



## Capítulo 6

# Dispersão, Dormência e Metapopulações

### 6.1 Introdução

Todos os organismos na natureza são encontrados em determinados locais porque eles se deslocaram até lá. Isto é verdadeiro mesmo para os mais aparentemente dos organismos sésseis, como ostras e árvores. Seus movimentos variam desde o transporte passivo, que afeta muitas sementes de plantas, até ações aparentemente intencionais de muitos animais móveis. *Dispersão* e *migração* são termos utilizados para descrever os aspectos relacionados ao movimento dos organismos. Eles são definidos para grupos de organismos, a despeito de que é o indivíduo que realmente se move.

os significados de "dispersão" e "migração"

A dispersão está relacionada ao distanciamento dos indivíduos entre si e, por isso, é uma descrição apropriada para vários tipos de movimentos: (i) de

sementes ou larvas de estrela-do-mar que se distanciam umas das outras e de seus progenitores; (ii) de ratos silvestres se deslocando de uma área de campo para outra, geralmente deixando residentes para trás e sendo equilibrados pela dispersão de outros indivíduos em outras direções; e (iii) de aves terrícolas se deslocando entre ilhas de um arquipélago (ou de afídeos em uma unidade mista de plantas) na busca de um habitat apropriado.

A migração é mais frequentemente considerada como movimentos direcionais em massa de um grande número de indivíduos de uma espécie de um local para outro. O termo, portanto, se aplica às clássicas migrações de determinados animais (enxames de gafanhotos, viagens intercontinentais das aves), mas também a outros exemplos menos óbvios, como os movimentos de ir e vir de animais costeiros, seguindo o ciclo das marés. Seja qual for o caso, neste capítulo será adequado dividir o processo de dispersão em três fases: *partida*, *movimento* e *chegada* (South *et al.*, 2002) ou, em outros termos, *emigração*, *transferência* e *imigração* (Ims e Yoccoz, 1997). Estas três fases diferem (e as perguntas que formulamos sobre elas também) tanto do ponto de vista comportamental (o que desencadeia o início e o fim do movimento?, etc.) quanto do ponto de vista demográfico (a distinção entre perda e ganho de indivíduos, etc.). A divisão em fases também

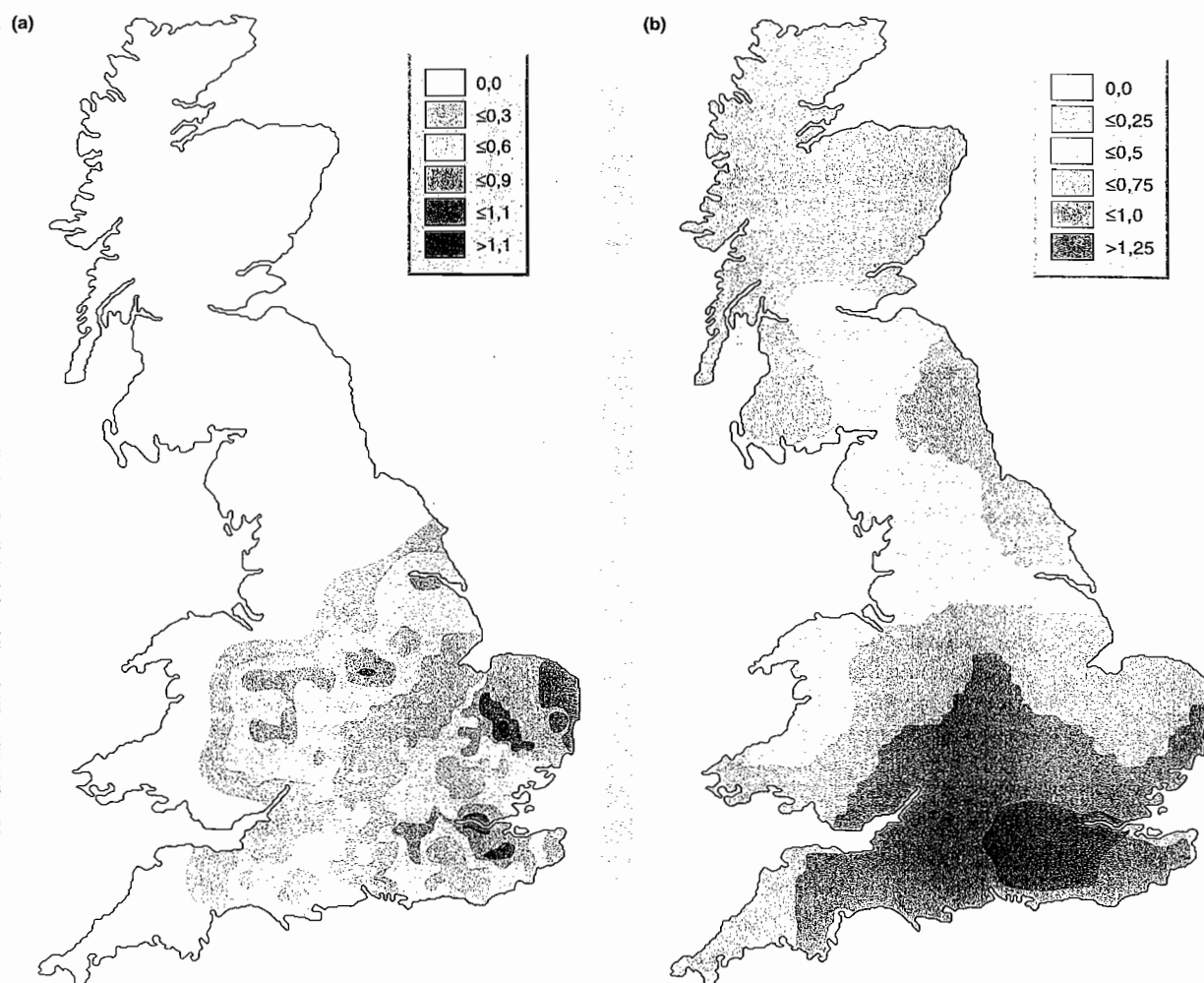
ênfata que a dispersão pode se referir ao processo pelo qual os indivíduos escapam do ambiente imediato dos seus pais e vizinhos; por outro lado, a dispersão muitas vezes pode também envolver uma grande dose de descoberta ou mesmo exploração. É adequado, igualmente, fazer a distinção entre *dispersão natal* e *dispersão reprodutiva* (Clobert *et al.*, 2001). A primeira se refere ao movimento entre a área onde o indivíduo nasceu e onde ocorre a primeira reprodução. Este tipo só é encontrado em plantas. A dispersão reprodutiva se refere ao movimento entre duas áreas reprodutivas sucessivas.

### 6.2 Dispersões ativa e passiva

Como a maioria das categorias biológicas, a distinção entre organismos com dispersão ativa e organismos com dispersão passiva se sobrepõe em parte. A dispersão passiva pelo vento, por exemplo, não está restrita às plantas. As aranhas jovens que alcançam lugares mais altos e então liberam fios de seda que as transporta ao vento, ficam à mercê das correntes de ar; ou seja, a "partida" é ativa no início deste processo, porém o deslocamento em si é efetivamente passivo. Mesmo as asas de insetos representam frequentemente um auxílio ao que é efetivamente um movimento passivo (Figura 6.1).

#### 6.2.1 Dispersão passiva: chuva de sementes

A maioria das sementes cai próximo às plantas-mãe e a densidade delas diminui conforme se afastam da origem. Este é o caso para sementes dispersas pelo vento e para aquelas que são ejetadas ativamente pelo órgão materno (por exemplo, muitas leguminosas). O destino final da prole dispersada é determinado pela localização da planta-mãe e pela relação entre a densidade de sementes e a distância da planta-mãe; porém o micro-habitat detalhado do destino é devido ao acaso. Este tipo de dispersão não apresenta um caráter exploratório; a descoberta é uma questão de chance. Alguns animais apresentam



**FIGURA 6.1** As densidades das formas aladas do afídeo *Aphis fabae*, na primavera, resultam, em grande parte, de seu transporte pelo vento. (a) Os ovos de *A. fabae* são encontrados sobre indivíduos de evônimo (*spindle plants*) e a sua distribuição no Reino Unido, durante o inverno, coincide com a das plantas ( $\log_{10}$  da média geométrica de ovos por 100 gemas de evônimo). (b) Na primavera, no entanto, embora as densidades mais altas se encontrem nas regiões onde as plantas ocorrem, os afídeos se dispersaram através do vento por todo o território ( $\log_{10}$  da densidade aérea média geométrica) (segundo Compton, 2001; de Cammell *et al.*, 1989).

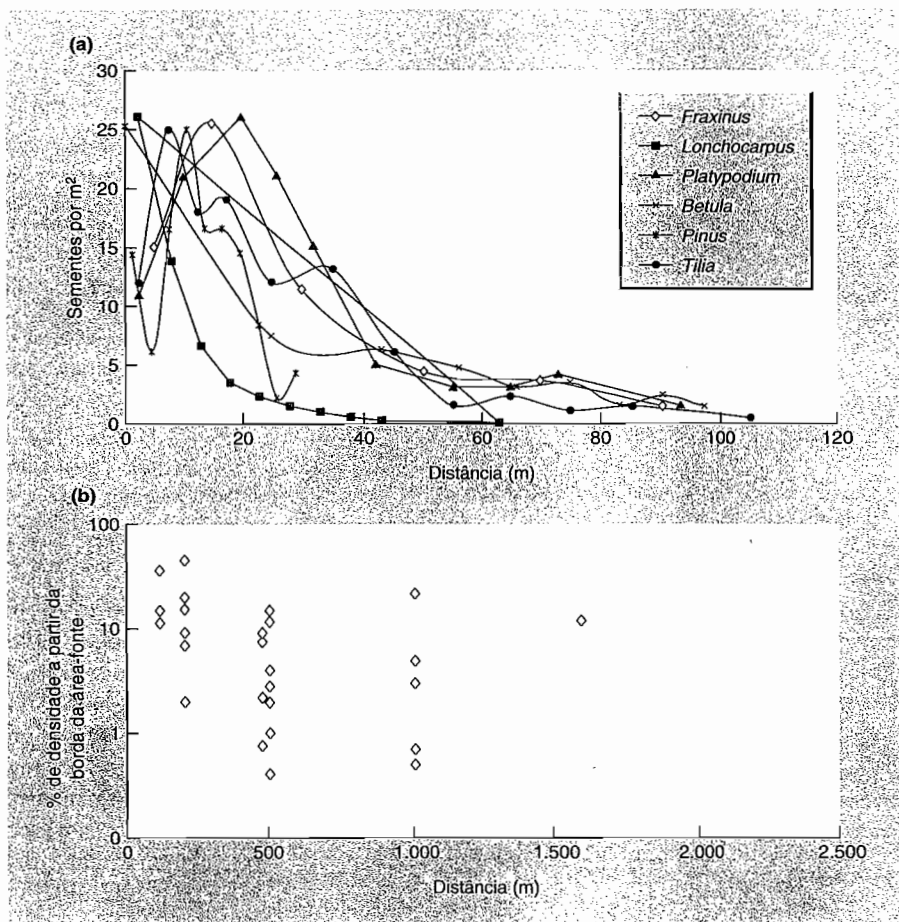
este mesmo tipo de dispersão. Por exemplo, a dispersão da maioria dos organismos habitantes de lagos ou açudes que não apresentam um estágio de vôo livre depende de estruturas resistentes ao vento (como, por exemplo, gêmulas de esponjas, cistos de camarões de água salgada).

