos Quadros 5C, 5D e 5E.

A razão principal de se utilizarem matrizes é que existem regras padronizadas para manipulá-las; essas regras tornam muito mais fácil chegar a algumas conclusões ecológicas importantes sobre a população. O **vetor populacional** é uma lista dos números de indivíduos em cada classe

de desenvolvimento em um determinado período; ao multiplicar esse vetor pela matriz (ver Quadro 5E), é possível projetar a população para intervalos de tempo futuros (em geral, um ano). Se assumirmos (por enquanto) que as taxas de nascimento e de sobrevivência permanecem constantes (de modo que a cada ano multiplicamos o vetor populacional pela mesma matriz), podemos encontrar várias propriedades importantes da população:

- As taxas de crescimento populacional em períodos curtos e longos de tempo;
- A estrutura populacional futura, para qualquer intervalo de tempo;
- O valor reprodutivo de cada classe etária ou de desenvolvimento;
- A sensibilidade e a elasticidade do crescimento populacional a mudanças nas probabilidades específicas de sobrevivência e reprodução;
- A relação entre as idades dos indivíduos e seus estágios e várias maneiras de examinar a estrutura de classes ao longo do tempo.

Grosso modo, o **valor reprodutivo** de um indivíduo pertencente à classe  $x$  é a sua contribuição para o tamanho populacional futuro. Em outras palavras, o va-

## Quadro 5D

### Demografia de uma espécie de cacto ameaçada

*Coryphantha robbinsorum* é uma espécie de cacto pequeno, que ocorre em grupos e é encontrada em solos calcários, no sul do Arizona e Sónora, México. Robert Schmalzel e colaboradores (1995) marcaram plantas em três locais em uma colina e acompanharam seu crescimento, sua reprodução e sua sobrevivência por um período de 5 anos. Uma vez que os adultos (plantas que apresentaram flores no mínimo uma vez), juvenis pequenos (plantas com menos de 11 mm em diâmetro) e juvenis grandes apresentaram diferenças significativas na sobrevivência e reprodução, os autores utilizaram esses estágios e as sementes como classes de desenvolvimento.

O diagrama do ciclo de vida para a espécie está apresentado na Figura 5.7.

Uma vez que *C. robbinsorum* não tem banco de sementes e os censos foram anuais, reanalisamos os resultados dos autores com um modelo que não considera o estágio de semente. Foi possível organizar os dados em matrizes para os três locais:

Local A (exposição a nordeste)	Local B (exposição a sudoeste)	Local C (topo da colina) $A_{\max}$
$A_{\text{Local A}} = \begin{bmatrix} 0,672 & 0 & 0,561 \\ 0,018 & 0,849 & 0 \\ 0 & 0,138 & 0,969 \end{bmatrix}$	$A_{\text{Local B}} = \begin{bmatrix} 0,493 & 0 & 0,561 \\ 0,013 & 0,731 & 0 \\ 0 & 0,234 & 0,985 \end{bmatrix}$	$A_{\text{Local C}} = \begin{bmatrix} 0,434 & 0 & 0,560 \\ 0,333 & 0,610 & 0 \\ 0 & 0,304 & 0,956 \end{bmatrix}$

A análise destas matrizes revela que a população no local C está crescendo, com  $\lambda = 1,12$ . Nos outros dois locais, as populações estão estáveis ou declinando lentamente:  $\lambda = 0,998$  no lo-

cal A e  $\lambda = 0,997$  no local B. A distribuição estável dos estágios difere entre os locais (Figura 5.8). O mais notável é a previsível raridade de juvenis grandes nos locais A e B. Estes locais também diferem nas taxas em que as populações alcançam a distribuição estável (Figura

5.9). As sensibilidades estão apresentadas na Tabela 5.2, as elasticidades, na Figura 5.10, e os valores reprodutivos, na Tabela 5.1.

lor reprodutivo é uma maneira de avaliar a importância demográfica relativa das diferentes classes de desenvolvimento. A **sensibilidade** informa como as mudanças absolutas (p. ex., como adicionar 0,01 a um termo de sobrevivência) na sobrevivência e fertilidade de cada classe afetam as taxas de crescimento populacional; a **elasticidade** nos revela como as mudanças proporcionais (p. ex., aumentar a sobrevivência em 1%) produzem tais mudanças na taxa de crescimento populacional. As estimativas de taxas de crescimento, valor reprodutivo,

sensibilidade e elasticidade são, por isso, ferramentas importantes para a ecologia evolutiva, biologia da conservação e ecologia aplicada.

#### Analisando modelos matriciais

Como fazemos para obter todas as informações anteriores por meio dos modelos matriciais? Nesta seção, introduziremos algumas ideias importantes empregadas na análise de matrizes. O método básico utilizado para analisá-las depende de uma importante observação: se multiplicarmos

## Quadro 5E

### Multiplicando o vetor de uma população por uma matriz

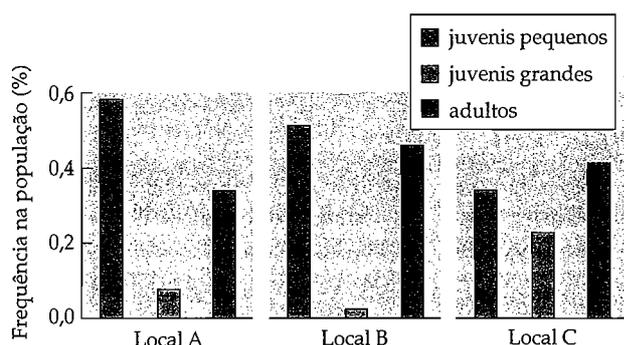
Para entender como a equação matricial mostrada no Quadro 5C apresenta a mesma informação das três equações encontradas no mesmo quadro, é necessário saber multiplicar matrizes. Essa multiplicação é feita "linha por coluna". Para obter o primeiro elemento de um vetor de uma população para o próximo ano (o número de juvenis pequenos), utilize o coeficiente da primeira linha, primeira coluna ( $P_{11}$ ), para multiplicar o primeiro elemento no vetor para esse ano [ $n_1(t)$ ], para obter

$P_{11}n_1(t)$ . Depois, utilize o coeficiente da primeira linha, segunda coluna (0), para multiplicar o segundo elemento no vetor [ $n_2(t)$ ], para obter, no caso, 0. Por fim, utilize o coeficiente na primeira linha, terceira coluna (F), para multiplicar o terceiro elemento [ $n_3(t)$ ], para obter  $Fn_3(t)$ . Após, some esses três produtos para obter  $n_1(t+1) = P_{11}n_1(t) + 0 + Fn_3(t)$ , que é igual à primeira equação apresentada no Quadro 5C.

Para encontrar o segundo elemento no próximo vetor anual (o número

de juvenis grandes), repete-se o mesmo processo, mas deve-se multiplicar cada um dos elementos vetoriais pelos coeficientes existentes na segunda linha da matriz.

Outra maneira útil de entender uma matriz é perceber que ela descreve as transições de um valor para outro. O elemento de uma matriz que está situado na linha  $i$  e coluna  $j$ , sempre se refere à transição do estágio  $j$  para o estágio  $i$  – ou seja, da coluna para a linha.



**Figura 5.8** Distribuição estável das classes de desenvolvimento para o cacto *Coryphantha robbinsorum* em três locais de estudo, com base nos modelos matriciais do Quadro 5D. Os locais A e B (em encostas de uma colina) possuem estruturas populacionais estáveis similares. A estrutura estável no local C (no topo da colina) apresenta muito mais juvenis grandes. Neste local, 33% dos juvenis pequenos se tornam juvenis grandes, em comparação a apenas 1 a 2% nos outros dois locais. Este é também o principal fator que faz com que o valor de  $\lambda$  no local C seja tão maior (1,12), comparado aos outros dois locais (onde são menores de 1).

o vetor populacional pela matriz repetidamente (ver Quadro 5E), pouco depois a população alcança uma **estrutura estável** ou uma **distribuição de classes estável**, na qual a proporção de indivíduos em cada classe permanecerá constante a cada geração, embora a população permaneça crescendo (Figura 5.8). Isso implica que, uma vez alcançada sua estrutura estável, podemos multiplicar o vetor populacional por um número (uma grandeza escalar) e não pela matriz inteira, obtendo o mesmo resultado como se multiplicássemos pela própria matriz. Matematicamente, isso significa que, se obtivermos o valor de (letra grega lambda), com base na equação  $Ax = \lambda x$ , onde A é a matriz de transição e x é um vetor (neste capítulo, utilizamos notações matemáticas padronizadas: letras maiúsculas indicam as matrizes, como A, enquanto letras minúsculas são vetores, como x), será possível encontrar tais números (os valores para  $\lambda$ ) por meio das matrizes de transição; isso é quase sempre realizado por computador. Os números envolvidos nessa operação são denominados **autovalores** ou **valores próprios**. Cada valor de  $\lambda$  tem um vetor populacional correspondente x, denominado **autovetor** ou **vetor próprio**. Para uma população com N classes, a matriz de transição terá N linhas e colunas e haverá N autovalores e autovetores, embora, às vezes, alguns desses estejam duplicados.

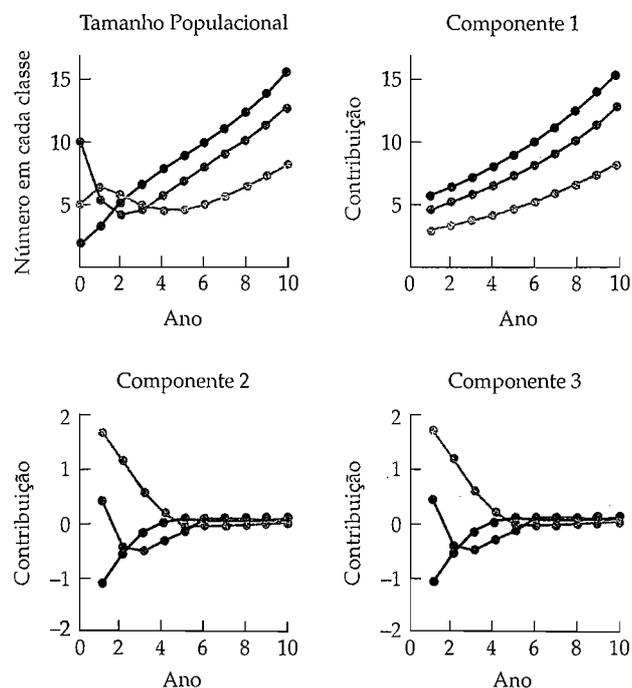
O valor de  $\lambda$  informa aspectos importantes a respeito de uma população. Se  $\lambda > 1$ , a população está crescendo, enquanto se  $\lambda < 1$ , ela está declinando numericamente. A população permanece em um tamanho constante apenas no caso especial em que  $\lambda = 1$ . Mas o que são esses autovalores e autovetores? Os autovalores são componentes da taxa de crescimento da população, e os autovetores são componentes da estrutura populacional. Um resultado muito importante é que um autovalor é sempre maior do que os outros para esse tipo de matriz. Como resultado, ao longo do tempo, a taxa de crescimento populacional aproxima-se desse valor (e, por isso, é denominada **taxa estável**

**de crescimento**), e a estrutura populacional aproxima-se do autovetor associado (distribuição estável; Figura 5.9). Os autovalores são muitas vezes ordenados pelo seu tamanho, de modo que  $\lambda_1$  via de regra refere-se ao maior autovalor (**dominante** ou **principal**) e  $\lambda_N$  ao menor. Quando os autores discutem o valor de  $\lambda$  sem qualquer informação adicional, eles geralmente estão se referindo ao autovalor dominante.

Mesmo quando a população não está ainda próxima da sua estrutura estável, seu crescimento pode ser previsto utilizando os autovalores e autovetores (Caswell, 2001). O tamanho populacional a qualquer momento no futuro pode ser descrito como uma soma ponderada dos produtos dos autovalores e autovetores:

$$n(t) = c_1 \lambda_1^t x_1 + c_2 \lambda_2^t x_2 + \dots = \sum_{i=1}^N c_i \lambda_i^t x_i$$

onde os c's dependem das condições iniciais (Caswell, 2001) e o  $x_i$  corresponde ao autovetor i. A elevação dos autovalores a uma potência (equivalente a repetidas multiplicações pela matriz) permite que os valores menores diminuam de importância relativa ao longo do tempo. Pesquisas recentes têm utilizado métodos matriciais para



**Figura 5.9** Crescimento das três classes de desenvolvimento para a população de *Coryphantha robbinsorum* no local C e a convergência para uma distribuição estável de estágios. O gráfico superior à esquerda apresenta o total para cada estágio. Nos demais são apresentadas as contribuições para cada par de autovalores e autovetores. Em torno do oitavo ano, a mudança de tamanho em cada classe fica em torno de 0,01 com  $\lambda = 1,12$ ; somente o autovalor dominante contribui substancialmente neste ponto (segundo Fox e Gurevitch, 2000).

estudar as populações que estão longe de apresentar uma distribuição estável (Fox e Gurevitch, 2000).