A densidade das sementes imediatamente abaixo da planta-mãe é frequentemente baixa, alcança um máximo nas proximidades dela e, após, exibe uma queda íngreme à medida que a distância aumenta (Figura 6.2a). Não obstante, existem problemas práticos imensos no estudo da dispersão de sementes (ou seja, no “acompanhamento” das sementes), que se tornam progressivamente insolúveis com o aumento da distância em relação às fontes. Greene e Calogeropoulos (2001) propuseram a noção de que “a maioria das sementes percorre distân-

cias curtas”, afirmando com isso que muitas são “perdidas” durante o deslocamento. Certamente, os poucos estudos sobre dispersão por distâncias longas sugerem que a densidade de sementes declina muito lentamente em distâncias maiores a partir da planta-mãe (Figura 6.2b), e mesmo alguns organismos dispersados por distância longa podem ser cruciais na invasão ou recolonização (ver Seção 6.3.1).

### 6.2.2 Dispersão passiva por um agente mutualista

A incerteza de direção na dispersão passiva pode ser reduzida se um agente ativo estiver envolvido. As sementes de muitas



**FIGURA 6.2** (a) Densidade de sementes dispersadas pelo vento a partir de árvores solitárias no interior de florestas. Os estudos tiveram uma quantidade razoável de pontos de amostragem, as árvores da mesma espécie não estavam próximas e a árvore-fonte não se situava nem em clareira nem na borda da floresta. (b) Dispersão de sementes de longa distância, pelo vento, a 1,6 km de uma área-fonte florestada (segundo Greene e Calogeropoulos, 2001, onde os dados originais também podem ser encontrados).

espécies herbáceas possuem espinhos ou outras emergências que aumentam a chance de serem transportadas passivamente sobre o pêlo dos animais. As sementes podem, então, ficar concentradas em ninhos ou tocas arrumadas pelos próprios animais. Os frutos de muitos arbustos e de árvores da parte inferior do dossel são suculentos e atrativos para as aves, sendo as cascas das sementes resistentes à digestão no intestino. O local onde a semente é dispersa é mais incerto, dependendo do comportamento de defecação da ave. Geralmente, presume-se que tais associações sejam “mutualistas” (benéfica a ambas as partes – ver Capítulo 13): a semente é dispersa de forma mais ou menos previsível e o dispersor consome a polpa como “recompensa” ou até mesmo uma porção das sementes (as que ele encontra novamente).

Existem também exemplos importantes em que os animais são dispersos por um agente ativo. Por exemplo, há muitas espécies de ácaros que se dispersam de uma porção de excrementos a outro ou de um organismo em decomposição a outro, ao prender-se a besouros necrófagos. Geralmente, eles se prendem a um besouro adulto recém-emergido e o abandonam quando este chega a uma nova porção de excrementos ou carniça. Esta relação, igualmente, é mutualista: os ácaros ganham um agente dispersor ativo e muitas espécies deles atacam e consomem ovos de moscas, potenciais competidores dos besouros.

### 6.2.3 Descoberta e exploração ativas

Muitos outros animais não podem ser considerados exploradores, mas eles certamente controlam sua decisão de onde se estabelecer (“parada”, ver Seção 6.1.1) e cessam o movimento somente quando encontram um local aceitável. Por exemplo, a maioria dos afídeos, mesmo em sua forma alada, tem poder de vôo demasiadamente fraco para se opor às forças dos ventos predominantes. Porém, eles controlam sua partida do seu local de origem, bem como controlam sua saída da corrente de vento; muitas vezes eles realizam vôos adicionais de pequena escala, se o seu local encontrado é insatisfatório. De forma análoga, as larvas de muitos invertebrados de rios usam o fluxo da coluna de água para se dispersar dos locais de eclosão para micro-habitats apropriados (“deriva de invertebrados”) (Brittain e Eikeland, 1988). A dispersão dos afídeos por meio dos ventos e a dos invertebrados em cursos d’água, portanto, envolvem uma “descoberta”, sobre a qual possuem um certo controle, embora limitado.

Outros animais realizam sondagem do ambiente, visitando muitos locais antes de retornarem ao que for mais adequado. Por exemplo, ao contrário das suas larvas carregadas pela corrente, a maioria dos insetos adultos de água doce depende do vôo para se dispersar entre corpos de água ou em direção às cabeceiras dos rios. Eles realizam sondagem do ambiente e, se bem-sucedidos,

descobrem locais adequados para ovopositarem: partida, movimento e parada são todos comportamentos ativos.

### 6.2.4 Dispersão clonal

Em quase todos os organismos modulares (ver Seção 4.2.1), um geneta se ramifica e expande suas partes ao redor de si, enquanto cresce. Portanto, há um consenso que uma árvore ou um coral em desenvolvimento dispersa ativamente seus módulos no ambiente circundante, no qual realiza a sondagem. Muitas vezes, as interconexões de tal clone se desfazem, de modo que ele se torna representado por algumas das partes dispersadas. Pode resultar, por fim, que o produto de um zigoto seja representado por um clone de idade avançada, que é propagado a grandes distâncias. Estima-se que alguns clones da samambaia rizomatosa *Pteridium aquilinum* tenham mais de 1.400 anos e se estendam por uma área de cerca de 14 ha (Oinonen, 1967).

Em um *continuum* de estratégias na dispersão clonal, podemos reconhecer dois extremos (Lovett Doust e Lovett Doust, 1982; Sackville Hamilton *et al.*, 1987). Em um extremo, as conexões entre os módulos são longas, e estes ficam bastante espaçados. Estas formas são chamadas de “guerrilhas” porque elas dão a uma planta, hidróide ou coral, um caráter que lembra uma tropa de guerrilha. Fugitivas e oportunistas, elas estão em constante movimento, desaparecendo de alguns territórios e penetrando em outros. No outro extremo, existem as formações do tipo “infantaria”, assim denominadas em analogia aos corpos das infantarias romanas, firmemente reunidas e protegidas por seus escudos. Neste caso, as conexões são curtas e, os módulos, firmemente unidos; os organismos expandem seus clones lentamente, retêm seu local de ocupação por períodos longos, e, compactos, não penetram rapidamente nas plantas vizinhas nem são facilmente penetrados por elas.

Mesmo entre as árvores, é fácil observar que a maneira com a qual as gemas são dispostas confere a elas uma forma de crescimento do tipo guerrilha ou infantaria. A disposição densa de módulos das partes aéreas (*shoot modules*) em espécies como ciprestes (*Cupressus*) produz uma copa do tipo infantaria, relativamente compacta e impenetrável. Por outro lado, muitas árvores latifoliadas frouxamente estruturadas (*Acacia*, *Betula*) podem ser consideradas como copas em guerrilha, portando gemas amplamente dispersas e partes aéreas que se misturam com as gemas e os ramos de árvores vizinhas. As lianas, em uma floresta, apresentam formas de crescimento do tipo guerrilha *por excelência*, dispersando sua folhagem e gemas por distâncias imensas, tanto vertical quanto lateralmente.

A maneira com a qual os organismos modulares dispersam e exibem seus módulos afeta a sua interação com seus vizinhos. Aqueles do tipo guerrilha continuamente se encontram e competem com outras espécies e genetas co-específicos. Com a estrutura em infantaria, entretanto, a maioria dos encontros realiza-se entre módulos de um único geneta. Para

uma touceira de gramínea ou para um cipreste a competição deve ocorrer muito fortemente entre partes da própria planta.

O crescimento clonal é mais efetivo, em termos de dispersão, em ambientes aquáticos. Muitas plantas aquáticas se fragmentam facilmente e as partes de um único clone se dispersam independentemente, pois não são dependentes da presença de raízes para manter suas relações hídricas. Os principais problemas com plantas invasoras aquáticas no mundo são causados por plantas que se multiplicam como clones, fragmentando-se e desagregando-se à medida que crescem: lentilha-d'água (*Lemna* spp.), aguapé (*Eichhornia crassipes*), elodéia (*Elodea canadensis*) e salvinia (*Salvinia*).

### 6.3 Padrões de distribuição: dispersão

Os movimentos dos organismos afetam o padrão espacial da sua distribuição (sua *dispersão*) e podemos reconhecer três principais padrões de dispersão, embora eles igualmente formem parte de um contínuo (Figura 6.3).

A dispersão *ao acaso* ocorre quando há uma probabilidade igual de um organismo ocupar qualquer ponto no espaço (independentemente da posição de outros organismos). O resultado é que os organismos são distribuídos desigualmente devido aos eventos de chance.

A dispersão *regular* (também chamada *uniforme*, *constante* ou *sobredispersão*) ocorre quando um indivíduo possui uma tendência de evitar outros, ou indivíduos especialmente muito próximos a outros morrem. O resultado é que os indivíduos são mais uniformemente espaçados do que o esperado pela chance.

A dispersão *agregada* (também chamada *contagiosa*, *agrupada* ou *subdispersão*) ocorre quando os indivíduos tendem a ser atraídos (ou sobrevivem mais) para locais particulares do ambiente ou quando a presença de um indivíduo atrai (ou dá

distribuições ao acaso, regular e agregada

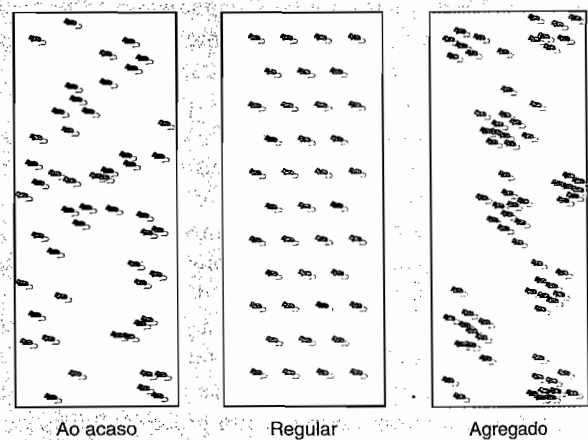


FIGURA 6.3 Três padrões gerais de distribuição espacial que podem ser exibidos pelos organismos ao longo de seus habitats.

origem a) um outro. O resultado permite que os indivíduos fiquem mais próximos do que o esperado pela chance.

Contudo, o modo como estes padrões se manifestam a um observador e a sua relevância para a vida de outros organismos dependem da escala espacial na qual são vistos. Considere a distribuição de um afídeo que vive em uma espécie particular de árvore em uma floresta. Em uma escala ampla, os afídeos parecem estar agregados em partes particulares do mundo, isto é, em matas, em comparação a outros tipos de habitats. Se as amostras forem menores, elas ainda podem estar agregadas, mas agora sobre suas espécies arbóreas hospedeiras, em vez de árvores em geral. Entretanto, se as amostras forem menores ainda (25 cm<sup>2</sup>, aproximadamente o tamanho de uma folha) e coletadas na copa de uma única árvore, os afídeos deverão revelar uma distribuição ao acaso. Em uma escala menor ainda (cerca de 1 cm<sup>2</sup>), poderíamos detectar um padrão regular, uma vez que os afídeos se evitam mutuamente sobre uma mesma folha.