### **Porém no mundo real as plantas vivem em ambientes variáveis**

Neste momento você deve estar se perguntando se a abordagem em relação às plantas faz sentido. Afinal de contas, assumimos que a população experimenta taxas de sobrevivência e de natalidade fixas, o que, ao menos em um sentido demográfico, significa assumir um ambiente constante. Uma vez que um dos fatos mais óbvios em ecologia é a mutabilidade do ambiente, e fatores que afetam as populações (p. ex., as condições meteorológicas) podem ser completamente variáveis (ver Capítulo 17), pode parecer que as premissas usadas para essas análises levam a conclusões inválidas.

Não obstante, as matrizes e os diagramas do ciclo de vida são muito úteis, mas sua utilidade depende de como os resultados são interpretados. É possível utilizar esses modelos para dois propósitos muito diferentes: tentar prognosticar o crescimento real e a composição populacional em algum momento no futuro, ou pesquisar o que aconteceria com a população se as condições atuais persistissem. Esse último propósito geralmente faz mais sentido.

Seguindo esse raciocínio, a utilização de modelos matriciais representa um grande auxílio no estudo das variações anuais experimentadas pelas populações vegetais. Por exemplo, no estudo sobre a planta anual *Collinsia verna*, Kallisz e McPeck (1992) registraram que a população cresceu muito em um determinado ano, com  $\lambda$  estimado em cerca de 1,8, mas no ano posterior houve um decréscimo populacional, com  $\lambda$  estimado em torno de 0,41. Furacões provocam variações de ampla escala nas taxas de crescimento populacional de *Pinus palustris* (pinheiro-de-folha-longa, Pinaceae), mas os modelos matriciais têm mostrado que ocorre uma variação substancial nas taxas de crescimento mesmo em anos “normais”, sem ocorrência desses fenômenos (Platt e Rathbun, 1993; Platt et al., 1988).

Por fim, o fato de se concentrar em autovalores e autovetores dominantes não significa que se esteja pesquisando fenômenos ecológicos de longa escala e apenas em um ambiente constante. Conforme mencionado anteriormente, o crescimento populacional de curto prazo pode ser analisado como uma soma ponderada dos autovalores e autovetores de uma matriz. Os autovalores e autovetores dominantes são parte dessa soma, de modo que, ao considerá-los, estuda-se sempre um componente principal do crescimento populacional de curto prazo (Caswell, 2001). Muitas matrizes de populações vegetais parecem se aproximar da distribuição estável em um tempo curto – geralmente dentro de 5 ou 10 anos (Figura 5.9). Isso pode acontecer somente se o autovalor principal for muito maior do que os demais – e, por isso, ele é um componente muito importante do crescimento populacional de curto prazo.

Portanto, não é preciso conhecer toda a história de uma população para entender as razões da sua estrutura

atual. A estrutura reflete as taxas de sobrevivência e de natalidade da população mesmo quando as matrizes se mostram muito variáveis de ano a ano – devido, por exemplo, à variação nas condições ambientais (Tuljapurkar, 1990).

### **Capacidade reprodutiva em função da longevidade: a taxa reprodutiva líquida**

Quantos descendentes um indivíduo produz durante o seu ciclo de vida? Para populações estruturadas pela idade, este valor é facilmente estimado a partir dos dados de uma matriz de transição, com alguns procedimentos matemáticos simples. Novamente, utilizamos  $l_x$  (ver Quadro 5A) como a probabilidade de sobrevivência de um indivíduo de um período de amostragem a outro. É importante destacar que para um grupo de indivíduos marcados  $l_x$  não poderá aumentar ao longo do tempo – se 1.000 indivíduos são contados ao nascerem, para cada censo subsequente o número de sobreviventes poderá ser o mesmo ou menor que esse valor. Podemos utilizar  $F_x$  para representar a fertilidade de um indivíduo que está na classe etária  $x$  (em alguns textos de ecologia, há outras notações utilizadas para fertilidade. Em textos de ecologia geral, a fertilidade pode ser representada por  $m_x$ . Tal símbolo é melhor utilizado para modelos com reprodução contínua. Neste livro, utilizamos a notação sugerida por Caswell, 2001). Na média da população, um indivíduo recém-nascido pode esperar ter  $l_x F_x$  de descendência na idade  $x$ ,  $l_{x+1} F_{x+1}$  de descendência na idade  $x+1$  e assim por diante. Durante toda a sua vida, então, um indivíduo pode esperar ter a descendência  $R_0$ :

$$R_0 = l_1 F_1 + l_2 F_2 + \dots + l_x F_x + \dots = \sum_{i=1}^{\infty} l_i F_i$$

$R_0$  é chamado de taxa reprodutiva líquida. Em geral, esta taxa não é igual a  $\lambda$ , a menos que a população esteja em equilíbrio – quando ambos os parâmetros se igualam a 1.

$R_0$  é um parâmetro muito útil. Uma vez que ele se fundamenta na idade, não foi possível estimar esse parâmetro até os recentes avanços das análises que se baseiam nas matrizes estruturadas pelas classes de idade (ver “Idade e estágio de desenvolvimento, uma Revisão”, a seguir).

### **Valor reprodutivo: a contribuição de cada estágio ao crescimento populacional**

Indivíduos de estágios diferentes não têm contribuições equivalentes ao futuro crescimento populacional. Nas populações já mencionadas de *Coryphantha*, por exemplo, a maioria dos juvenis pequenos morre, enquanto a maioria dos adultos sobrevive por um período longo. Se um profissional quisesse estabelecer uma nova população, poderia melhor introduzir  $n$  plantas adultas em vez de  $n$  sementes ou juvenis pequenos (se houver adultos suficientes e se puderam sobreviver ao transplante). Porém, como as sementes são mais fáceis de ser manuseadas, seria mais fácil introduzi-las, ao invés de adultos.

Ao invés de conjeturar quantas sementes ou adultos serão introduzidos, seria mais produtivo existir uma maneira de mensurar os diferentes efeitos dos indivíduos sobre o crescimento futuro da população. O valor

reprodutivo das diferentes classes de idade ou de desenvolvimento nos dá precisamente a informação da qual precisamos. O valor reprodutivo do estágio  $x$  é a contribuição média individual no estágio  $x$  para as gerações futuras, até o fim da vida. No Quadro 5F, desenvolvemos a ideia do valor reprodutivo para populações estruturadas por idades e, após, a extensão dessas ideias

para populações estruturadas por classes de desenvolvimento.

Há algumas diferenças importantes entre populações estruturadas por idades e estruturadas por classes de desenvolvimento, quanto ao padrão do valor reprodutivo ao longo do ciclo de vida. Na maioria das populações estruturadas por idades, o valor reprodutivo ao nascer é muito

## Quadro 5F

### Valor reprodutivo

Primeiramente, devemos considerar que o valor reprodutivo pode ser estimado pela soma dos valores de  $R_0$  sobre um intervalo mais curto – por exemplo, para um indivíduo de idade  $x$ , deve-se iniciar a soma em  $x$  ao invés de 1. Porém, isso não nos forneceria a informação de que precisamos. A soma da reprodução média da idade  $x$  sempre dará um número menor do que a soma de todo o ciclo de vida – essa soma informa somente o número de descendentes que um indivíduo poderá ter ao chegar à idade  $x$ , ao invés do número esperado por toda a sua vida. Além disso, a soma por períodos mais curtos não considera o fato de que a população terá mudado seu tamanho no momento em que um recém-nascido alcança a idade  $x$ . Sua reprodução futura terá um efeito diferente sobre a população, em comparação com a reprodução atual, porque um recém-nascido que inicia seu ciclo de vida em algum momento no futuro fará parte de uma população maior (ou menor). Por isso, o cálculo do efeito dos indivíduos de idade  $x$  sobre o crescimento populacional futuro exige levar em consideração a chance de sobrevivência até idade  $x$ , assim como a mudança no tamanho populacional nesse intervalo.

Isso nos leva a uma segunda e mais precisa definição verbal do valor reprodutivo (VR):

$$\text{VR} = \frac{\text{proporção dos nascimentos futuros na população pelos indivíduos que estão, neste momento, com a idade } x}{\text{proporção da população, no mesmo momento, com indivíduos de idade } x}$$

O numerador e o denominador dessa expressão estão relacionados a  $R_0$ , mas eles também levam em consideração a taxa na qual a população está crescendo. Para observar como isso funciona, considere uma população com  $n$  indivíduos, crescendo a uma taxa  $\lambda$ . Um descendente único nascido de uma planta de idade  $x$  constitui agora  $1/n$  da população. Um outro descendente único nascido no próximo intervalo de tempo constituirá  $1/(\lambda n)$  da população, um nascido em dois intervalos de tempo depois constituirá  $1/(\lambda^2 n)$  da população, e assim por diante. Numa população em crescimento, o último descendente gerado contribuirá em menor peso para a próxima geração do que os nascidos antes. O contrário é verdadeiro para uma população em declínio.

Portanto, para calcular o numerador na equação anterior – a proporção dos nascimentos futuros na população em relação aos indivíduos atualmente com a idade  $x$  – precisamos somar a reprodução futura esperada em cada classe de idade

correspondente (de  $x$  até a morte), assim como no cálculo de  $R_0$ , só que precisamos dividir cada elemento  $l_i F_i$  por  $\lambda^i$ :

$$\text{numerador} = \sum_{i=x}^{\infty} \frac{l_i F_i}{\lambda^i}$$

O denominador desta equação – a proporção da população atual com indivíduos na idade  $x$  – pode ser encontrado utilizando-se um raciocínio semelhante. Indivíduos com idade  $x$  no presente foram primeiro registrados com uma idade  $x-1$  anteriormente, e  $l_x$  da coorte original ainda estava viva naquele momento. Uma vez que a população tem crescido por um fator de  $\lambda^{x-1}$  desde então, temos:

$$\text{denominador} = \frac{l_x}{\lambda^{x-1}}$$

Reunindo o numerador e o denominador, a expressão geral para o valor reprodutivo (a contribuição esperada de um indivíduo de idade  $x$  para o crescimento populacional futuro) é

$$v_x = \frac{\lambda^{x-1}}{l_x} \sum_{i=x}^{\infty} \frac{l_i F_i}{\lambda^i}$$

(Goodman, 1982). Assim, toda a informação necessária para calcular o valor reprodutivo estará contida em uma matriz de transição ou em um diagrama do ciclo de vida.

Essas ideias se aplicam a populações estruturadas por classes de desenvolvimento. Podemos pensar no valor reprodutivo de uma árvore que possui 5m de altura, ou em uma semente dormente que está no solo. Porém, esse raciocínio deverá sugerir um problema: em um modelo estruturado por estágios de desenvolvimento é difícil calcular o numerador da primeira equação apresentada nesse quadro. Por exemplo, nossa árvore de 5m pode crescer continuamente, permanecer com essa altura por anos ou até encolher em algum momento.

Para contornar esse problema, existe uma maneira alternativa de calcular o valor reprodutivo. Para cada idade ou estágio, ele pode ser calculado como o **autovetor esquerdo** dominante do modelo matricial. Um autovetor esquerdo  $y$  de uma matriz  $A$  é definido como  $yA = \lambda y$ . Essa definição é paralela àquela para o autovetor (direito) que utilizamos anteriormente para discutir a distribuição estável de estágios (quando se referem a um autovetor de uma matriz sem qualquer denominação adicional, os pesquisadores geralmente pensam no autovetor direito).

baixo (porque a reprodução só ocorrerá em idades mais avançadas, e muitos recém-nascidos nunca chegarão à maturidade). Ele alcança o seu máximo próximo à idade da maturidade sexual e, após, decresce. Em populações estruturadas por classes de desenvolvimento, em que os indivíduos podem permanecer no último estágio por muito tempo – como em muitas populações vegetais perenes – não ocorre esse decréscimo.