### 6.3.1 Distribuição em mosaico

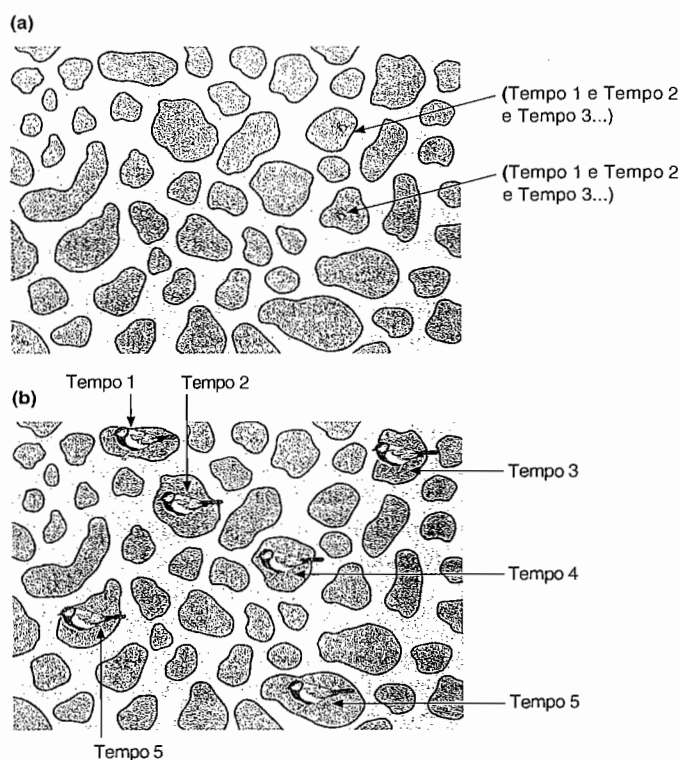
ambientes de grão  
fino e de grão  
grosseiro

Na prática, as populações de todas as espécies são distribuídas em mosaico em alguma ordem de escala, mas é importante descrever a dispersão em escalas re-

levantantes para o estilo de vida dos organismos em questão. A este respeito, MacArthur e Levis (1964) introduziram o conceito de *grão* ambiental. Por exemplo, o dossel de uma floresta de carvalhos e nogueiras, do ponto de vista de uma ave, como sanhaço-escarlate (*Piranga olivaceae*), que forrageia indiscriminadamente em ambas as espécies, é de *grão fino*: ou seja, o ambiente se apresenta em mosaico, mas as aves experimentam o habitat como uma mistura de carvalhos e nogueiras. No entanto, o habitat é de *grão grosseiro* para insetos desfolhantes, que atacam preferencialmente carvalhos e nogueiras: eles experimentam o habitat como uma mancha a cada momento, movendo-se de uma mancha preferida para outra (Figura 6.4).

A distribuição em mosaico pode ser uma característica do ambiente físico: ilhas circundadas por água, afloramentos rochosos em pântanos, e assim por diante. Igualmente importante, a distribuição em mosaico pode também ser criada pelas atividades dos próprios organismos, pelo seu pastejo, depósito de estrume, pisoteio ou depleção de água e outros recursos minerais. As manchas ambientais que são criadas pela atividade de organismos têm histórias de vida. Uma clareira criada em uma floresta pela queda de uma árvore é colonizada e se desenvolve, passando a conter árvores maduras, enquanto outras clareiras são formadas. A morte de uma folha em uma área campestre é um fragmento para a colonização de uma série de fungos e bactérias, formando uma sucessão de organismos, até a exaustão do recurso, mas novas folhas mortas são encontradas e colonizadas, em um processo contínuo.

Distribuição em mosaico, dispersão e escala estão intimamente interligadas. Uma ferramenta útil é a que auxilia a distinguir entre escalas local e de paisagem (considerando que “local”



**FIGURA 6.4** O grão de um ambiente deve ser observado a partir da perspectiva do organismo em questão. (a) Um organismo pequeno ou que se move pouco provavelmente percebe o ambiente com de grão grosseiro: ele experimenta um único tipo de habitat dentro de seu ambiente por longos períodos ou talvez por toda a sua fase de vida. (b) Um organismo maior ou que se move mais pode perceber o mesmo ambiente como de grão fino: ele se move frequentemente entre tipos diferentes de habitat e os utiliza, portanto, na proporção em que eles ocorrem no ambiente como um todo.

seja muito diferente para um verme e para uma ave) e entre *dispersão por renovação (turnover)* e *dispersão por invasão* (Bullock *et al.*, 2002). A dispersão por renovação em escala local descreve o movimento para uma clareira a partir de habitat ocupado localizado no entorno imediato dela; uma clareira também pode ser invadida ou colonizada por indivíduos procedentes de outros lugares da comunidade circundante. Em escala de paisagem, similarmente, a dispersão pode ser parte de uma renovação contínua de extinção e recolonização de manchas ocupáveis inseridas em uma matriz de habitats desfavoráveis (exemplo, ilhas em um rio: “dinâmica de metapopulações” – ver Seção 6.9, a seguir). A dispersão pode também resultar na invasão de um habitat por uma “nova” espécie expandindo a distribuição espacial.

### 6.3.2 Forças que favorecem a agregação (no espaço e no tempo)

A explicação evolutiva mais simples para a distribuição em mosaico das populações é que os organismos se agregam quando e onde encontram recursos e condições favoráveis à reprodução e à sobrevivência. Esses recursos e condições estão ge-

ralmente distribuídos em manchas, tanto no espaço como no tempo. Dependendo de onde e quando essas manchas ocorrem, existe um custo (é pago em tempo evolutivo) associado à dispersão até estas áreas. Entretanto, existem outras maneiras específicas nas quais os organismos podem ganhar por se aproximarem de seus vizinhos no tempo e no espaço.

A teoria que identificou uma vantagem seletiva para os indivíduos que se agregam uns com os outros foi sugerida por Hamilton (1971) em seu estudo "Geometria do rebanho egoísta". Ele argumentou que o risco de um indivíduo ser predado pode ser diminuído se for colocado outro indivíduo como presa potencial entre ele e o predador. A consequência de muitos indivíduos se comportarem assim é a agregação. A "zona de perigo" para indivíduos de um rebanho situa-se na borda, de modo que um indivíduo teria vantagem se seu status social lhe permitisse uma posição no centro do rebanho. Indivíduos subordinados, então, devem ser forçados a se posicionar nos locais de maior perigo na borda do grupo. Esse parece ser o caso da rena (*Rangifer tarandus*) e do pombo rocaz (*Columba palumbus*), em que um indivíduo recém-chegado pode se juntar ao grupo, se posicionando na periferia do mesmo e só se posicionando em uma zona mais protegida depois que houver a interação social (Murton *et al.*, 1966). Os indivíduos também podem ter vantagens em viver em grupo, se isto ajudar a encontrar alimento, advertir-se de predadores ou servir para repelir um predador (Pulliam e Caraco, 1984).

O princípio do rebanho egoísta, como descrito para a agregação de organismos no espaço, é também apropriado para o aparecimento sincronizado de indivíduos no tempo. Um indivíduo que é precoce ou tardio no seu aparecimento, fora das normas da sua população, pode ter um risco maior de predação, em comparação com aqueles indivíduos conformistas que participam da "saturação do mercado" e assim diluem seu próprio risco. Entre os exemplos mais notáveis de sincronia, estão as "cigarras periódicas" (insetos), cujos adultos emergem simultaneamente após 13 ou 17 anos de vida subterrânea como ninfas. Williams e colaboradores (1993) estudaram a mortalidade de populações de cigarras com período de 13 anos que emergiam no noroeste do Arkansas (EUA) em 1985. As aves consumiram quase todo o

produto em pé das cigarras quando a densidade estava baixa, mas somente 15 a 40% quando as cigarras alcançaram o pico de densidade. Após, a predação subiu para quase 100%, à medida que a densidade das cigarras decrescia novamente (Figura 6.5). Argumentos equivalentes podem ser aplicados a muitas espécies de árvores, especialmente em regiões temperadas, que exibem anos sincrônicos de produção massiva de sementes (ver Seção 9.4).

### 6.3.3 Forças que diluem a agregação: dispersão dependente da densidade

Existem também fortes pressões seletivas que podem atuar *contra* a agregação no espaço ou no tempo. Para algumas espécies, um grupo de indivíduos pode realmente concentrar a atenção do predador (o efeito oposto do "rebanho egoísta"). Contudo, as principais forças que diluem a agregação são certamente a competição intensa sofrida pelos indivíduos adensados (ver Capítulo 5) e a interferência direta entre os indivíduos, mesmo não havendo escassez dos recursos. Uma consequência provável é que as maiores taxas de dispersão ocorrerão em direção oposta às manchas mais adensadas: dispersão por emigração dependente da densidade (Figura 6.6) (Sutherland *et al.*, 2002), embora, como será visto adiante, a dispersão dependente da densidade não seja uma regra geral.

De qualquer forma, contudo, os tipos de distribuição sobre manchas disponíveis encontradas na natureza tendem a reproduzir os compromissos entre forças opostas atuando sobre os indivíduos (agregação ou não). Como veremos nos próximos capítulos, tais compromissos são convencionalmente identificados como a distribuição "livre ideal" ou outras distribuições teóricas (ver Seção 9.6.3).

## 6.4 Padrões de migração

### 6.4.1 Movimentos de marés, diários e sazonais

Indivíduos de muitas espécies se movem *em massa* (todos) de um hábitat a outro e retornam repetidamente durante sua vida. A escala de tempo envolvida nisso pode ser de horas, dias,

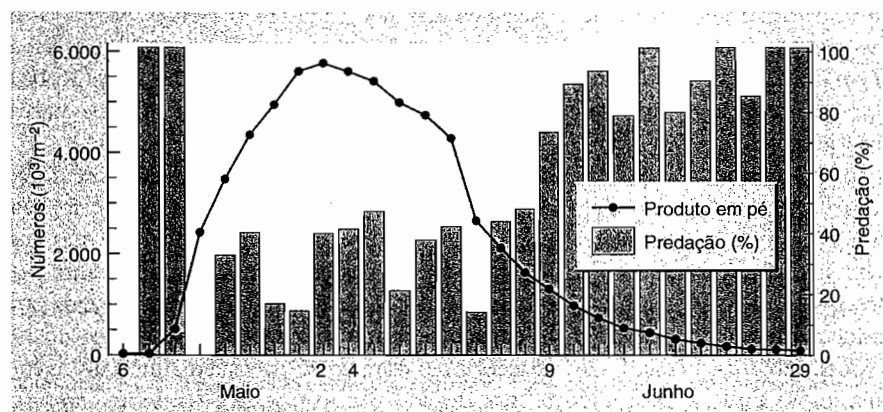
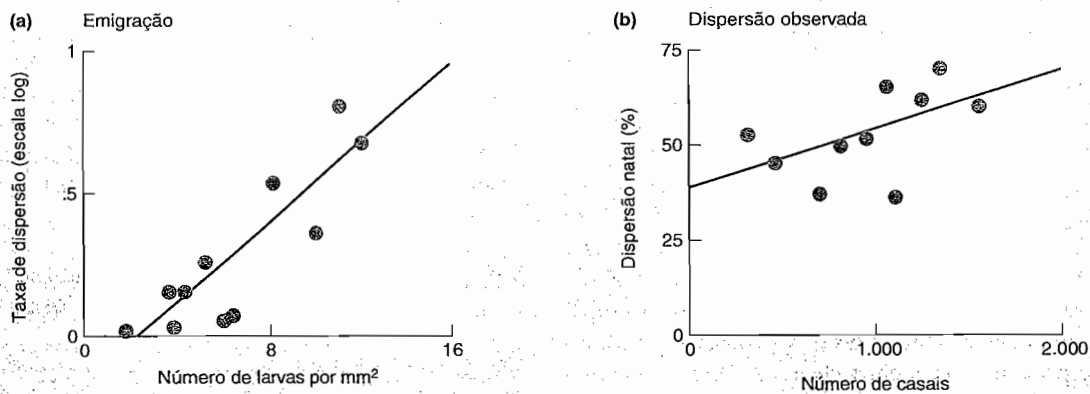


FIGURA 6.5 Mudanças na densidade de uma população de cigarras com periodicidade de 13 anos no noroeste de Arkansas, em 1985, e as mudanças na porcentagem ingerida por aves (segundo Williams *et al.*, 1993).