Os dados sobre *C. robbinsorum* demonstram isso claramente. Os valores reprodutivos de cada estágio e em cada local de estudo são apresentados na Tabela 5.1. No local A, uma planta que se torna adulta contribui aproximadamente 19 vezes ou mais, em média, à próxima geração, assim como os juvenis pequenos o farão, mas apenas ligeiramente mais que, em média, contribuem os juvenis grandes. Nos três locais, o valor reprodutivo de um adulto é muito maior do que o de um juvenil pequeno, mas somente um pouco maior que o de um juvenil grande. Isso acontece porque poucos são os juvenis pequenos que sobrevivem até a reprodução, o que não acontece com a maioria dos juvenis grandes. O valor reprodutivo não decresce nos últimos estágios porque os adultos podem sobreviver por períodos indefinidos, conforme o esperado em populações vegetais estruturadas por estágios de desenvolvimento em que não há senescência. Essa informação é necessária para um gestor que quiser introduzir plantas para aumentar a população. Por exemplo, se transplantar um viveiro de plantas fosse prático, os dados sugerem que a introdução de juvenis grandes seria mais efetiva do que introduzir adultos, possibilitando menor custo, tempo e esforço no crescimento das plantas.

**TABELA 5.1** Valor reprodutivo ( $v_x$ ) para classes de desenvolvimento em *Coryphantha robbinsorum* em três locais distintos

Local	Juvenis pequenos	Juvenis grandes	Adultos
A	1	17,82	19,26
B	1	39,72	45,22
C	1	2,06	3,44

Nota: Estes valores reprodutivos foram calculados com base nos autovetores esquerdos dominantes das matrizes de transição no Quadro 5D, padronizados de modo que os pequenos juvenis tenham  $v_1=1$ .

### Sensibilidade e elasticidade

Como o parâmetro  $\lambda$  se modifica à medida que mudam os elementos dos modelos matriciais? Temos já todas as informações de que precisamos para responder a essa pergunta, a partir dos autovetores de **A** e do valor reprodutivo de cada estágio. No Quadro 5G, mostramos como utilizar essa informação para calcular a sensibilidade de  $\lambda$  a mudanças em cada elemento da matriz.

Na Tabela 5.2, são apresentadas as sensibilidades de  $\lambda$  a mudanças nos elementos da matriz, nas três populações de *C. robbinsorum*. O elemento na linha  $i$  e coluna  $j$  representa a taxa na qual  $\lambda$  se modifica à medida que um elemento da matriz de transição **A** muda, com todos os outros elementos permanecendo constantes.

## Quadro 5G

### Como as mudanças nas probabilidades de transição afetam a taxa de crescimento populacional?

Denomina-se  $a_{ij}$  o elemento da matriz que está situado na linha  $i$  e coluna  $j$ . A sensibilidade de  $\lambda$  a mudanças em  $a_{ij}$  é:

$$\frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}} = \frac{v_i x_j}{\sum_{k=1}^N x_k v_k}$$

onde os  $x$ 's são os elementos do autovetor dominante (de modo que  $x_j$  é o elemento  $j$  do autovetor dominante), os  $v$ 's são os valores reprodutivos (de modo que  $v_i$  é o valor reprodutivo do estágio  $i$ ) e simboliza uma derivada parcial. Em outras palavras, uma mudança pequena em  $a_{ij}$  (a taxa na qual os indivíduos do estágio  $j$  geram indivíduos do estágio  $i$ ) causa uma mudança na taxa de crescimento de longo prazo. A mag-

nitude dessa mudança é proporcional à importância relativa do estágio  $j$  na distribuição estável ( $x_j$ ), multiplicado pelo valor reprodutivo ( $v_i$ ) dos indivíduos do estágio  $i$ .

Se você esqueceu (ou não sabe) o que significa uma derivada parcial, pense nela como sendo uma simples derivada (ou seja, a taxa de mudança de um parâmetro sobre um curto período de tempo), mas na qual mantemos constantes todas as outras variáveis. Por exemplo, se  $f = ax + by^2 + cxy$ , então

$$\frac{\partial f}{\partial x} = a + cy$$

Em outras palavras,  $f$  modifica-se em função de  $x$  por meio de  $a$  (porque  $a$  multiplica  $x$  no primeiro termo da

soma) mais  $cy$  (porque  $cy$  multiplica  $x$  no terceiro termo; estando momentaneamente  $y$  como valor constante). Utilizando essa lógica, conclui-se que a derivada parcial de  $f$  com respeito a  $y$  é

$$\frac{\partial f}{\partial y} = 2by + cx$$

A elasticidade (sensibilidade proporcional) de  $\lambda$ , com respeito às mudanças no elemento  $ij$  da matriz é

$$e_{ij} = \frac{\partial \ln(\lambda)}{\partial \ln(a_{ij})} = \frac{a_{ij}}{\lambda} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{ij}}$$

(Caswell 2001). Em outras palavras, as elasticidades correspondem às sensibilidades vezes  $a_{ij}/\lambda$ . Portanto, quando um elemento da matriz é zero, sua elasticidade também será zero.

**TABELA 5.2** Sensibilidades de taxas de crescimento de longo prazo ( $\lambda$ ) às mudanças nas matrizes, para populações de *Coryphantha robbinsorum*

Local		Sensibilidades		
		Juvenis pequenos	Juvenis grandes	Adultos
A	Juvenis pequenos	0,0695	0,0085	0,0404
	Juvenis grandes	1,2391	0,1521	0,7203
	Adultos	1,3390	0,1643	0,7784
B	Juvenis pequenos	0,0230	0,0011	0,0206
	Juvenis grandes	0,9120	0,0435	0,8200
	Adultos	1,0383	0,0495	0,9336
C	Juvenis pequenos	0,1526	0,0999	0,1866
	Juvenis grandes	0,3138	0,2054	0,3837
	Adultos	0,5251	0,3437	0,6420

Nota: As sensibilidades e  $\lambda$  foram calculadas a partir das matrizes de transição do Quadro 5D. Cada registro mostra a mudança em  $\lambda$  resultante de uma mudança no elemento correspondente da matriz, enquanto outros elementos foram mantidos constantes. Por exemplo, no local A, uma unidade que aumenta em  $P_{11}$  aumentará  $\lambda$  a uma taxa de 0,0695.

As sensibilidades nos locais A e B são muito similares. Em ambos os casos, seria esperada a mudança maior em  $\lambda$ , se houvesse aumentos nas chances de sobrevivência das plantas juvenis pequenas, em comparação às demais classes de desenvolvimento. Por outro lado, o aumento na fertilidade – a taxa na qual as plantas adultas geram novos juvenis pequenos – teria pouco efeito em  $\lambda$  em ambas as populações. O local C (onde a população está em nítido crescimento) é um pouco diferente: o aumento em qualquer dos termos teria um efeito marcado em  $\lambda$ , embora os maiores efeitos seriam ainda alcançados pela sobrevivência crescente e não pela fertilidade.

Existe um problema potencial com as sensibilidades: elas comparam parâmetros que são medidos muitas vezes em escalas muito diferentes. Por exemplo, os termos da sobrevivência em um modelo matricial devem variar de 0 a 1, mas os termos da fertilidade podem às vezes apresentar algumas ordens de magnitude maiores. De forma similar, a sobrevivência para as plantas pequenas é frequentemente muito menor do que para os indivíduos maiores. Quando isso ocorre, um aumento pequeno de cerca de 0,01 representa uma *mudança proporcional* muito maior nos menores escores do que nos maiores. Um problema relacionado a sensibilidades é que os elementos na matriz podem apresentar valores “zero” por alguma razão biológica ou mesmo por definição. No exemplo de *C. robbinsorum*, é impossível os juvenis se reproduzirem (por definição) – mas a análise da sensibilidade ainda nos informa que  $\lambda$  poderia ser aumentada, se os valores fossem aumentados. Para tratar desses assuntos, podemos examinar a elasticidade, a mudança proporcional em  $\lambda$  causada por mudanças proporcionais em um elemento da matriz (ver Quadro 5G).

A Figura 5.10 apresenta o caráter da elasticidade para os dados de *C. robbinsorum*. Nos locais A e B os maiores efeitos proporcionais sobre  $\lambda$  seriam alcançados por meio do aumento da sobrevivência dos adultos. Todas as outras

mudanças teriam efeitos muito pequenos sobre  $\lambda$ . No local C,  $\lambda$  seria ainda mais afetada pelo aumento na sobrevivência dos adultos. O aumento dos outros termos teria efeitos menores sobre  $\lambda$ , mas talvez não desprezíveis. Em todo o caso, parece claro que, nos três locais, um plano efetivo para conservar as populações deveria enfatizar a proteção das plantas já estabelecidas – especialmente as adultas – ao invés de aumentar sua fertilidade. Esse resultado é comum para espécies que apresentam fases longas de vida adulta.

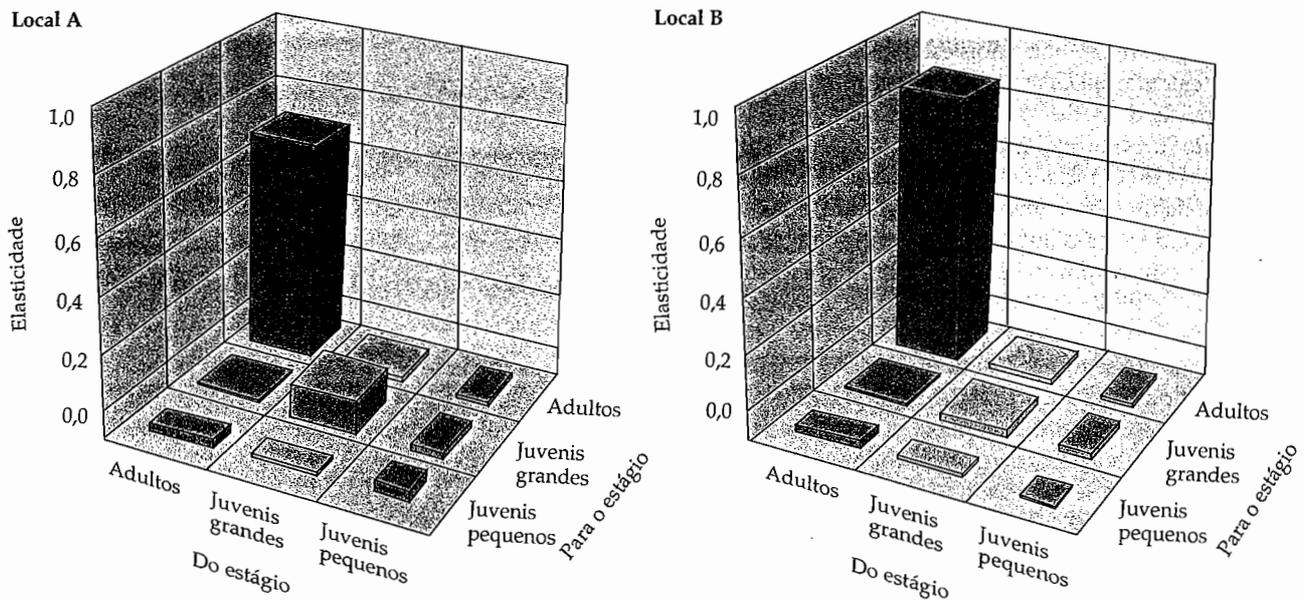
As elasticidades possuem uma propriedade adicional que as torna úteis: todas as elasticidades de uma matriz somam 1. Consequentemente, elas podem ser interpretadas como a contribuição relativa de um dos elementos da matriz à  $\lambda$  (onde todos os outros elementos permanecem constantes). Isso significa que se pode

comparar diretamente as elasticidades de diferentes matrizes com base em um mesmo diagrama de ciclo de vida. Por exemplo, no caso de *C. robbinsorum* no local C, a sobrevivência dos adultos foi a responsável por cerca de 55% de  $\lambda$ . Por outro lado, nos locais onde as populações estão reduzidas ou se repondo, a sobrevivência dos adultos contribui mais para a taxa de crescimento da população – 76% no local A e 92% no local B.

### Respostas a experimentos com tabelas de vida

Muitas vezes, os ecólogos estão interessados em responder como as diferenças ambientais contribuem para alterar  $\lambda$ . Por exemplo, queremos conhecer não apenas como  $\lambda$  varia entre porções de florestas contínuas e fragmentadas, mas também quais os componentes produzem essa variação. Se possuímos um conjunto de matrizes advindas de locais diferentes, podemos utilizar as **respostas a experimentos por meio das tabelas de vida** (LTRE, *life table response experiments*), um método desenvolvido por Hal Caswell (2001) para responder a esse tipo de questão.

Por exemplo, Emilio Bruna e Madan Oli (2005) estudaram *Heliconia acuminata* (Heliconiaceae), uma herbácea ocorrente na Floresta Amazônia próximo a Manaus (Brasil), como parte de um estudo mais amplo sobre as consequências da fragmentação da floresta pluvial tropical (Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais; Figura 16.13). Eles constataram que, em média, na floresta contínua,  $\lambda$  possuía um valor de 1,05, enquanto nos fragmentos de 10 a 1 ha,  $\lambda$  estava próximo a 1. Contudo, utilizando o método LTRE, verificaram que mecanismos diferentes causavam as reduções na taxa de crescimento populacional nos fragmentos de tamanhos diversos: nos de 10 ha, a redução foi causada pela diminuição na reprodução, enquanto nos de 1 ha as mudanças nas taxas de crescimento individual das plantas contribuíram para a redução na taxa de crescimento populacional. Em outro estudo,

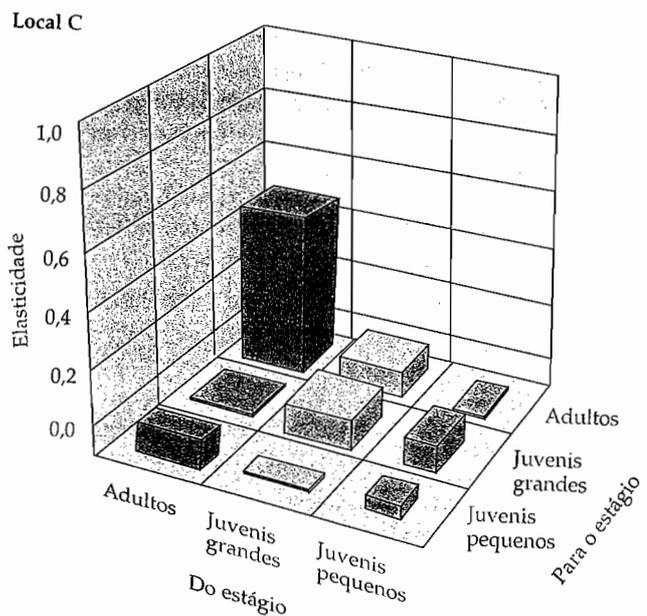


**Figura 5.10** Elasticidades para três populações de *Coryphantha robbinsorum*, uma espécie de cacto ameaçada de extinção. Cada barra fornece a elasticidade para uma transição particular, correspondentes às matrizes apresentadas no Quadro 5D. Os valores descrevem a mudança proporcional na taxa de crescimento de longo prazo ( $\lambda$ ), resultante de uma mudança proporcional em cada elemento da matriz, mantendo constantes todos os outros elementos da matriz. Eles somam 1 para qualquer análise realizada e podem, por isso, ser considerados como a descrição da importância proporcional de cada elemento para  $\lambda$ . Por exemplo, no local A, a sobrevivência dos adultos x os adultos ( $P_{33}$ ) responde por 76% de  $\lambda$  e no local B responde por 92%. No local C, onde se espera que a população cresça rapidamente ( $\lambda = 1,12$ ), a sobrevivência dos adultos x adultos responde por somente 55% para o valor de  $\lambda$ .

Ingrid Parker (2000) pesquisou o arbusto invasor *Cytisus scoparius* (giesta escocesa, Fabaceae) em vários locais perto de Seattle (EUA). Todas as populações apresentavam  $\lambda$  maior que 1, mas aquelas localizadas nos parques urbanos cresciam muito mais lentamente do que as localizadas em pradarias. Utilizando o método LTRE, a autora descobriu que a causa principal de diferença foi a maior chance de estabelecimento das plântulas no hábitat de pradaria.

**Idade e estágio de desenvolvimento, uma revisão**

Como mencionado anteriormente, a idade por si só é em geral um preditor pouco eficiente da demografia de populações vegetais, o que não significa que não seja importante. Contudo, exceto para aqueles casos em que sabemos que a idade exerce um papel direto e importante na demografia vegetal, tem sido difícil relacionar estágio de desenvolvimento à idade. Não obstante, às vezes é importante tentar relacioná-los. Por exemplo, ao propor ações de manejo para uma população ameaçada, há diversas perguntas importantes a serem respondidas: quanto tempo leva uma semente, em média, para alcançar a maturidade sexual? Qual a idade média de um indivíduo em um estágio particular de desenvolvimento? Qual é a chance de sobrevivência de um indivíduo viver x anos? Qual é a taxa reprodutiva líquida da população?



Quanto tempo a população levará para se repor totalmente?

Até recentemente, essas perguntas em geral não seriam respondidas. Em um estudo pioneiro, Margaret Cochran e Stephen Ellner (1992) descobriram que tais questões têm respostas que são, ao menos em princípio, simples. Um modelo matricial com base em estágios de desenvolvimento inclui implicitamente informação a respeito da idade, porque prevê as transições entre estes estágios em um intervalo de tempo. Consideremos o exemplo de *C. robbinsorum*: um juvenil pequeno tem uma chance  $P_{11}$  de sobreviver até o próximo ano como um juvenil de mesmo estágio, e uma chance  $P_{21}$  de crescer até se tornar um juvenil do estágio grande, sobrevivendo até o próximo ano. Assim, sua chance de estar vivo para o próximo ano é simplesmente a soma de  $P_{11} + P_{21}$ .

Ao generalizar essa abordagem – somando todos os possíveis “caminhos” entre dois estágios – resulta que poderemos calcular *qualquer* parâmetro fundamentado na idade a partir de dados advindos de estágios de desenvolvimento incluindo  $R_0$ . Mesmo no simples diagrama do ciclo de vida de *C. robbinsorum*, há muitos caminhos possíveis que ligam o nascimento à maturidade. Uma dessas ligações é a de uma planta recém-nascida que se tornou juvenil pequena de um ano a outro, juvenil grande no próximo ano, e que a seguir tornou-se adulta. O modelo matricial nos informa que os recém-nascidos  $P_{21}P_{32}$  seguem esse caminho até se tornarem adultos após dois anos. Outra possibilidade para os indivíduos é permanecer dois anos em cada estágio, antes de passar para a próxima fase; o modelo assim nos informa que a proporção  $P_{11}P_{21}P_{22}P_{32}$  de recém-nascidos segue esse caminho até a maturidade. Cochran e Ellner (1992) desenvolveram métodos para somar todas as possíveis situações e, desse modo, estimar a informação quanto à idade a partir do modelo de estágios de desenvolvimento.

A Figura 5.11 apresenta as curvas de **sobrevivência** estimadas (probabilidade de sobrevivência do nascimento até uma idade determinada) para *C. robbinsorum*. Essas curvas e outros cálculos simples, fundamentados nas idades, estão demonstrados na Tabela 5.3, a partir de modelos com base nas classes de desenvolvimento. As expressões matemáticas parecem complexas, pois os cálculos envolvem muitas somas sobre todas as rotas possíveis, recomendando-se uma leitura adicional de Cochran e Ellner (1992).

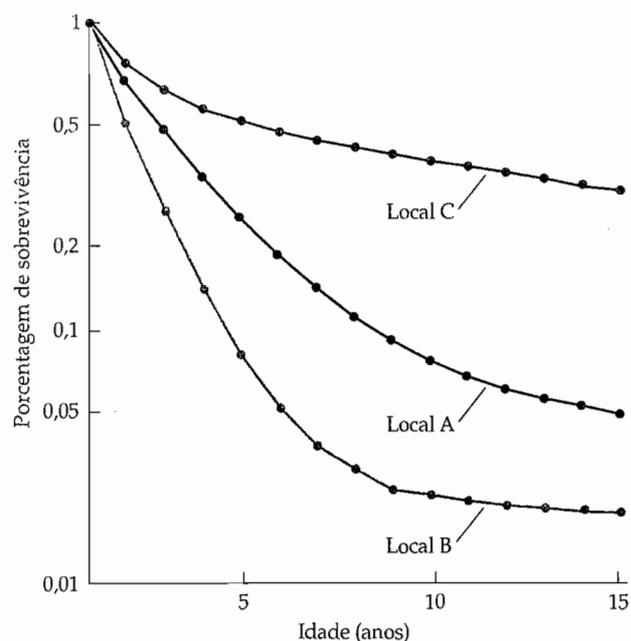


Figura 5.11 Curvas de sobrevivência de populações de *Coryphantha robbinsorum*, em três locais, que foram estimadas utilizando os modelos desenvolvidos por Margaret Cochran e Stephen Ellner (1992) para analisar os modelos matriciais apresentados no Quadro 5D. A sobrevivência é muito maior no local C, em comparação com os outros dois locais, em função da sobrevivência de 76% dos juvenis pequenos ( $P_{11} + P_{21} = 0,76$ ), enquanto esses valores são 69% e 50% para os locais A e B, respectivamente.

**TABELA 5.3** Alguns valores da estrutura etária de populações de *Coryphantha robbinsorum*, advindos de matrizes estruturadas por classes de desenvolvimento

Local	Probabilidade de alcançar a maturidade	Idade média no início da maturidade (anos)	Taxa reprodutiva líquida ( $R_0$ )	Tempo de geração <sup>a</sup>
A	0,05	10,7	0,92	42
B	0,02	6,7	0,81	72
C	0,46	5,3	5,84	27

Nota: Estes valores foram calculados por meio das matrizes apresentadas no Quadro 5D, utilizando o método de Cochran e Ellner (1992).

<sup>a</sup>  $\mu_1$ , idade média na qual um grupo de recém-nascidos produzirá prole.

Essa abordagem também possibilita calcular a tabela de vida com base nas classes de desenvolvimento. Em populações estruturadas pela idade, a informação quanto à sobrevivência em uma matriz de transição é a mesma encontrada na tabela de vida. Porém, não é óbvio como se poderiam utilizar os dados de sobrevivência em uma matriz estruturada pelas classes de desenvolvimento, para prever uma quantidade tal como a fração de plantas recentemente germinadas que permanecerão vivas daqui a dez anos. Cochran e Ellner (1992), felizmente, forneceram fórmulas que possibilitam chegar a esses tipos de resultados.

#### Outras abordagens para modelar a demografia de plantas

O uso de matrizes pode ser muito mais sofisticado que os fundamentos ressaltados até aqui. Por exemplo, os modelos matriciais podem estar organizados de modo que incluam as informações sobre as aleatoriedades tanto ambiental quanto demográfica. Também podem ser abordadas questões de dependência de densidade. Isso exige cálculos matemáticos mais avançados dos que estão apresentados neste livro, utilizando-se também os autovalores e autovetores. Porém é importante saber que este método pode ser utilizado muito mais amplamente do que temos aqui discutido.

Um assunto que surge ocasionalmente é que as populações podem ser compostas de indivíduos que apresentam diferentes ciclos de vida. Por exemplo, a maioria dos indivíduos de *Argyroxiphium sandwicense* (Asteraceae, planta endêmica de Mauna Kea, conhecida popularmente como espada prateada; Figura 5.12) reproduz-se uma vez e morre (são semélparos; ver Capítulo 8). Porém, alguns indivíduos reverterem o crescimento vegetativo após a floração ou florescem repetidamente (Powell, 1992). Um modelo matricial padronizado deveria demonstrar a probabilidade de floração repetida ao longo de toda a população, embora a maioria dos indivíduos nunca apresente essa característica. Uma abordagem para esse problema é tentar entender como cada tipo de ciclo de vida contribui para a taxa de

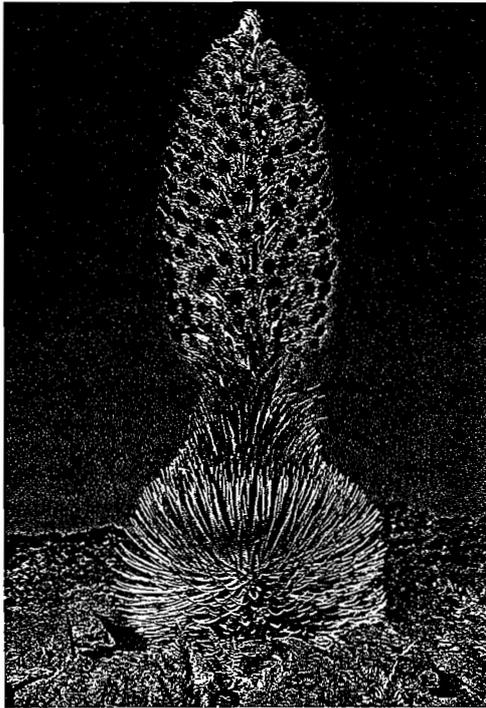


Figura 5.12 *Argyroxiphium sandwicense* (espada prateada, Asteraceae), presente no Havai. Esta espécie é principalmente semélpara, reproduzindo-se somente uma vez em sua vida; contudo, raros indivíduos revertem o crescimento vegetativo após a floração, ou florescem repetidamente (fotografia cortesia de R. Robichaux).

crescimento populacional – método avançado denominado análise reversa (*loop analysis*) (van Groenendael et al., 1994). Por exemplo, Glenda Wardle (1998) comparou a importância dos ciclos de vida anuais *versus* bianuais (ver Capítulo 8) em *Campanula americana* (campânula, Campanulaceae) e mostrou que os indivíduos bianuais tinham um efeito muito maior sobre o crescimento populacional.