**FIGURA 6.6** Dispersão dependente da densidade. (a) As taxas de dispersão de larvas do borrachudo (*Simulium vittatum*) recém-eclodidas crescem com o aumento da densidade (dados de Fonseca e Hart, 1996). (b) A porcentagem de machos juvenis de gansos da Gorenlândia (*Branta leucopsis*), dispersando-se de colônias de reprodução em ilhas no Mar Báltico para locais onde não há reprodução, cresceu à medida que a densidade aumentou (dados de van der Juegd, 1999) (segundo Sutherland *et al.*, 2002).

meses ou anos. Em alguns casos, esses movimentos têm o efeito de manter o organismo em um mesmo tipo de ambiente. Este é o caso do movimento de caranguejos na linha de costa: eles se movem com o avanço e a retração da maré (movimento de marés). Em outros casos, a migração diária pode envolver o movimento entre dois ambientes distintos: os nichos fundamentais dessas espécies somente podem ser satisfeitos pela alternância de vida em dois habitats distintos em cada dia. Por exemplo, algumas algas planctônicas, tanto marinhas quanto de água doce, descem até as profundezas à noite, mas retornam à superfície durante o dia. Elas acumulam fósforo e talvez outros nutrientes na água mais profunda à noite, antes de voltar a realizar fotossíntese próximo à superfície durante as horas de luz (Salonen *et al.*, 1984). Outras espécies se agregam durante um período de descanso e se separam quando saem para se alimentar. Por exemplo, a maioria dos caracóis terrícolas se agrupa em micro-habitats úmidos durante o dia, mas se separam à noite para buscar alimento.

Muitos organismos realizam migrações sazonais – novamente, para encontrar um habitat favorável ou se beneficiar de habitats diferentes, complementares. A migração altitudinal de animais pastadores em regiões montanhosas é um exemplo. Uma espécie de veado-mula (*Cervus elaphus*) e o alce americano (*Odocoileus hemionus*), por exemplo, se movem para cima em áreas montanhosas no verão e descem em direção aos vales no inverno. Através da migração sazonal, os animais escapam das principais mudanças no suprimento alimentar e no clima que encontrariam, caso permanecessem no mesmo local. Isto pode ser comparado com a “migração” dos anfíbios (rãs, sapos, tritões) entre um habitat aquático de reprodução, na primavera, e outro ambiente terrestre durante o resto do ano. Os jovens (girinos) se desenvolvem na água com um recurso alimentar diferente daquele que irão ingerir mais tarde no ambiente terrícola. Depois, retornarão ao mesmo habitat aquático para se acasalarem, se agre-

gando em populações densas durante um determinado tempo, para, então, se separarem e viverem isolados em ambiente terrícola.

#### 6.4.2 Migração de longa distância

As mudanças mais marcantes de hábitat são aquelas que envolvem o deslocamento por distâncias muito longas. Muitas espécies de aves terrícolas no Hemisfério Norte se movem para regiões mais ao norte na primavera, quando os suprimentos alimentares se tornam abundantes durante o período quente de verão, e se movem para as savanas ao sul durante o outono, quando o alimento se torna abundante somente após a passagem da estação chuvosa. Ambas são regiões em que estações de saciedade e fome se alternam. Os migrantes, com isso, contribuem para a diversidade da fauna local. Das 589 espécies de aves (excluindo as aves marinhas) que se reproduzem na região Palearctica (Europa e Ásia temperadas), 40% passa o inverno em outros locais (Moreau, 1952). Destas espécies que deixam a região no inverno, 98% se dirigem para o sul, para a África. Em uma escala ainda maior, o trinta-réis do Ártico (*Sterna paradisaea*) a cada ano viaja das zonas de reprodução do Ártico até a Antártica e retorna novamente – cerca de 10.000 milhas (16.100 km) em cada viagem (embora diferentemente de muitos outros migrantes, eles podem se alimentar durante o percurso).

A mesma espécie pode se comportar de maneiras diferentes em locais distintos. Todos os tordos europeus (*Erithacus rubecula*) deixam a Finlândia e a Suécia no inverno, mas nas Ilhas Canárias a espécie é residente durante todo o ano. Na maioria dos países onde a espécie se desloca, uma parte da população migra enquanto a outra permanece residente. Em alguns casos, tais variações estão claramente associadas a uma divergência evolutiva. Isto é válido para o maçarico (*Calidris canutus*),

uma pequena ave pernalta que se reproduz em áreas remotas das tundras do Ártico e “hiberna” nos verões do hemisfério sul. No mínimo cinco subespécies parecem ter divergido no final do Pleistoceno (baseado em evidências genéticas do seqüenciamento de DNA mitocondrial), apresentando notáveis diferenças quanto ao padrão de distribuição e de migração (Figura 6.7).

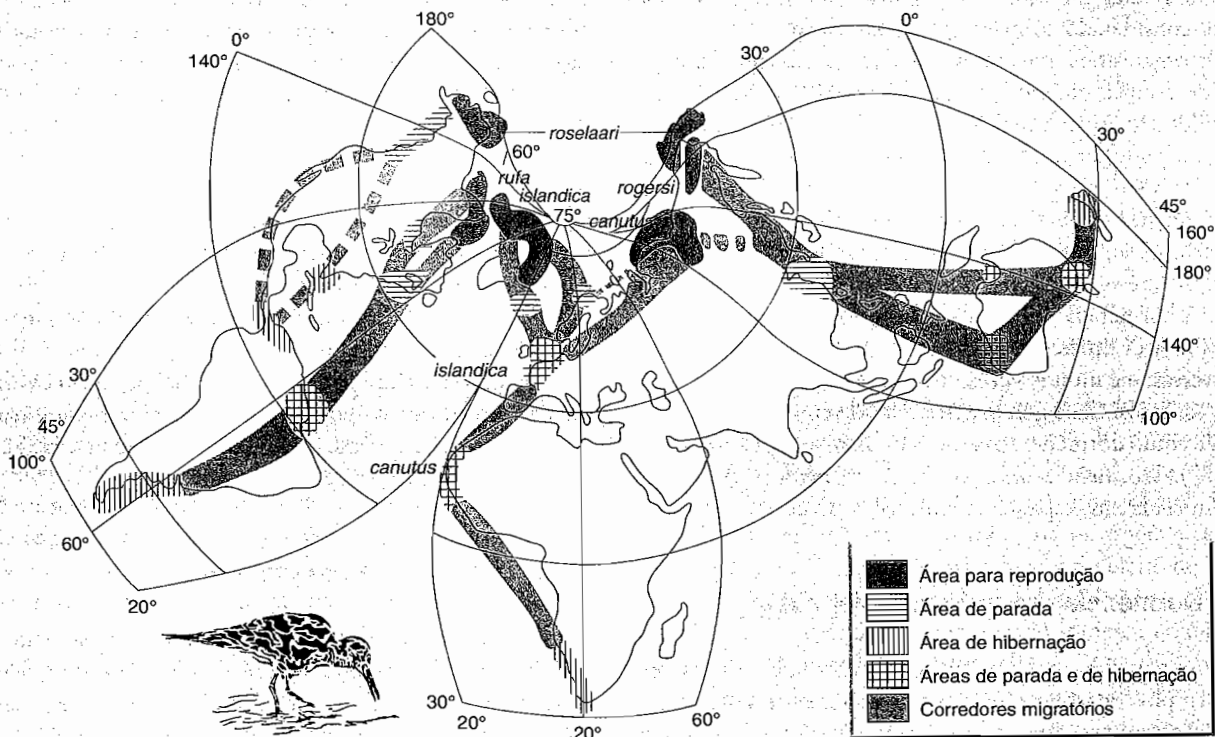
A migração a longa distância é igualmente uma característica encontrada em outros grupos. As baleias no hemisfério sul se movem mais para o sul no verão, para se alimentarem nas águas ricas em alimento da Antártica. No inverno, elas se movem para o norte para se acasalarem (mas se alimentam escassamente) em águas tropicais e subtropicais. O caribu (*Rangifer tarandus*) se desloca várias centenas de quilômetros a cada ano, das florestas setentrionais até a tundra e retorna. Em todos estes exemplos, o indivíduo que migra retorna várias vezes dessas viagens ao longo de sua vida.

Muitas migrações de longas distâncias, entretanto, realizam apenas um retorno durante sua vida. Eles nascem em um determinado habitat, crescem em outro local, porém retornam para se reproduzir e morrer no mesmo local de sua infância. Enguias e salmões são exemplos clássicos. A enguia europeia (*Anguilla anguilla*) se movimentava desde rios, açudes e lagos europeus, cruza o Atlântico até o Mar de Sargaço, onde acredita-se que

se reproduza e morra (embora adultos em desova e ovos nunca tenham sido capturados lá). A enguia americana (*Anguilla rostrata*) realiza uma viagem semelhante, desde as Guianas, no sul, até o sul da Groenlândia, no norte. O salmão realiza migração semelhante, porém os ovos e os juvenis é que se encontram em águas doces, enquanto os adultos amadurecem no oceano. Estes, depois, retornam aos rios e riachos para desovar. Após a desova, todos os salmões do Pacífico (*Oncorhynchus nerka*) morrem, não retornando ao mar. Muitos salmões do Atlântico (*Salmo salar*) também morrem após desovar, porém, alguns sobrevivem e retornam ao mar, desovando mais uma vez quando voltam aos rios.

### 6.4.3 Migração de “somente uma via”

Em algumas espécies migrantes, a viagem para um indivíduo é de somente uma via. Na Europa, as borboletas *Colias croceus*, *Vanessa atalanta* e *Vanessa cardui* se reproduzem nas duas extremidades de suas migrações. Os indivíduos, ao alcançarem a Grã Bretanha no verão, se reproduzem e sua prole se desloca para o sul, no outono, e se reproduz na região do Mediterrâneo – sendo que a prole destes indivíduos volta para o norte no verão seguinte.