Há também situações nas quais os modelos matriciais não são a melhor escolha. Por exemplo, um modelo matricial pode ser enganoso se o arranjo espacial dos indivíduos demonstrar ser este um fator importante para a dinâmica populacional. Nesses casos, é adequado utilizar modelos que levem em conta a localização espacial para simular o nascimento, o crescimento e a mortalidade de indivíduos e suas interações com seus vizinhos. Entretanto, há um detalhe: para estimar com exatidão os parâmetros de tais modelos espacialmente explícitos fundamentados em indivíduos, são necessários muito mais dados do que aqueles utilizados em um modelo matricial. Uma série de modelos desenvolvidos por Stephen Pacala e colaboradores (Pacala e Silander, 1985; Pacala, 1986a,b, 1987) ilustra o poder dessa abordagem (os autores conseguiram prever com sucesso muitas características das dinâmicas das populações que eles estudaram) e algumas das dificuldades e limitações envolvidas (foram necessárias grandes quantidades de dados para estimar os parâmetros, além do auxílio de sofisticados *softwares* para a modelagem e análise do caráter de sensibilidade e elasticidade sobre as taxas de crescimento, com toda a dificuldade que envolve essas análises).

Concluindo, algumas populações vegetais estruturadas por classes de tamanho podem ser melhor modeladas com um método que trate o tamanho como variável contínua e não com abordagem matricial. Michael Easterling e colaboradores (2000) sugeriram um método mais geral, análogo ao modelo matricial, mas que trata o tamanho como variável contínua. A matemática envolvida é um pouco mais complicada do que as abordagens matriciais, uma vez que utiliza cálculos integrais, mas esses podem ser estimados numericamente por computador. Os autores argumentaram que essa abordagem é mais natural do que a abordagem matricial e sugeriram que, como um bônus adicional, pode-se muitas vezes utilizar esse método com menos parâmetros do que os empregados em um modelo matricial. Um número crescente de estudos (Easterling e Ellner, 2000; Rees e Rose, 2002; Childs et al., 2003, 2004; Ellner e Rees, 2006) tem utilizado essa abordagem.

### *Estudos demográficos de espécies vegetais perenes*

Uma pequena fração de espécies vegetais alcança idades avançadas. Alguns genetas do arbusto *Larrea tridentata* (creosoto, Zygophyllaceae), no Deserto de Mojave, foram estimados tendo cerca de 14.000 anos. Obviamente, é difícil estudar a demografia de populações em que alguns indivíduos vivem quase tanto quanto o tempo necessário para que a espécie humana tenha ocupado a América do Norte! Felizmente, a maioria das espécies vegetais não apresenta tais dificuldades extremas para estudos demográficos. Mais tipicamente, árvores e arbustos vivem por algumas décadas ou séculos. Porém, mesmo essas espécies são difíceis de estudar, uma vez que os pesquisadores estão ativos por somente algumas décadas.

Uma abordagem alternativa tem sido desenvolver modelos matriciais (ou similares) para espécies de vida longa com base em amostras da população. No estudo sobre *Trillium grandiflorum* (Figura 5.6), por exemplo, Tiffany Knight (2003, 2004) marcou indivíduos de cada classe e, após, os acompanhou, contando-os em momentos posteriores. Seria impossível seguir uma coorte inteira, uma vez que os indivíduos podem viver mais de 70 anos. William Platt e colaboradores (1988, 1993) estudaram populações do pinheiro-de-folha-longa (*Pinus palustris*) a partir da década de 1970. A variação anual nas condições ambientais – às vezes devida a grandes distúrbios, como furacões – tem se tornado um marco nesses estudos e parece desempenhar um papel importante na dinâmica dessas populações.

Existem poucos estudos, de longo prazo, de coortes de árvores marcadas. Robert Peet e Norman Christensen (1987) estudaram grandes parcelas de árvores estabelecidas no início do século XX, na reserva florestal da Universidade de Duke. É claro que tais estudos podem apresentar algumas fragilidades. As medições de sobrevivência são muitas vezes tomadas entre intervalos de tempo longos demais – como 10 anos ou múltiplos de 10. Sementes, plântulas e juvenis geralmente não são medidos. Por causa desses longos intervalos entre os censos, em geral substi-

mam-se as variações interanuais. Porém, mesmo com uma resolução não exata, as informações obtidas com tais estudos podem ser úteis.

Um método de estudar plantas de vida longa – utilizado em silvicultura e ecologia florestal – tem sido desenvolver tabelas de vida “estáticas”. A ideia é utilizar a própria estrutura populacional atual como base para estimar a sobrevivência. Se há duas vezes mais indivíduos de um ano, por exemplo, em comparação a indivíduos de dois anos, isso indica que a probabilidade de sobrevivência entre essas idades é de 0,5. Porém, isso não é tão simples assim, e como consequência fazemos uma sugestão: nunca utilize tabelas de vida estáticas. O problema dessa abordagem é que ela tem três pressuposições cruciais: que a população possua uma distribuição estável de idades, que a matriz de transição permaneça constante por um período longo de tempo e que  $\lambda = 1$ . Consideremos o exemplo já dado: podemos concluir que, havendo duas vezes mais indivíduos

de um ano em relação aos de dois anos, a probabilidade de sobrevivência de 0,5 é possível somente se as três pressuposições forem mantidas. Na realidade, a probabilidade de sobrevivência poderia ser muito menor que 0,5 se  $\lambda$  fosse muito maior; a recíproca também seria verdadeira.

Por exemplo, Joan Hett e Orié Loucks (1976) utilizaram uma tabela de vida estática para inferir as curvas de sobrevivência para várias populações de *Tsuga canadensis* (tsuga oriental, Pinaceae) e *Abies balsamea* (abeto balsâmico, Pinaceae), em Michigan. Primeiramente, eles mediram o tamanho das árvores e determinaram as idades de uma amostra de indivíduos por meio da contagem dos anéis anuais (nos adultos) ou das cicatrizes de gemas apicais (em plântulas e juvenis). Após, utilizaram a relação entre idade e tamanho para estimar a estrutura etária da população. Eles consideraram dois modelos para esses dados: um que assumia a mesma taxa de mortalidade para todas as idades, e outro que assumia taxas de mortalidade decrescentes com a idade. A Figura 5.13 mostra o ajuste desses modelos aos dados. Observando que os dados divergem sistematicamente das duas linhas de regressão, os pesquisadores, então, consideraram um modelo mais complexo no qual o padrão de mortalidade decrescente com a idade foi sobrepujado por uma função periódica. Esse modelo pareceu proporcionar o melhor ajuste (Figura 5.13D), e Hett e Loucks propuseram várias hipóteses que poderiam explicar essa oscilação aparente, incluindo ciclos populacionais e surtos periódicos de pragas.

Como o exemplo ilustra, tabelas de vida estáticas exigem fortes pressuposições que geralmente não podem ser justificadas. Essas pressuposições assumem que as taxas vitais são constantes, fato incomum para períodos longos. Muitos indivíduos no estudo da *T. canadensis*, por exemplo, viveram parte na última Idade do Gelo – um período de atividade solar baixa, temperaturas baixas e avanço de geleiras entre 1500 e 1850, interrompido por interlúdios re-

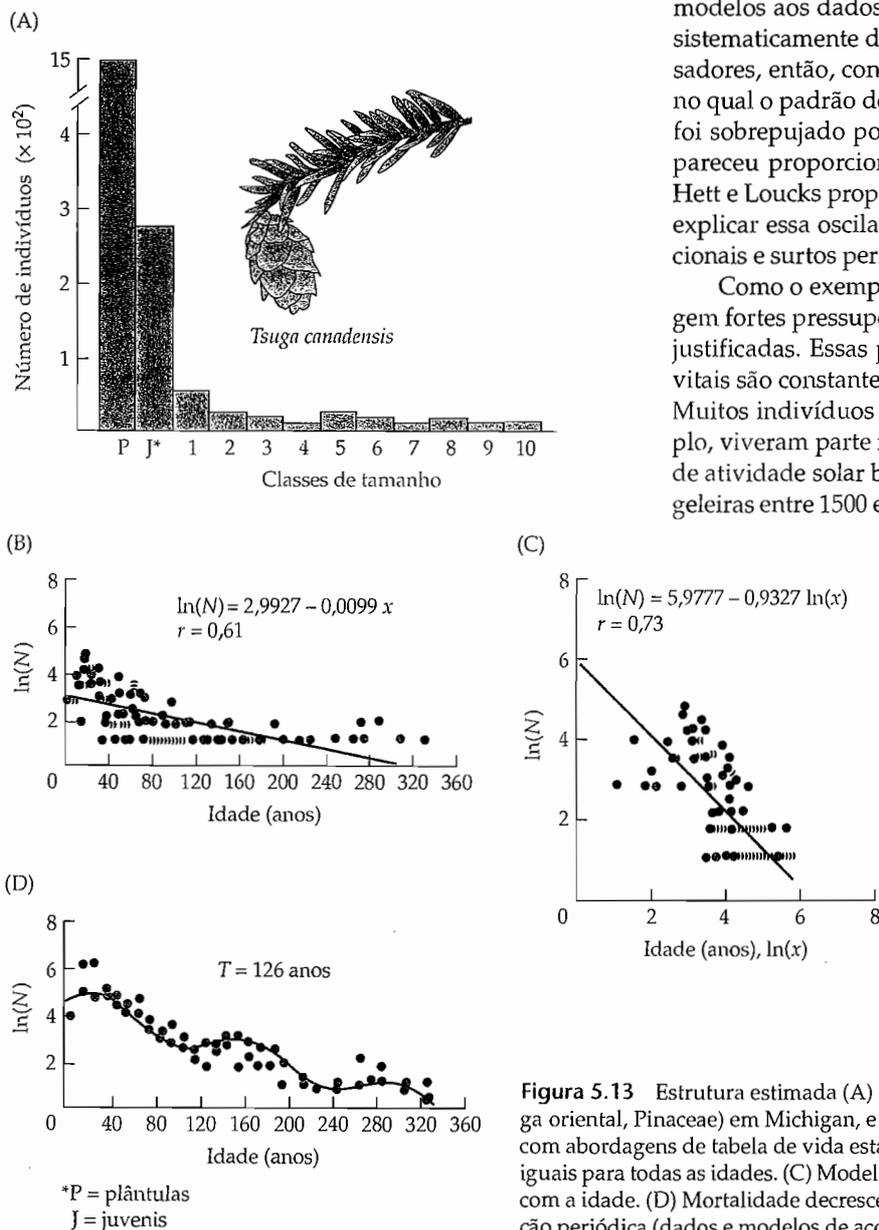


Figura 5.13 Estrutura estimada (A) de uma população de *Tsuga canadensis* (tsuga oriental, Pinaceae) em Michigan, e três modelos que tentam explicar os dados com abordagens de tabela de vida estática. (B) Modelo com taxas de mortalidade iguais para todas as idades. (C) Modelo que assume uma mortalidade decrescente com a idade. (D) Mortalidade decrescente com a idade sobrepujada por uma função periódica (dados e modelos de acordo com Hett e Loucks, 1976).



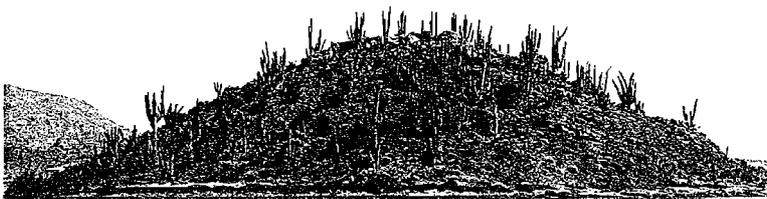
Jonathan Silvertown

lativamente quentes de 1540 a 1590 e de 1770 a 1800. Porém, essas críticas não serviriam igualmente para os outros modelos matriciais? A principal utilidade das matrizes é estudar as condições atuais da população e responder o que aconteceria se as condições permanecessem constantes. Por outro lado, a tabela de vida estática responde quais as condições constantes que poderiam gerar a estrutura populacional atual. Como Jonathan Silvertown (1982) ressaltou, muitos modelos completamente diferentes, com condições constantes ou não, podem ser de igual forma bem ajustados aos dados. As consequências das condições constantes podem ser calculadas, mas não existe uma resposta única para as questões levantadas pelas abordagens da tabela de vida estática.

Isso não significa que nunca é possível inferir questões ecológicas a partir de uma estrutura populacional. Por exemplo, se for verificado que uma população consiste em classes etárias muito separadas (como ocorre em muitas árvores florestais e cactos), é razoável sugerir que raramente ocorrem possibilidades de recrutamento bem-sucedido de novos indivíduos. Se houver também uma tendência das plantas de uma determinada classe etária estarem localizadas perto umas das outras, é razoável inferir que o processo de criação de oportunidades de recrutamento está caracterizado espacialmente em manchas. Por exemplo, muitas árvores florestais ocorrem em estandes de idades próximas porque eventuais relâmpagos criam clareiras para o recrutamento. Eventos de fogo – inferidos pelo exame das cicatrizes encontradas nas árvores e pela datação do carvão encontrado no solo – têm sido utilizados para estudar a frequência e severidade dessas perturbações. Embora métodos como esses não forneçam estimativas para os elementos de uma matriz, eles produzem claras inferências se bem conduzidos.

Vários pesquisadores têm tido ideias sobre a demografia de plantas de vida longa por meio de maneiras criativas de obter retrospectivamente dados a respeito da sobrevivência. Por exemplo, Deborah Goldberg e Raymond Turner (1986) foram os primeiros a usar mapas de parcelas, estabelecidas por Forrest Shreve na década de 1930 para documentar a sobrevivência de várias espécies de cactos e arbustos de deserto. Talvez os estudos mais incomuns sejam aqueles em que Rodney Hastings e Raymond Turner (1965; Turner, 1990; Turner et al., 2003) utilizaram pontos de referência para confrontar fotografias antigas (algumas do Século XIX) com novas e identificaram indivíduos sobreviventes de árvores, arbustos e grandes cactos de deserto (Figura 5.14).

(A) 1903



(B) 1961



(C) 1996



**Figura 5.14** A comparação de fotografias antigas e novas proporcionou importantes ideias sobre a demografia de plantas perenes, bem como mudanças na vegetação em uma região árida. Empregada de modo pioneiro por Rodney Hastings e Raymond Turner (1965), a técnica exige pontos de referência para identificar os locais de fotografias antigas. Aqui, a sequência de fotografias mostra mudanças na população de *Pachycereus pringlei* (*cardón*, Cactaceae), na Ilha Melisas, Baía de Guaymas, Sonora, México. (A) Tirada em 1903, essa fotografia mostra uma população de indivíduos antigos e muito ramificados desse cacto. (B) Nessa fotografia, tirada em 1961, a maioria dos indivíduos velhos foi substituída por muito mais jovens, embora diversos indivíduos grandes ainda possam ser vistos na parte superior do local. (C) Nessa fotografia, de 1996, pode ser observado um estande denso do cacto (*cardón*); a maioria das plantas está muito maior do que em 1961. Três indivíduos grandes e velhos são ainda identificados na parte superior (fotografias cedidas por R. Turner).

### Variações ao acaso no crescimento e declínio populacional

No mundo real, as taxas de crescimento populacionais variam por causa de fatores estocásticos (com variação ao acaso). Por exemplo, furacões e incêndios têm efeitos importantes nas taxas de crescimento de muitas populações de árvores florestais. Além disso, anos úmidos ocasionais podem ser cruciais para a persistência de algumas populações de plantas de deserto. Pelo acaso, é possível que populações pequenas de espécies ameaçadas sejam extintas: com todos os indivíduos tendo 50% de chance de sobrevivência, não seria surpreendente, em uma população suficientemente pequena, se todos morressem num dado momento.

Felizmente, muitas das ferramentas metodológicas descritas anteriormente podem ser modificadas para a utilização em um mundo variável. Primeiro, contudo, é importante deixar claro como a variação ao acaso afeta o crescimento populacional.

### Causas da variação ao acaso

O crescimento pode ser afetado pela variação ao acaso de duas maneiras. Primeiramente, no caso da **estocasticidade ambiental**, as taxas vitais podem variar como resultado de fatores ambientais que afetam todos os indivíduos em uma classe de desenvolvimento (ou mesmo toda a população) mais ou menos da mesma forma. Por exemplo, no deserto a variação de chuvas é muito alta. Em um estudo de cerca de 20 anos, no Deserto de Sonora, sobre plantas anuais de inverno (que germinam no outono e florescem na primavera), D. Lawrence Venable e Catherine Pake (1999) documentaram uma grande variação na **fertilidade realizada** (a chance de sobrevivência até a maturidade multiplicada pela fertilidade dos sobreviventes) de dez dessas espécies (Figura 5.15). Essa variação possibilita as flutuações nos tamanhos populacionais dessas espécies (Figura 5.16). É interessante observar que os anos com fertilidade realizada alta pareciam estar associados a eventos do El Niño (Figura 17.16).



D. Lawrence Venable

Em segundo lugar, no caso da **estocasticidade demográfica**, a variação ao acaso nos destinos dos indivíduos (enquanto todos possuem as mesmas taxas vitais) reduz a taxa média de crescimento de longo prazo da população. Por exemplo, considere uma população de  $n = 8$  plantas, com uma probabilidade de sobrevivência até o próximo ano de  $p = 0,25$ . Há chance de que a população no próximo ano não seja exatamente de 2, o produto de  $p$  e  $n$ , porque há o componente do acaso

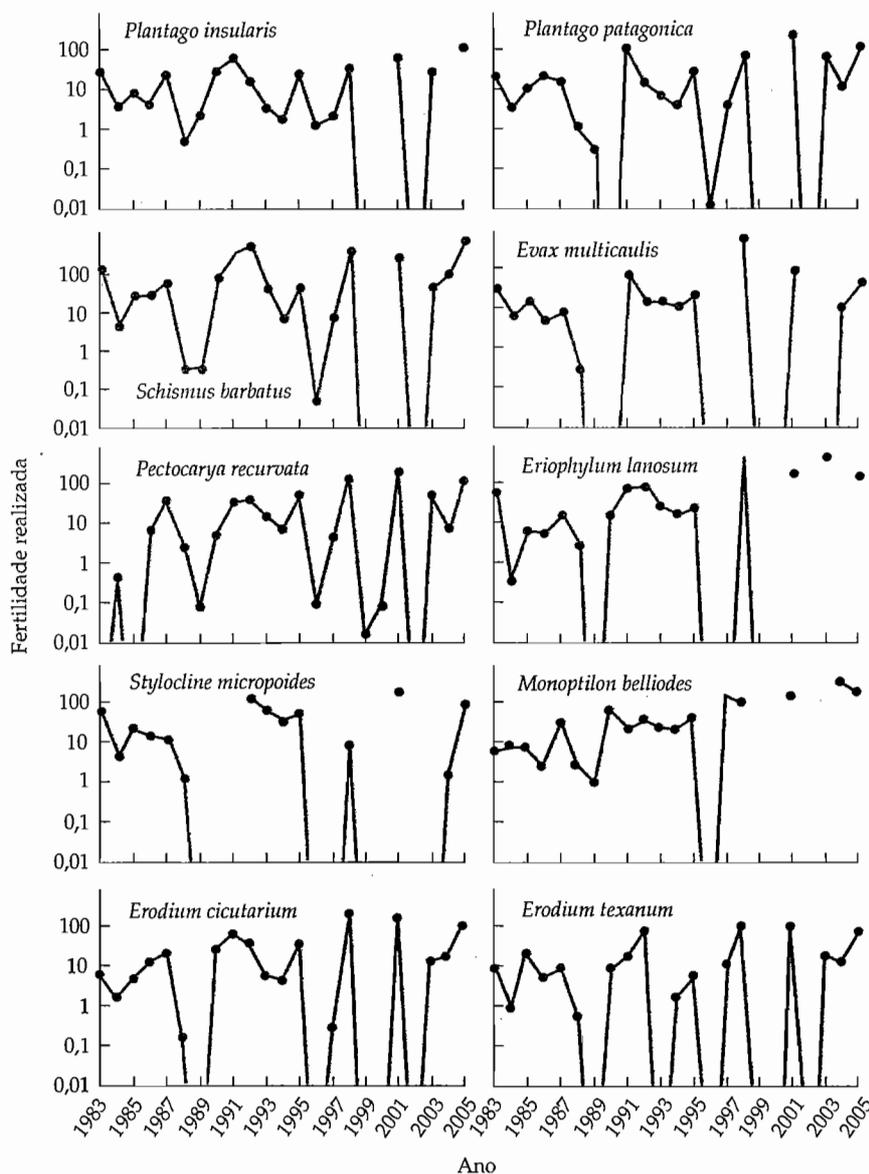
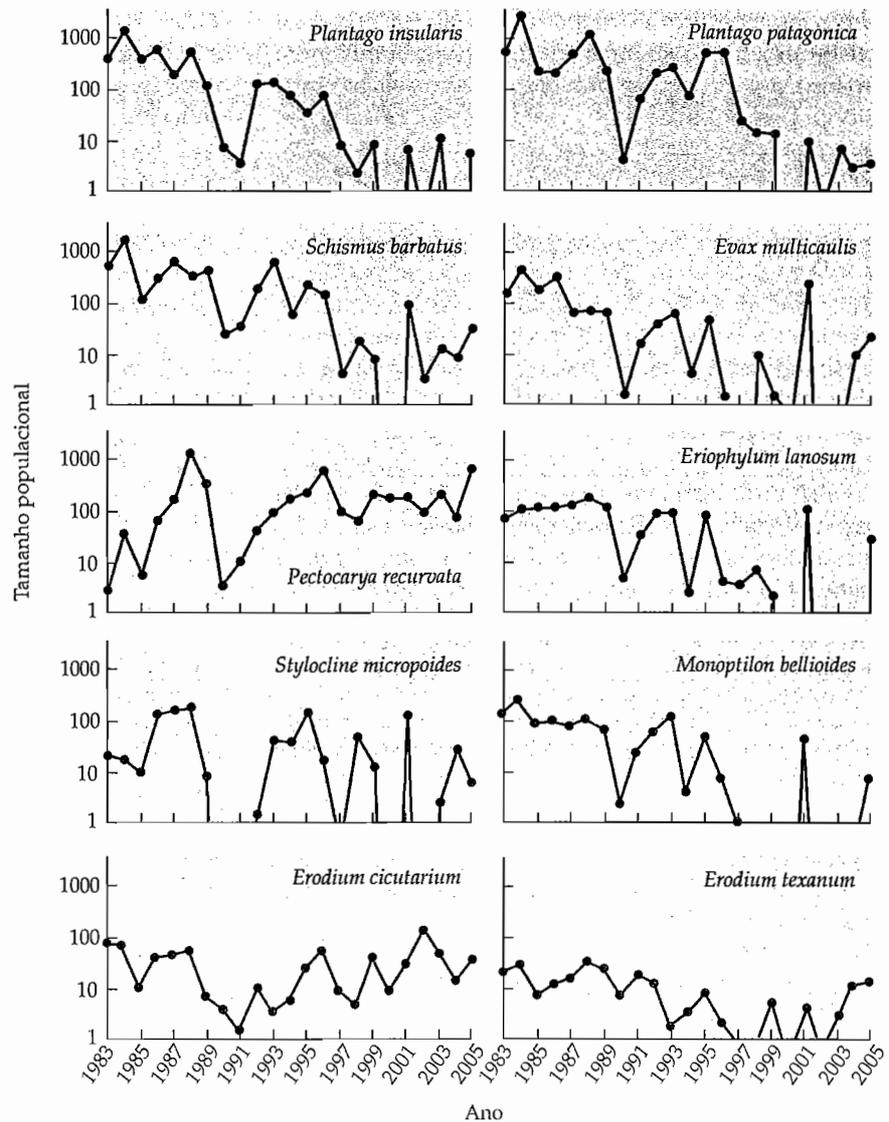


Figura 5.15 Efeito da estocasticidade ambiental sobre a fertilidade realizada de plantas anuais de inverno no deserto de Sonora. A fertilidade realizada consiste na chance de sobrevivência desde a emergência até a maturidade multiplicada pela fertilidade média dos sobreviventes. O aumento das precipitações pluviométricas devido ao fenômeno El Niño ocorreu em 1983, 1987, 1991, 1992, 1998 e 2001 – anos de fertilidade realizada alta para a maioria das espécies. Com exceção de *Erodium cicutarium* e *Schismus barbatus*, todas as espécies são nativas na área de estudo (segundo Venable e Pake 1999; dados adicionais foram cedidos por D. L. Venable).