**FIGURA 6.7** Distribuição global e padrão de migração das espécies de maçaricos (*Calidris* spp.). As áreas em marrom são de reprodução; os locais com listras horizontais indicam áreas de paradas, usadas apenas durante as migrações norte-sul e sul-norte; os locais com linhas cruzadas indicam áreas usadas tanto para paradas como para hibernação; os locais com linhas verticais designam áreas usadas somente para hibernação. A área acinzentada indica os corredores que são usados nas rotas migratórias; os corredores tracejados em cinza indicam tentativas de rotas migratórias sugeridas na literatura (segundo Piersma e Davidson, 1992).



A maioria das migrações ocorre sazonalmente na vida dos indivíduos ou das populações. Elas geralmente parecem ser estimuladas por algum tipo de fenômeno sazonal externo (por exemplo, a mudança no comprimento do dia) e às vezes também por um relógio fisiológico interno. Elas são muitas vezes precedidas por profundas mudanças fisiológicas, como o acúmulo de gordura no corpo. Estas migrações representam estratégias que evoluíram em ambientes onde eventos sazonais, como mudanças cíclicas na temperatura ou precipitação pluviométrica, são repetidas ano a ano. Há, contudo, um tipo de migração que é tática, forçada por eventos como as superpopulações, não apresentando nenhuma regularidade ou ciclo. Este tipo de migração é mais comum em ambientes onde as chuvas não são sazonais. São exemplos as migrações de gafanhotos em regiões áridas e semi-áridas, causadoras de devastações no ambiente, muitas vezes trazendo também danos econômicos.

## 6.5 Dormência: migração no tempo

Um organismo ganha em *fitness* ao dispersar sua prole por tanto tempo que possibilite que ela tenha descendentes. Similarmente, um organismo aumenta seu *fitness* retardando sua atividade, contanto que o retardo aumente suas chances de ter descendentes. Isto será o caso quando as condições no futuro se apresentarem melhores do que as do presente. Assim, um retardo no recrutamento de um indivíduo em uma população pode ser considerado como *migração no tempo*.

Os organismos, na maioria das vezes, passam pelos períodos de retardo em um estado de *dormência*. Este estado relativamente inativo apresenta o benefício de conservar energia, a qual pode ser usada durante os períodos subseqüentes ao retardo. Além disso, a fase de dormência de um organismo freqüentemente é mais tolerante às condições adversas que prevalecem no ambiente durante o retardo (isto é, tolerante a seca, temperaturas extremas, pouca luminosidade e assim por diante). A dormência pode ser *preditiva* ou *subseqüente* (Müller, 1970). A dormência *preditiva* é iniciada antes das condições adversas, e é muitas vezes encontrada em ambientes previsíveis, sazonais. Ela é geralmente referida como *diapausa* em animais e como dormência *primária* ou *inata* em plantas (Harper, 1977). Dormência *subseqüente* ou *secundária*, por outro lado, é iniciada em resposta às condições adversas.

### 6.5.1 Dormência em animais: diapausa

A diapausa tem sido mais intensamente estudada em insetos, cujos exemplos ocorrem em todos os estágios de desenvolvimento. O gafanhoto comum do campo *Chorthippus brunneus* é um exemplo típico. Esta espécie anual passa por uma diapausa *obrigatória* em seu estágio de ovo, que, ao parar seu desenvolvimento, torna-se resistente às condições de inverno rigoroso, capaz de matar as ninfas e os adultos. De fato, os ovos necessitam de um longo período de frio antes de reiniciar o

seu desenvolvimento (cerca de cinco semanas a 0°C, ou por um período um pouco mais longo a uma temperatura ligeiramente mais alta) (Richards e Waloff, 1954). Isto assegura que os ovos não sejam afetados por um curto e inesperado período quente no inverno, seguido por condições normais frias e perigosas. Isto significa também que ocorre um aumento da sincronização do desenvolvimento subseqüente da população como um todo. Os gafanhotos “migram no tempo” no final do verão até a primavera seguinte.

A diapausa é também comum em espécies que apresentam mais de uma geração por ano. Por exemplo, a mosca-das-frutas (*Drosophila obscura*) passa por quatro gerações por ano na Inglaterra, mas entra em diapausa durante apenas uma delas (Begon, 1976). Esta diapausa *facultativa* compartilha características importantes com a diapausa *obrigatória*: ela aumenta a sobrevivência durante um período de inverno previsivelmente adverso, e é experimentada por adultos de diapausa resistente, com desenvolvimento gonadal interrompido e grandes quantidades de gordura abdominal estocada. Nesse caso, a sincronização é conseguida não somente durante a diapausa, mas também antes desta. Os adultos recém-emergidos reagem aos dias curtos do outono por meio do depósito de gordura e da entrada no estado de diapausa; eles recomeçam o desenvolvimento como resposta aos dias mais longos da primavera. Assim, como muitas outras espécies, contando com a previsibilidade do fotoperíodo para o desenvolvimento sazonal, *D. obscura* entra em um estado de diapausa *preditiva* confinada àquelas gerações que inevitavelmente passam por condições adversas.

A dormência subseqüente pode evoluir em ambientes relativamente imprevisíveis. Em tais circunstâncias, será uma vantagem responder às condições adversas somente após elas terem aparecido, mas pode haver compensação pelas vantagens de: (i) responder às condições favoráveis *imediatamente* após elas reaparecerem e (ii) entrar em um estado de dormência somente se as condições adversas realmente ocorrerem. Desse modo, os muitos mamíferos entram em hibernação (após uma fase preparatória *obrigatória*) em resposta direta às condições adversas. Tendo alcançado a “resistência” por poupar energia, por meio da diminuição da temperatura corporal, e tendo periodicamente emergido e monitorado seu ambiente, eles finalmente podem cessar a hibernação quando as adversidades desaparecem.

### 6.5.2 Dormência em plantas

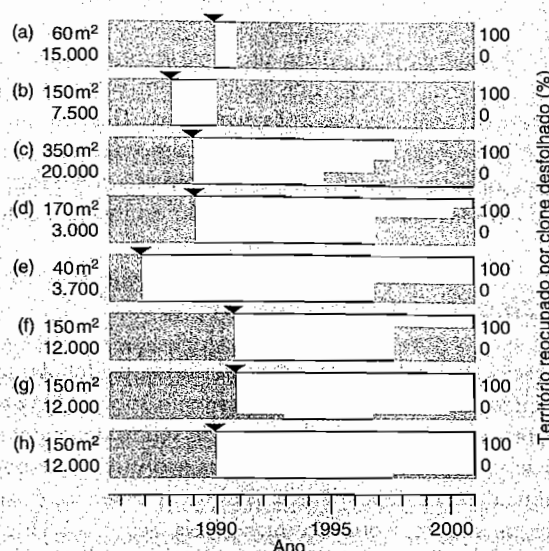
A dormência de sementes é um fenômeno amplamente difundido em plantas floríferas. O embrião jovem cessa o desenvolvimento enquanto ainda está ligado à planta-mãe, perdendo muito de sua água e tornando-se dormente em uma condição de dessecação. Em determinadas espécies de plantas superiores, tais como algumas de mangue, um período dormente inexistente, mas isto é uma exceção – quase todas as sementes são dormentes quando se desprendem da planta-mãe e requerem certos estímulos para retornar a um estado ativo (germinação).

A dormência em plantas, contudo, não é restrita às sementes. Por exemplo, à medida que cresce, a ciperácea da areia *Carex arenaria* tende a acumular gemas dormentes ao longo do seu rizoma predominantemente linear. Essas gemas podem permanecer vivas, porém dormentes, por longo tempo após as partes aéreas (com as quais elas foram produzidas) terem morrido. Nobel e colaboradores (1979) encontraram para esta espécie 400-500 gemas por m<sup>2</sup>. Elas desempenham um papel análogo ao do banco de sementes produzido por outras espécies.

De fato, o hábito de deciduidade, amplamente difundido entre as plantas, é uma forma de dormência exibida por muitas árvores e arbustos perenes. Em determinados períodos, geralmente com temperaturas baixas e níveis luminosos baixos, os indivíduos estabelecidos perdem as folhas e reduzem a atividade metabólica.

Três tipos de dormência têm sido distinguidos:

1. A *dormência inata* é um estado em que há uma necessidade absoluta de um estímulo externo especial para reativar o processo de crescimento e desenvolvimento. O estímulo pode ser a presença de água, temperatura baixa, luz, fotoperíodo ou um balanço apropriado de radiações vermelho-próximo e vermelho-distante. As plântulas de tais espécies tendem a surgir em manifestações súbitas de germinação quase simultânea. A deciduidade é também um exemplo de dormência inata.
2. A *dormência forçada* é um estado imposto por condições externas (ou seja, ela é uma dormência subsequente). Por exemplo, a vara-de-ouro do Missouri (*Solidago missouriensis*) entra em um estado de dormência quando atacada pelo besouro *Trirhabda canadensis*. Oito clones, identificados por marcadores genéticos, foram acompanhados antes, durante e após um período de desfolhação severa. Os clones, que variaram de 60 a 350 m<sup>2</sup> em dimensão e de 700 a 20.000 rizomas, não conseguiram crescer acima do solo (ou seja, ficaram dormentes) na estação seguinte ao desfolhamento e aparentemente morreram. Porém, eles reapareceram 1 a 10 anos após terem desaparecido, e seis dos oito ressurgiram vigorosamente em uma única estação (Figura 6.8). Geralmente, a prole de uma única planta com dormência forçada pode ser dispersa durante anos, décadas ou mesmo séculos. Sementes de *Chenopodium album*, coletadas de escavações arqueológicas, se mostraram viáveis com 1.700 anos de idade (Ødum, 1965).
3. *Dormência induzida* é um estado produzido em uma semente durante um período de dormência forçada, em que ela adquire alguma nova necessidade antes de poder germinar. As sementes de muitas ervas-daninhas em culturas agrícolas germinam sem um estímulo luminoso, quando liberadas da planta-mãe; porém, após um período de dormência forçada, elas precisam de exposição à luz para germinar. Durante muito tempo, foi um enigma o fato de amostras de solo trazidas para o laboratório gerarem prontamente enormes quantidades de plântulas, embora essas sementes



**FIGURA 6.8** Os ciclos de oito clones da vara-de-ouro do Missouri (*Solidago missouriensis*) (linhas de a-h). Para cada clone, a área antes da desfolhação (m<sup>2</sup>) e o número estimado de rametas são mostrados à esquerda. Os painéis mostram um registro de 15 anos da presença (sombreado) e ausência de rametas em cada território de clone. As cabeças de setas indicam o início da dormência, produzida por uma erupção e desfolhação de *Trirhabda canadensis*. A reocupação, por rametas de pós-dormência, de segmentos inteiros ou parciais dos territórios originais dos clones é expressa como porcentagem do território original de cada clone (segundo Morrow e Olfelt, 2003).

não conseguissem germinar no campo. Wesson e Wareing (1969) tiveram uma idéia inovadora ao coletar amostras de solo do campo à noite e levá-las ao laboratório no escuro. As amostras expostas à luz produziram uma grande quantidade de plântulas. Este tipo de dormência induzida é responsável pelo acúmulo de grandes populações de sementes no solo. Na natureza, elas germinam somente quando são levadas à superfície do solo por minhocas ou animais que fazem tocas, ou por exposição à luz após a queda de uma árvore.