Figura 5.15 Efeito da estocasticidade ambiental sobre a fertilidade realizada de plantas anuais de inverno no deserto de Sonora. A fertilidade realizada consiste na chance de sobrevivência desde a emergência até a maturidade multiplicada pela fertilidade média dos sobreviventes. O aumento das precipitações pluviométricas devido ao fenômeno El Niño ocorreu em 1983, 1987, 1991, 1992, 1998 e 2001 – anos de fertilidade realizada alta para a maioria das espécies. Com exceção de *Erodium cicutarium* e *Schismus barbatus*, todas as espécies são nativas na área de estudo (segundo Venable e Pake 1999; dados adicionais foram cedidos por D. L. Venable).

**Figura 5.16** Flutuações no tamanho populacional de dez espécies anuais de inverno ocorrentes no Deserto de Sonora (segundo Venable e Pake, 1999; dados adicionais cedidos por D. L. Venable).



na sobrevivência (para ideias futuras, ver a discussão da deriva genética, com a qual a estocasticidade demográfica compartilha muitas propriedades, no Capítulo 6).

Algumas características importantes da estocasticidade demográfica são mostradas na Figura 5.17. Na Figura 5.17A é apresentado o número observado de sobreviventes em uma população hipotética, dada uma probabilidade de sobrevivência 0,25. Pode-se observar que existem mais valores extremamente baixos do que valores extremamente altos. Há uma razão para isso: mesmo em uma população de 1.000 indivíduos, é possível que, por chance, nenhuma planta sobreviva, mas nunca é possível que mais de 1.000 sobrevivam. Na Figura 5.17B é apresentado o desvio relativo das simulações em relação ao número esperado de sobreviventes. O desvio tende a ser maior em populações pequenas.

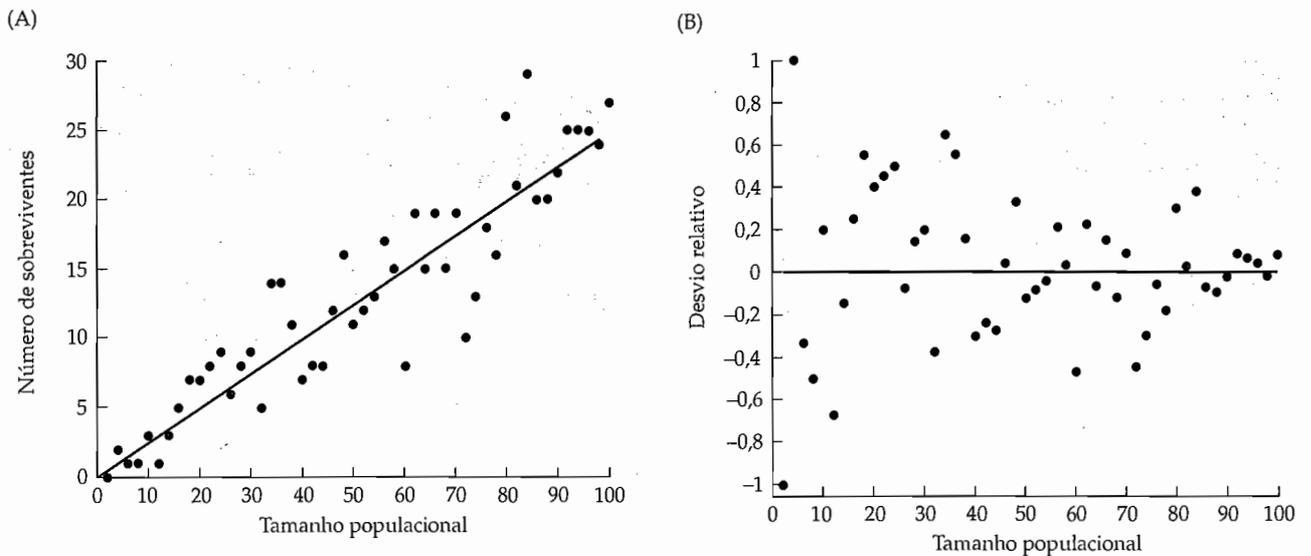
Ambas as formas de estocasticidade ocorrem em todas as populações. A estocasticidade ambiental pode ter efeitos substanciais em populações de qualquer tamanho. Como os exemplos anteriores sugerem, a estocasticidade demográfica é importante principalmente em populações pequenas.

**Taxas de crescimento de longo prazo**

O efeito mais importante da estocasticidade é reduzir a taxa média de crescimento de longo prazo de uma população. Imagine uma população de plantas anuais (sem um

banco de sementes) que cresce a uma taxa de  $\lambda_g = 1,01$ , em anos favoráveis, e a uma taxa de  $\lambda_b = 0,99$ , em anos adversos. Para simplificar, imagine que anos favoráveis e adversos se alternem. Você pode se surpreender ao perceber que essa população está se extinguindo lentamente! Como isso é possível, quando a taxa média de crescimento é igual a 1? Isso ocorre porque a taxa de crescimento de longo prazo não representa uma média aritmética simples, mas é igual à raiz quadrada de  $1,01 \times 0,99$ , a qual é menor que 1. Por quê? O crescimento populacional é um processo multiplicativo: as sementes produzidas em anos favoráveis germinam nos anos adversos e vice-versa. A raiz quadrada nos fornece a média correta ao longo do tempo.

Dada uma taxa média de crescimento populacional, a variação dessa taxa entre os anos reduz a taxa de crescimento populacional de longo prazo. Considere um grupo de populações não-estruturadas – como as de plantas anuais sem bancos de sementes – com os possíveis valores de  $\lambda$  dados na segunda coluna da Tabela 5.4, assumindo que esses valores ocorrem com probabilidade igual. Para



**Figura 5.17** Efeito da estocasticidade demográfica sobre a sobrevivência. (A) Cada ponto significa o número observado de sobreviventes em uma única amostra de uma população hipotética, dada uma probabilidade de sobrevivência de 0,25. A linha representa o número esperado de sobreviventes: 0,25 vezes o tamanho populacional. (B) O tamanho relativo, para as mesmas amostras, do desvio em relação ao valor esperado:  $(N \text{ sobreviventes} - \text{esperados}) / \text{esperados}$ .

as populações 1 a 3, o valor médio de  $\lambda$  é o mesmo, mas  $\lambda$  varia mais na população 3 do que na população 2, e na população 1 não há variação.

Embora as populações 1 a 3 possuam a mesma taxa média de crescimento, suas taxas de crescimento de longo prazo diferem. No próximo ano, a população 1, cuja taxa de crescimento não variou, será 1,03 vezes o seu tamanho atual, e em oito anos será  $1,03^8 = 1,267$  vezes o seu tamanho atual. Se os dois valores diferentes de  $\lambda$  para a população 2 ocorrerem com igual probabilidade, esta população crescerá com taxa diferente, tal como  $1,05 \times 1,01 \times 1,01 \times 1,01 \times 1,05 \times 1,01 \times 1,05 \times 1,05$ . Nesse exemplo, a população 2 estará aproximadamente 1,264 vezes maior em oito anos – um pouco menos do que a população 1.

A taxa de crescimento de longo prazo de uma população não-estruturada é estabelecida pela **média geométrica** dos valores de  $\lambda$ , simbolizada como  $a$  e seus valores apresentados na quinta coluna da Tabela 5.4. A média geométrica de  $n$  valores corresponde a  $n$  raiz do seu produto. Ela tem uma propriedade importante: é certo que ela nunca excede a média aritmética, e é igual a esta somente se os números  $n$  são os mesmos, ou seja, se a variância de  $\lambda$  é igual a zero (para uma discussão sobre variância, ver Apêndice). Assim, para uma determinada taxa média de crescimento  $\lambda$ , o aumento

da variância de  $\lambda$  sempre reduz o crescimento populacional de longo prazo.

Essa discussão deve ser interpretada da seguinte maneira: o aumento da variância de  $\lambda$  sempre reduz  $a$ , mas isso é verdadeiro somente se a taxa de crescimento médio  $\lambda$  permanecer constante. A população 4 possui uma média aritmética de  $\lambda$  maior e uma variância mais ampla, apresentando assim uma taxa de crescimento de período longo maior do que as populações 1 a 3. Por outro lado, a população 5 apresenta uma variância ainda maior, e a taxa de crescimento do período de tempo longo é a menor das cinco populações.

Esses exemplos devem ajudar a convencê-lo de que as condições médias e sua variação são importantes na determinação das taxas de crescimento populacional por períodos longos. Existem poucos estudos sobre esse tipo de variação de longo prazo. Contudo, há muitos relatos sobre plantas em ambientes bastante variáveis (tais como plantas anuais de desertos) que geralmente exibem mortalidade alta e fertilidade baixa, mas em um “ano bom” ocasional produzem vastas quantidades de sementes. Portanto, uma população pode apresentar taxa de crescimento positiva, mesmo enquanto declina durante a maioria dos anos. Esse tipo de variação anual desempenha papel importante na coexistência de espécies dentro das comunidades (ver

**TABELA 5.4** As relações entre taxas de crescimento populacional iniciais e de longo prazo em um ambiente variável. A taxa de crescimento de longo prazo depende das médias e variâncias das taxas iniciais. Em populações não-estruturadas, a taxa de longo prazo é a média geométrica das taxas iniciais

População	Valores de $\lambda$	Média aritmética	Variância	Média geométrica
1	1,03	1,03	0	1,03
2	1,01; 1,05	1,03	0,0008	1,0298
3	1; 1,01; 1,05; 1,06	1,03	0,0009	1,0297
4	1; 1,01; 1,05; 1,07	1,0325	0,0011	1,0321
5	0,9; 1,01; 1,05; 1,17	1,0325	0,0124	1,0280

Capítulo 10). Tanto a média quanto a variância da taxa de crescimento são também importantes nas histórias de vida das espécies vegetais; no Capítulo 8, discutiremos como algumas espécies vegetais podem balançar ("trade off") a média e a variância de suas taxas de crescimento.

Essas ideias gerais valem igualmente para populações estruturadas pela idade ou pelo estágio de desenvolvimento. Contudo, o cálculo da taxa de crescimento de longo prazo de  $a$  é mais complexo em tais populações estruturadas. Uma vez que a multiplicação das matrizes não é comutativa,  $a$  não é uma simples média geométrica das taxas de crescimento anuais estimadas, de modo que ela em geral não pode ser calculada pelos valores de  $\lambda$  advindos das matrizes individuais. Métodos que estimam  $a$  são discutidos por Caswell (2001).