A dormência em sementes pode ser induzida por radiação que contém uma razão relativamente alta de comprimentos de onda de vermelho-distante (730 nm) para vermelho-próximo (aproximadamente 660 nm), uma composição espectral característica de luz filtrada na passagem pela folhagem do dossel. Na natureza, isto deve ter o efeito de reter em estado latente as sementes sensíveis mantidas no solo sob um dossel, liberando-as para a germinação somente quando desaparecer a cobertura vegetal sobre elas.

Muitas das espécies de plantas que possuem sementes resistentes e que persistem no solo são anuais ou bienais. Essas espécies são principalmente herbáceas – oportunistas à espera (literalmente) de uma clareira. Elas não dispõem de características que as dispersem extensivamente no espaço. As sementes de árvores, ao contrário, geralmente apresentam curtos períodos de dormência no solo, sendo difícil estocá-las por mais de

um ano. As sementes de muitas árvores tropicais são particularmente de vida curta: algumas semanas ou mesmo dias. Entre as árvores, a longevidade que mais chama atenção é encontrada naquelas espécies que retêm as sementes em pinhas ou frutos secos, soltando-as após eventos de fogo (muitas espécies de *Eucalyptus* e *Pinus*). Este fenômeno de *serotinia* protege as sementes contra riscos sobre o solo até que o fogo crie um ambiente favorável para o seu rápido estabelecimento.

## 6.6 Dispersão e densidade

A emigração dependente da densidade foi considerada na Seção 6.3.3 como uma resposta freqüente ao sobre-adensamento. Retomamos esta questão da dispersão sendo dependente da densidade e também quais são as forças evolutivas que podem ter conduzido esta dependência. Assim procedendo, é importante ter em mente a questão inicial (veja Seção 6.1.1): que a dispersão “efetiva” (de um local a outro) requer emigração, transferência e imigração. As dependências de densidade não precisam se dar igualmente em todos estes três processos.

### 6.6.1 Endogamia e exogamia

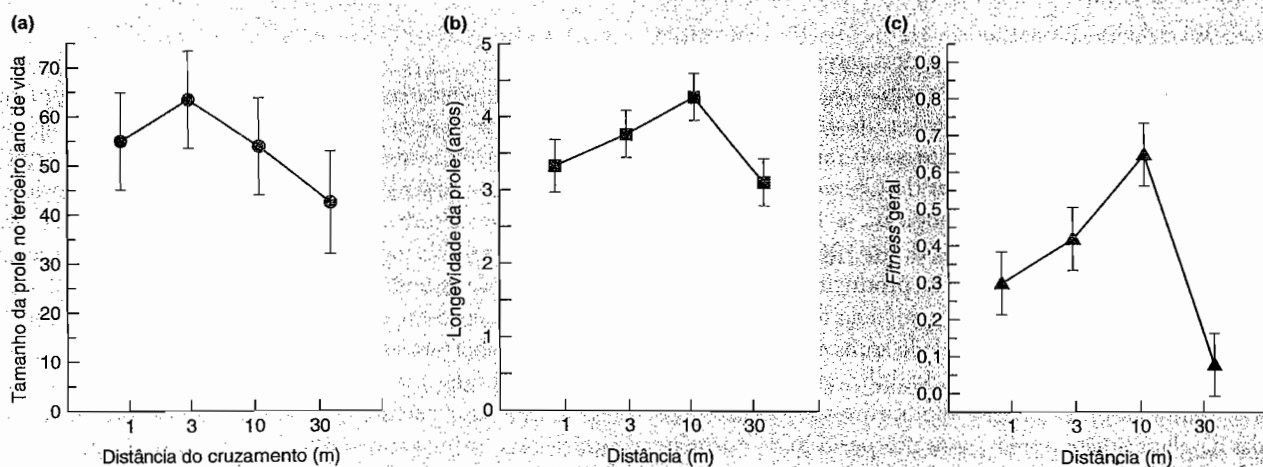
Muito deste capítulo é devotado para as conseqüências demográficas ou ecológicas da dispersão, mas há também conseqüências genéticas e evolutivas importantes. Qualquer “conseqüência” evolutiva é, naturalmente, força seletiva potencialmente importante favorecendo padrões específicos de dispersão ou a tendência de se dispersar. Particularmente, quando indivíduos aparentados se reproduzem, sua prole provavelmente sofre uma “depressão endogâmica” no *fitness* (Charlesworth e Charlesworth, 1987), resultante especialmente da expressão

no fenótipo de alelos deletérios recessivos. Com dispersão limitada, torna-se mais provável a endogamia e, desse modo, a sua evitação é uma força que favorece a dispersão. Por outro lado, muitas espécies mostram adaptação local ao seu ambiente imediato (ver Seção 1.2). A dispersão por longas distâncias, portanto, pode reunir genótipos adaptados a diferentes situações locais, cujo cruzamento origina descendentes de baixo *fitness*, adaptados a nenhum hábitat. Isto é chamado de “depressão exogâmica”, resultante do surgimento de combinações co-adaptadas de genes – uma força atuando *contra* a dispersão. A situação se complica ainda mais quando a depressão endogâmica é mais provável entre populações que normalmente se cruzam exogamicamente, uma vez que a própria endogamia depura as populações de seus recessivos deletérios. Entretanto, pode-se esperar que a seleção natural favoreça um padrão de dispersão que, de certo modo, seja intermediário – maximizando o *fitness* ao evitar tanto uma depressão endogâmica quanto exogâmica, embora estas claramente não serão as únicas forças seletivas agindo sobre a dispersão.

Certamente, em plantas, existem diversos exemplos de depressões endogâmica e exogâmica, quando o pólen é transferido de doadores próximos ou distantes e, em alguns casos, ambos os efeitos podem ser demonstrados em um único experimento. Por exemplo, quando a prole da espora (*Delphinium nelsonii*) foi gerada por meio de polinização induzida de plantas distanciadas a 1, 3, 10 e 30 metros (Figura 6.9), tanto a depressão endogâmica quanto a exogâmica foram aparentes.

### 6.6.2 Evitando a competição parental

Evitar a endogamia não é, de fato, a única força a favor da dispersão natal da prole. Tal fato pode também ser favorecido uma vez que diminua o resultado dos efeitos competitivos que



**FIGURA 6.9** Depressões endogâmica e exogâmica em *Delphinium nelsonii*: (a) tamanho da prole no terceiro ano de vida; (b) longevidade da prole e (c) *fitness* geral da prole, parâmetros em que todos foram menores quando a prole foi o resultado de cruzamentos de pólen tomados de 1 a 30 metros da planta receptora. As barras verticais indicam os erros-padrão (segundo Waser e Price, 1994).

ocorrem com os progenitores. Isso foi discutido em um estudo clássico por Hamilton e May, em 1977 (ver também Gandon e Michalakis, 2001). Eles demonstraram que, mesmo em habitats muito estáveis, todos os organismos estarão sob uma forte pressão seletiva para se dispersar da sua progênie. Imagine uma população cuja maioria dos organismos tenha um genótipo não-dispersivo, O, mas com um raro genótipo mutante, X, que mantém alguns descendentes no habitat, mas incumbe outros à dispersão. O dispersor X não sofrerá competição com o seu parente próximo O, mas sim com outros organismos tipo O não-aparentados. O dispersor X direcionará a maioria de seus efeitos competitivos para organismos não-aparentados (com genótipo O), enquanto O direcionará todos os seus esforços contra seus parentes (também com genótipo O). Com isso, X tenderá a aumentar sua frequência na população. Por outro lado, se a maioria da população for do tipo X, com O sendo raro, este não aumentaria, uma vez que O não conseguiria deslocar X de seus locais, competindo com dispersores muito próximos a ele, no seu local de origem. A dispersão, portanto, é encarada como sendo uma estratégia evolutiva estável (EEE; ESS, de *evolutionarily stable strategy*) (Maynard-Smith, 1972; Parker, 1984). Uma população de indivíduos não-dispersados tenderá a evoluir para um comportamento dispersivo; por outro lado, uma população de indivíduos dispersados tenderá a não perder esta característica. Evitar a competição parental e a endogamia, portanto, se consegue via processo de emigração quando as populações se encontram em altas densidades, momento em que elas são mais intensas.

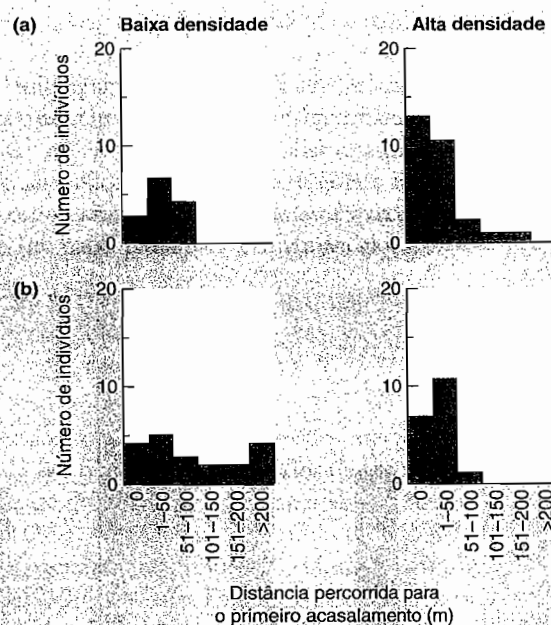
Há, de fato, evidências para que a competição exerça um papel a fim de que a prole se distancie do seu habitat natal (Lambin *et al.*, 2001), sendo, no entanto, muitas delas de forma indireta. Por exemplo, no camundongo da Califórnia (*Peromyscus californicus*) a distância média de dispersão aumenta com o tamanho da prole em machos e, dentre as fêmeas, com o aumento no número de irmãs na ninhada (Ribble, 1992). Quanto maior o número de parentes circundando um jovem indivíduo, maior é a sua dispersão.

Lambin e colaboradores (2001) concluíram em sua revisão, contudo, que, onde há clara evidência para a emigração ser dependente da densidade (ver Seção 6.3.3), há pouca evidência para que a dispersão “efetiva” (emigração, transferência e imigração) seja dependente da densidade. Isto em parte é causado porque a imigração (e talvez a transferência) possa ser inibida em densidades muito altas. Por exemplo, em um estudo com o rato-canguru (*Dipodomys spectabilis*) durante vários anos com densidades variadas, a dispersão foi monitorada inicialmente após os juvenis tornarem-se independentes dos seus pais, e novamente após sua sobrevivência e primeira reprodução. Este roedor ocupa um complexo sistema de túneis contendo reservas de alimento e estes túneis permanecem mais ou menos constantes em número: as altas densidades, desta forma, levam a um ambiente saturado e com intensa competição (Jones *et al.*, 1988). A densidade não teve nenhum efeito em relação à dispersão pós-independência juvenil, (ou seja, na emigração); porém, para a primeira reprodução, as taxas de

dispersão (dispersão *efetiva*) foram *menores* em altas densidades (relação inversamente dependente da densidade) (Figura 6.10). Para os machos, isto ocorreu principalmente por causa de que eles se moveram menos entre a independência juvenil e a reprodução. Para as fêmeas, isto ocorreu porque a taxa de sobrevivência foi menor em novos locais habitados, quando a população se encontrava em altas densidades (Jones, 1988).

### 6.6.3 Filopatria

A dispersão efetiva não é exatamente dependente da densidade, ao menos em parte, porque existem também forças seletivas em favor da *não* dispersão, mostrando, em vez disso, a assim chamada filopatria ou comportamento “caseiro” (Lambin *et al.*, 2001). Este comportamento existe porque há certas vantagens de se permanecer no ambiente familiar; ou os indivíduos podem cooperar com outros (ou ao menos serem preparados para se toletarem) da mesma família, que possuem alta similaridade genética; ou os indivíduos que dispersam podem ser confrontados com uma “barreira social” de agressões ou intolerâncias de grupos *não*-aparentados (Hestbeck, 1982). Estas forças, igualmente, podem tornar-se mais intensas à medida que o ambiente fica mais saturado. Por exemplo, Lambin e Krebs (1993) descobriram que, com o rato silvestre de Townsend (*Microtus townsendii*), no Canadá, os ninhos ou centros de atividade das fêmeas mais próximas eram de parentes próximos (mães e filhas, irmãs de uma mesma ninhada), compara-



**FIGURA 6.10** Dispersão efetiva inversamente dependente da densidade para o rato-canguru (*Dipodomys spectabilis*): (a) machos, (b) fêmeas. As distâncias para a dispersão natal foram maiores em baixas e não em altas densidades (segundo Jones, 1988).

dos aos de outros graus de parentesco (irmãs de outras ninhadas, tias e primas). Outros ninhos não-aparentados estavam mais distantes ainda. Em um estudo com os esquilos de Belding (*Spermophilus beldingi*), mesmo quando as fêmeas se dispersavam, elas tendiam a se fixar próximas às suas irmãs (Nunes *et al.*, 1997). Mais ainda, há exemplos de *fitness* sendo maiores quanto mais próximos dos pais. Por exemplo, Lambin e Yoccoz (1998) manipularam o parentesco de grupos de fêmeas do roedor *M. townsendii*, realizando uma situação em que a população apresentou recrutamento filopátrico seguido por uma alta sobrevivência (“alto parentesco”) e outra na qual a população experimentou baixo recrutamento filopátrico e alta mortalidade entre os recrutados (“baixo parentesco”). A sobrevivência dos filhotes, especialmente logo após nascer, foi significativamente mais alta na primeira situação (“alto parentesco”), comparada à segunda manipulação.

Resumindo, então, a relação entre dispersão e densidade dependerá, como todas as outras adaptações, dos compromissos evolutivos entre forças conflitantes, e também de qual é o foco de atenção para o aspecto da dispersão (emigração, dispersão efetiva, etc). Não é de se surpreender, como veremos a seguir, que o balanço adaptativo funcione diferentemente para diversos grupos: machos e fêmeas, idosos e jovens, e assim por diante. Tais variações também se revelam contra generalizações amplas, sugerindo que a dispersão ocorra “tipicamente” em densidades de pré-saturação (ou seja, antes que a limitação pelo recurso seja intensa) ou que ocorra em densidades de saturação (Lidicker, 1975).

## 6.7 Variação na dispersão dentro de populações

### 6.7.1 Polimorfismo da dispersão

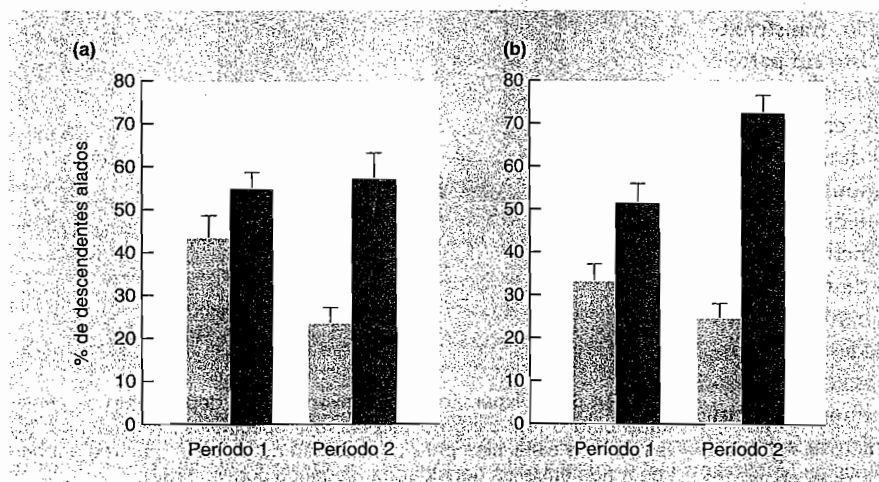
Uma fonte de variabilidade de dispersão dentro de populações é um polimorfismo somático entre a progênie de um mesmo indivíduo. Isto está muito associado com habitats que são variáveis ou imprevisíveis. Um exemplo clássico pode ser visto na planta anual do deserto *Gymnarrhena micrantha*. Ela porta muito pou-

cas sementes (uma a três) de tamanho grande (em aquênios), a partir de flores que permanecem fechadas abaixo da superfície do solo. Essas sementes germinam no mesmo local da planta-mãe. O sistema de raízes das plântulas pode até crescer para baixo, através do “canal” de raízes mortas da planta-mãe. Porém, essas mesmas plantas também produzem sementes pequenas acima do solo, com papus plumoso, o que lhes permite a dispersão pelo vento. Em anos muito secos, são produzidas apenas sementes subterrâneas não-dispersadas, porém, em anos mais úmidos, as plantas crescem vigorosamente e produzem um grande número de sementes acima da superfície do solo, as quais são expostas à dispersão (Koller e Roth, 1964).

Há muitos exemplos de dimorfismos em sementes entre as plantas floríferas. Tanto as sementes dispersadas quanto as “caseiras” (“*stay at home*”) produzem proles dispersadas e “caseiras”. Além disso, a semente “caseira” é muitas vezes produzida subterraneamente por flores autopolinizadas ou por flores fechadas, enquanto as sementes dispersadas resultam freqüentemente da polinização cruzada. Portanto, a tendência à dispersão está ligada à posse de novos genótipos, recombinantes (“experimentais”), enquanto a prole “caseira” é, com maior probabilidade, o produto da autopolinização.

O dimorfismo de organismos dispersados e não-dispersados é também um fenômeno comum entre os afídeos (prole alada e prole áptera). Como esta diferenciação ocorre durante a fase de crescimento populacional quando a reprodução é partenogenética, as formas aladas e ápteras são geneticamente idênticas. As formas aladas são claramente mais capazes de se dispersar para novos habitats, tendo, no entanto, um tempo de desenvolvimento maior, fecundidade mais baixa, menor longevidade e, portanto, reduzida taxa intrínseca de crescimento (Dixon, 1998). Não é de se surpreender, por isso, que os afídeos possam modificar a proporção de formas aladas e ápteras como uma resposta imediata ao ambiente no qual se encontram. O afídeo da ervilha (*Acyrtosiphon pisum*), por exemplo, produz mais formas aladas na presença de predadores (Figura 6.11), presumivelmente como uma resposta de escape a um ambiente adverso.

dimorfismos da dispersão



**FIGURA 6.11** A proporção média ( $\pm$  erro-padrão) de formas aladas do afídeo da ervilha (*Acyrtosiphon pisum*) produzidas após dois períodos separados de exposição a dois predadores: (a) larva de díptero sirfídeo e (b) larva de neuróptero. As barras escuras indicam o tratamento com predador e as barras claras indicam o controle (segundo Kunert e Weisser, 2003).

### 6.7.2 Diferenças relacionadas ao sexo

Machos e fêmeas muitas vezes diferem na sua necessidade de se dispersar. As diferenças são especialmente grandes em algumas espécies de insetos, em que o macho geralmente é mais ativo na dispersão. Por exemplo, no caso da mariposa do inverno (*Operophtera brumata*), as fêmeas são ápteras e os machos são alados. Em um estudo pioneiro, Greenwood (1980) comparou a dispersão relacionada ao sexo em aves e mamíferos. Entre as aves, é comum que as fêmeas se dispersem, mas, entre os mamíferos, a dispersão é freqüente para os machos. Por um lado, as explicações evolutivas para uma tendência entre um dos sexos enfatizam as vantagens em minimizar a endogamia, mas, por outro, as particularidades do sistema de acasalamento podem gerar uma assimetria entre os custos e benefícios da dispersão e filopatria entre os sexos (Lambin *et al.*, 2001). Desse modo, para as aves, a competição pelos territórios é mais intensa entre os machos. Eles teriam, portanto, mais a ganhar através da filopatria, em termos de familiarização com seu hábitat natal. Já as fêmeas (muitas vezes monogâmicas) levam vantagem na possibilidade de escolha com qual macho irá se acasalar. Em mamíferos, os machos (muitas vezes polígamos) podem competir muito mais por uma parceira do que por um território e, com isso, é mais vantajoso conseguir áreas para se dispersar com um maior número possível de fêmeas.

### 6.7.3 Diferenças relacionadas à idade

Grande parte da dispersão é natal, ou seja, dispersão por juvenis antes que se reproduzam pela primeira vez. Em muitos táxons isto é constitucional: como já discutido, a dispersão de sementes é típica natal. Do mesmo modo, muitos invertebrados marinhos possuem um estágio adulto sésil (reprodutiva) no qual larvas são lançadas (idade pré-reprodutiva) para a dispersão. Por outro lado, a maioria dos insetos possui um estágio sésil e um estágio adulto apto à dispersão. Em geral, para espécies iteróparas, a dispersão ocorre através da fase de vida adulta, antes e após o primeiro episódio reprodutivo; para espécies semélparas, a dispersão é inevitavelmente natal.

Aves e mamíferos, uma vez emplumados ou desmamados e independentes de suas mães, possuem também o potencial para se dispersarem por todo o resto de suas vidas. Não obstante, muito da dispersão neste caso também é natal (Wolff, 1997). De fato, tendências para a dispersão entre os sexos e em relação às idades, e forças para evitar endogamia, competição e filopatria, estão todas interligadas em relação aos padrões de dispersão observados entre os mamíferos. Por exemplo, em um experimento com o rato silvestre da cauda cinzenta (*Microtus canicaudus*), 87 % dos machos juvenis e 34% das fêmeas juvenis se dispersaram dentro de quatro semanas de capturas iniciais, em situações de baixa densidade, sendo que apenas 16% e 12%, respectivamente, o fizeram em situações de alta densidade (Wolff *et al.*, 1997). A dispersão foi massiva, particularmente entre os machos, com um efeito inversamen-

te dependente da densidade. Especialmente o fato das altas taxas de dispersão em baixas densidades favorece o argumento da pressão seletiva a favor de se evitar a endogamia.

## 6.8 O significado demográfico da dispersão

O fato ecológico da vida identificado na Seção 4.1 enfatizou que a dispersão pode ter um efeito pronunciado sobre a dinâmica das populações. Na prática, contudo, muitos estudos deram pouca atenção à dispersão. A razão muitas vezes dada é que a emigração e a imigração são aproximadamente idênticas e que, portanto, neutralizam-se mutuamente. Uma suspeita, contudo, é que a real razão reside no fato de ser extremamente difícil de se quantificar a dispersão.

A natureza do papel da dispersão sobre a dinâmica das populações depende de como nós definimos uma população. A visão mais simples diz respeito a um grupo de indivíduos distribuídos mais ou menos continuamente sobre um trecho de hábitat adequado, sendo uma entidade indivisível. A dispersão, então, contribuirá com o aumento (imigração) ou decréscimo (emigração) da população. Muitas populações, contudo, são de fato *metapopulações*, isto é, coleções de *subpopulações*.