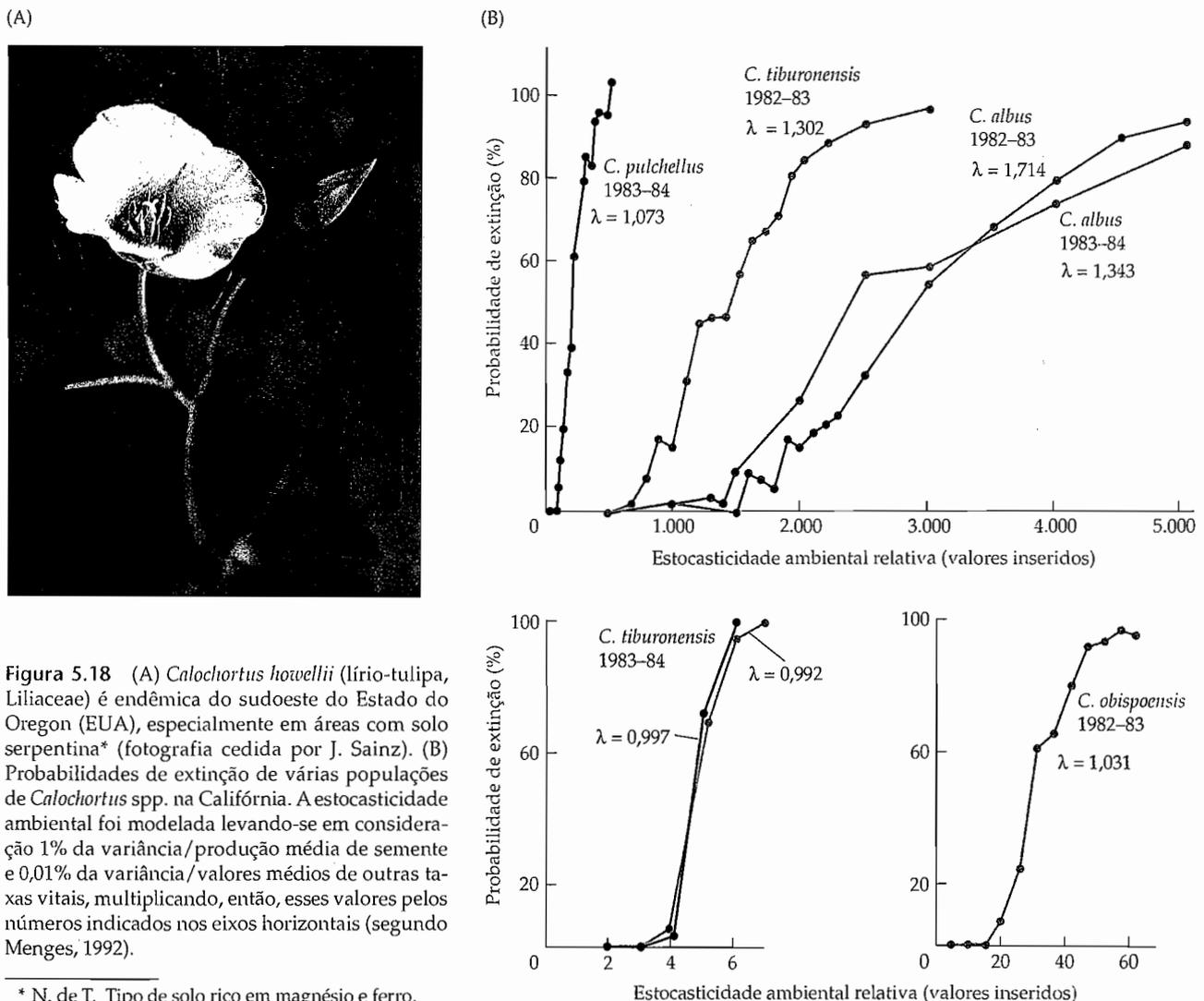
**Estudo do crescimento populacional variável**

Para estudar os efeitos da estocasticidade ambiental, é necessário possuir os mesmos tipos de dados utilizados para estimar as taxas médias de crescimento populacional, registradas por um número de anos suficiente para estimar as variâncias e covariâncias dos elementos da

matriz. Com tais dados, podem ser realizadas em computador simulações do crescimento da população sujeito à variação aleatória. Existem muitos estudos que registram as variações nos elementos da matriz (p. ex., Horvitz e Schemske, 1990; Bierzychudek, 1982). Todavia, poucos são os que apresentam períodos suficientes para fornecer boas estimativas de variância, sendo mais raros ainda os que proporcionam estimativas de correlação entre os elementos da matriz.

Mesmo uma população com  $a > 1$  pode às vezes ser extinta devido à variação ao acaso. A **probabilidade de extinção** de uma população consiste na fração de populações replicadas sobre a qual há expectativa de extinção. Esse valor é estimado por simulações computacionais. A Figura 5.18 mostra as probabilidades de extinção para várias espécies de *Calochortus* (lírio-tulipa, Liliaceae) na Califórnia (USA). Observe que as probabilidades de extinção crescem à medida que a estocasticidade ambiental aumenta, sendo este aumento mais rápido em populações com valores de  $\lambda$  menores.

Um número crescente de modelos demográficos tem examinado o crescimento populacional no contexto de



\* N. de T. Tipo de solo rico em magnésio e ferro.

perturbações, tal como o fogo. Por exemplo, Juan Silva e coautores (1990, 1991) estudaram *Andropogon semiberbis* (Poaceae), uma gramínea venezuelana de savanas que queimam quase todos os anos. Utilizando dados demográficos de parcelas submetidas a queimadas e de parcelas protegidas do fogo, os autores estimaram  $\lambda$  por multiplicação repetida das respectivas matrizes juntas. Eles estimaram  $a$  por meio de simulações estocásticas: para cada ano simulado, o programa computacional gerou um número ao acaso que determinou o uso da matriz para um ano com fogo e um ano sem fogo. Essas análises sugeriram que, se ocorre fogo em menos de 85% dos anos, a população será extinta. Eric Menges e Pedro Quintana-Ascencio (2004) utilizaram uma abordagem similar para encontrar uma frequência mínima de fogo para a manutenção de *Eryngium cuneifolium* (caraguatá de folha cuneiforme, Apiaceae) em comunidades de alecrim na Flórida.

Uma ideia intimamente relacionada à probabilidade de extinção é a de **população mínima viável (PMV)**. A PMV é o tamanho mínimo necessário para que uma população tenha uma probabilidade  $x$  de sobreviver  $N$  anos. Tipicamente, a PMV é calculada com uma probabilidade de 95% e um período de 50 a 100 anos. As **medidas** de manejo para espécies ameaçadas exigem estimativas da PMV. Eric Menges (1992) estimou a PMV para a palmeira mexicana *Astrocaryum mexicanum* (chocho, Arecaceae) utilizando matrizes de um estudo extensivo de Daniel Piñero e colaboradores (1984; Figura 5.19). As populações sujeitas somente à estocasticidade demográfica poderiam começar com apenas 50 plantas e, ainda assim, ter uma chance de 95% de persistência de 100 anos. Populações sujeitas à estocasticidade demográfica necessitam tamanhos iniciais maiores para ter essa chance de persistência. À medida que a estocasticidade se torna maior (isto é, houve mais variação ano a ano), a chance de uma população chegar à extinção aumenta rapidamente com a diminuição do tamanho populacional.

A maioria dos estudos demográficos das plantas é realizada por apenas poucos anos e, conseqüentemente, tem focado valores médios de taxas de crescimento ( $\bar{\lambda}$ ). Esses valores são úteis, mas é importante entender que  $\bar{\lambda}$  superestima  $a$  (exatamente como a média aritmética é sempre maior do que a média geométrica, a menos que

a variância seja zero). Hal Caswell (2001) estimou  $a$  para duas populações de *Arisaema triphyllum* (nabo selvagem, Araceae), estudadas por Paulette Bierzychudek (1982) no estado de Nova York. Nesse estudo,  $a$  e seu intervalo de confiança de 95% foram  $1,2926 \pm 0,0025$  na população de Fall Creek e  $0,8979 \pm 0,0028$  na população de Brooktondale. Cabe mencionar que essa é uma das poucas tentativas de estimar  $a$  em populações vegetais.

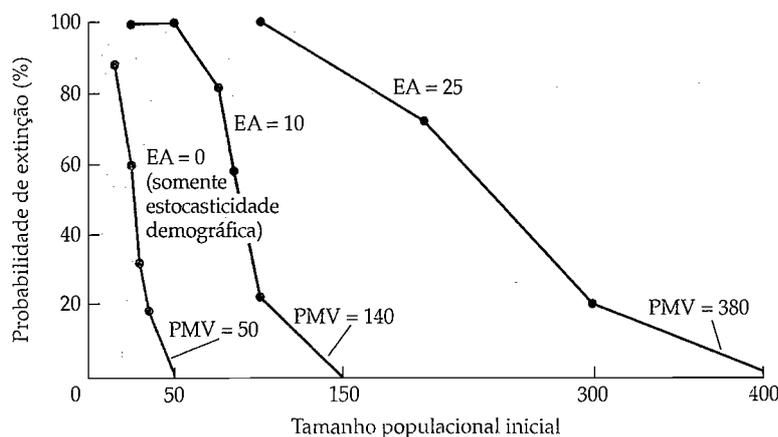
## Resumo

Os estudos sobre mudanças em populações vegetais necessitam, inicialmente, definir o que é um indivíduo. Em plantas, diferentemente da maioria dos animais, genética e fisiologicamente os indivíduos são muitas vezes distintos, porque muitos indivíduos genéticos podem se reproduzir vegetativa e sexualmente. A definição "certa" de um indivíduo a ser estudado depende das perguntas a serem feitas.

As taxas reprodutivas e de sobrevivência em plantas geralmente dependem muito mais dos estágios de desenvolvimento (tamanho, estágio do ciclo de vida, *status* fisiológico) do que das idades. Uma parte importante dos estudos de populações vegetais é a identificação dos fatores que causam variação nas taxas de sobrevivência e reprodutiva. A maioria dos modelos populacionais utiliza os estágios de desenvolvimento para estudar as mudanças no tamanho populacional vegetal.

Os modelos matriciais são ferramentas úteis para estudar as mudanças no tamanho e na composição populacionais. Eles tornam esse estudo possível pela estimativa das taxas de crescimento e composição populacionais – uma maneira importante de examinar as conseqüências das condições demográficas atuais. O valor reprodutivo, que pode ser calculado a partir de uma matriz de transição, é apropriado na comparação da importância de diferentes classes de desenvolvimento para o crescimento populacional futuro. Agora é possível calcular valores fundamentais na estrutura etária (tal como a idade média da primeira reprodução) a partir de dados estruturados por classes de desenvolvimento.

As populações vegetais variam em suas taxas de crescimento. Uma das razões é a variação ao acaso no ambien-



**Figura 5.19** Resultados de uma simulação conduzida para estimar a população mínima viável (PMV) para uma população da palmeira mexicana *Astrocaryum mexicanum* (chocho, Arecaceae). A estocasticidade ambiental (EA) foi modelada utilizando-se os métodos descritos na Figura 5.18. A PMV é o menor valor dado ao tamanho populacional com probabilidade de extinção de 5% ou menos em 100 anos (segundo Menges, 1992).

te, que afeta todas as populações. A variação nas taxas de crescimento é também causada por eventos ao acaso envolvendo os indivíduos. Se os indivíduos têm uma chance de 50% de sobrevivência anual, é muito provável que a fração real de sobrevivência seja diferente desse valor.

Esse tipo de variação ao acaso é muito importante em populações pequenas. As generalizações das abordagens de modelagens matriciais possibilitam estimar taxas de crescimento populacional por períodos longos, probabilidades de extinção e tamanho populacional mínimo viável.

## Questões para estudo

1. Você está começando a estudar uma população de plantas quando se dá conta de que diferentes indivíduos ocorrem em condições ambientais diferentes. Sugira uma abordagem que ajude a decidir se estes indivíduos pertencem a uma só população ou a mais de uma.
2. Quais seriam algumas consequências de ignorar a estrutura populacional por ocasião da estimativa das taxas de sobrevivência e reprodutiva? E por ocasião do desenvolvimento de modelos demográficos?
3. Imagine que você está estudando uma espécie de árvore de vida longa e uma erva perene de vida curta. Em qual dos estágios dessas histórias de vida você espera ter as maiores elasticidades? Por quê?
4. Discuta as similaridades e diferenças entre um estudo demográfico que objetive a conservação de uma espécie rara e o que vise controlar uma espécie invasora.
5. Qual é a relação entre estudos demográficos e estudos de seleção natural?

## Leituras adicionais

### Referências clássicas

- Harper, J. L. 1977. *Population Ecology of Plants*. Academic Press, London.
- Hartshorn, G. S. 1975. A matrix model of tree population dynamics. In *Tropical Ecological Systems*, F. B. Golley and E. Medin (eds.), 41-51. Springer, New York.
- Lefkovich, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21:1-18.
- Leslie, P. H. 1945. The use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33:183-212.

### Fontes adicionais

- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Cochran, M. E. and S. Ellner. 1992. Simple methods for calculating age-based life history parameters for stage-structured populations. *Ecol. Monogr.* 62: 345-364.
- Easterling, M. R., S. P. Ellner and P. M. Dixon. 2000. Size-specific sensitivity: Applying a new structured population model. *Ecology* 81: 694-708.
- Ebert, T. A. 1999. *Plant and Animal Populations: Methods in Demography*. Academic Press, San Diego.
- Tuljapurkar, S. and H. Caswell (eds.). 1997. *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems*. Chapman & Hall, New York.