Vimos, na Seção 6.3.1, a ubiquidade da fragmentação em ecologia e a importância da dispersão em unir um fragmento a outro. Uma subpopulação, então, ocupa um fragmento de hábitat disponível na paisagem, correspondendo, isoladamente, àquela descrição mais simples do conceito de uma população. Porém, a dinâmica de uma metapopulação como um todo é determinada, em grande parte, pela taxa de extinção de cada subpopulação e pela taxa de colonização – pela dispersão – de fragmentos inabitáveis. Destaca-se, contudo, que não significa que só porque uma população de uma espécie qualquer que ocupa mais do que um hábitat, cada um deste suportando um determinado nível populacional, esta seja considerada uma metapopulação. Conforme discutiremos a seguir, o *status* “clássico” de metapopulação é conferido somente quando a extinção e a recolonização desempenham um papel principal na dinâmica global.

### 6.8.1 A modelagem na dispersão: a distribuição de manchas

Os modos com os quais a dispersão intervém na dinâmica das populações podem ser examinados ou até modelados matematicamente de três diferentes maneiras (ver Kareiva, 1990; Keeling, 1999). A primeira é utilizando uma abordagem de “ilha” ou “especialmente implícita” (Hanski e Simberloff, 1997; Hanski, 1999). A idéia básica é que uma proporção de indivíduos saia de seus locais de nascimento (manchas), constituindo-se em um grupo de dispersos que são então redistribuídos entre as manchas disponíveis, geralmente ao acaso. Neste modelo, as manchas não possuem qualquer especificidade espacial. A princípio, todas as manchas podem ganhar ou perder

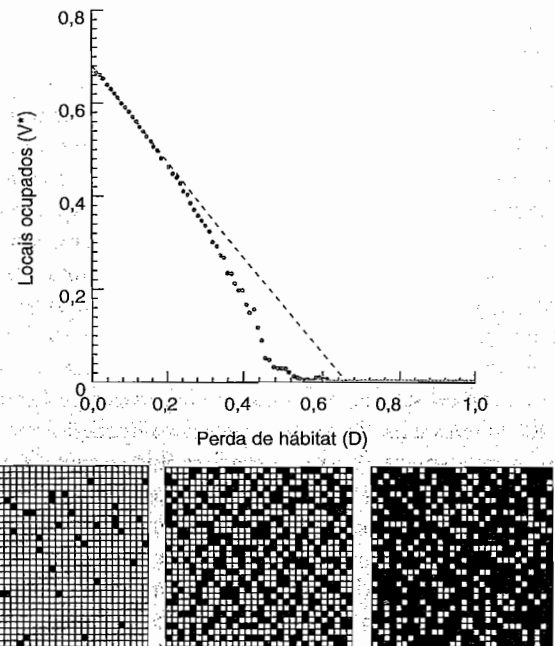
indivíduos através da dispersão, sendo todas as manchas igualmente distantes umas das outras. Muitos modelos metapopulacionais, incluindo o primeiro na literatura (modelo de Levin, ver a seguir), se encontram nesta categoria, e, a despeito da sua simplicidade (manchas reais *possuem* uma localização no espaço), ele tem promovido importantes descobertas, em parte pela facilidade de analisar os dados envolvidos.

Por outro lado, os modelos que levam em consideração a questão espacial sabem que as distâncias variam entre as manchas, influenciando assim na troca de indivíduos através da dispersão. O primeiro modelo, desenvolvido pela genética de populações, foi o de “trampolim” linear, em que a dispersão ocorre somente entre manchas adjacentes se estes se encontram inseridos dentro de um determinado “caminho” (Kimura e Weiss, 1964). Mais recentemente, abordagens espaciais têm envolvido modelos “em entrelaçamento”, nos quais as manchas estão arranjadas dentro de uma grade (geralmente quadrangular) e os indivíduos se dispersam para aquelas manchas mais próximas – mais provavelmente entre os quatro circundantes, ou oito, incluindo movimentos diagonais (Keeling, 1999). É claro que, a despeito de levar em consideração o espaço, estes modelos são caricaturas dos reais arranjos encontrados na natureza. Não obstante, ressaltam os padrões dinâmicos que devem ser incorporados, não somente em relação ao espaço (ver, por exemplo, a Seção 10.5.6), mas também em relação ao tempo, incluindo, por exemplo, a crescente probabilidade de extinção global de metapopulações quando o hábitat é destruído (Figura 6.12). Modelos espaciais mais recentes se propõem a ser mais “realísticos” (ver Hanski, 1999), incluindo informações a respeito da real geometria ou fragmentação da paisagem. Um deles, o “modelo de função de incidência” (Hanski, 1994b) será apresentado a seguir (Seção 6.9.4).

Finalmente, a terceira abordagem trata o espaço não como manchas (com ou sem hábitat), mas sim como faixas contínuas e homogêneas de maior a menor qualidade de hábitat, com a dispersão tomando parte de um sistema de reação-difusão, no qual a dinâmica em um dado local no espaço é considerada a “reação” e, a dispersão, a “difusão”. Esta abordagem tem sido mais útil em outras áreas da biologia (por exemplo, a biologia do desenvolvimento). Não obstante o grande nível de entendimento matemático de tais modelos, estes são muito adequados em demonstrar como a variação espacial (ou seja, a fragmentação) pode ser gerada, internamente, dentro de um sistema essencialmente homogêneo (Kareiva, 1990; Keeling, 1999).

### 6.8.2 Dispersão e demografia de populações únicas

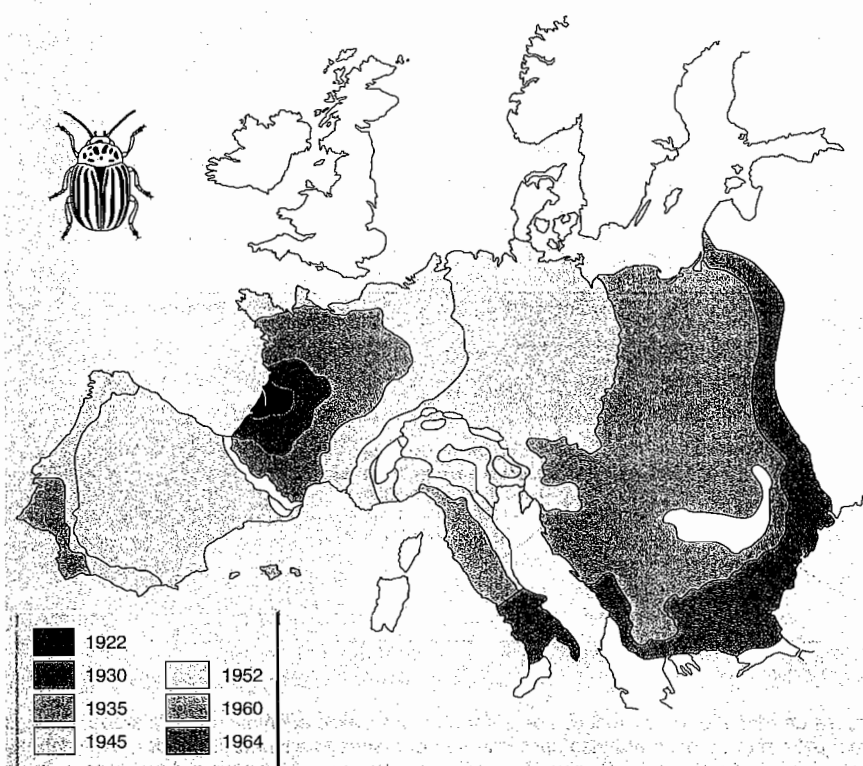
Os estudos que têm dado atenção à dispersão têm tentado confirmar a sua importância. Em um longo e intensivo estudo de uma população do chapim-real (*Parus major*) próximo a Oxford, Reino Unido, foi observado que 57% dos adultos reprodutivos eram imigrantes (Greenwood *et al.*, 1978). Em uma população do besouro-da-batata-do-Colorado (*Leptino-*



**FIGURA 6.12** Numa série de modelagem, quanto mais se aumenta a fragmentação do hábitat (eixo x), a fração de locais ocupados (eixo y) diminui até que se tenha extinção global. A linha diagonal pontilhada mostra a relação de um modelo espacial em que todos os locais estão igualmente conectados. Os pontos mostram o rendimento de um modelo em entrelaçamento: os valores representam a média de cinco réplicas (o modelo é probabilístico: cada trajeto é um pouco diferente). Três exemplos do modelo em entrelaçamento são apresentados abaixo do gráfico, com 0,05, 0,40 e 0,70 dos fragmentos destruídos (preto). Com baixo nível de destruição (à esquerda), um modelo que leve em consideração o espaço parece dispensável, uma vez que os fragmentos permanecem razoavelmente bem conectados. Porém, conforme se perde mais hábitat, as manchas tendem a se tornar mais isoladas, sendo mais improvável a recolonização, permanecendo as mesmas muito mais desocupadas do que o modelo prevê (segundo Bascompte e Sole, 1996).

*tarsa decemlineata*) no Canadá, a taxa média de emigração de adultos recém-eclodidos foi de 97% (Harcourt, 1971). Este dado ajudou a entender a rápida expansão do besouro na Europa em meados do século passado (Figura 6.13).

Um profundo efeito da dispersão sobre a dinâmica de uma população foi visto em um estudo sobre *Cakile edentula*, uma planta anual de verão que cresce sobre as dunas da Martinique Bay, Nova Escócia. A população se concentrava no meio das dunas, sendo encontrados menos indivíduos em direção tanto ao mar quanto ao continente. Somente na área em direção ao mar, contudo, é que a produção de sementes era suficientemente alta e, a mortalidade, baixa o suficiente para que a população se mantivesse ano após ano. Nos locais em meio às dunas e próximos ao continente, a mortalidade excedia a produção de sementes. Por isso, se esperava que a população viesse a se tornar extinta (Figura



**FIGURA 6.13.** Expansão do besouro do Colorado (*Leptinotarsa decemlineata*) pelo continente europeu (segundo Johnson, 1967).

6.14). Porém não houve mudança na distribuição de *C. edentula* ao longo do tempo. Em vez disso, um grande número de sementes produzidas na zona próxima ao mar foi dispersado para as áreas citadas. De fato, as plantas germinadas nestas duas zonas foram provenientes de sementes dispersas, comparadas às plantas residentes. A distribuição e abundância de *C. edentula* deveriam-se diretamente à dispersão das sementes pelo vento e pelas ondas.

Provavelmente a consequência mais fundamental da dispersão para a dinâmica de populações únicas é o efeito regulador da emigração dependente da densidade (ver Seção 6.3.3). Em uma escala local, o que foi discutido no Capítulo 5 em relação à mortalidade dependente da densidade se aplica igualmente à emigração dependente da densidade. Em uma escala global, as consequências de ambos podem ser muito diferentes. A perda de indivíduos pode ser para sempre, no tempo e no espaço. Com a emigração, a perda de uma população pode significar o ganho de uma outra.

### 6.8.3 Dinâmica de invasão

a importância de organismos dispersados excêntricos

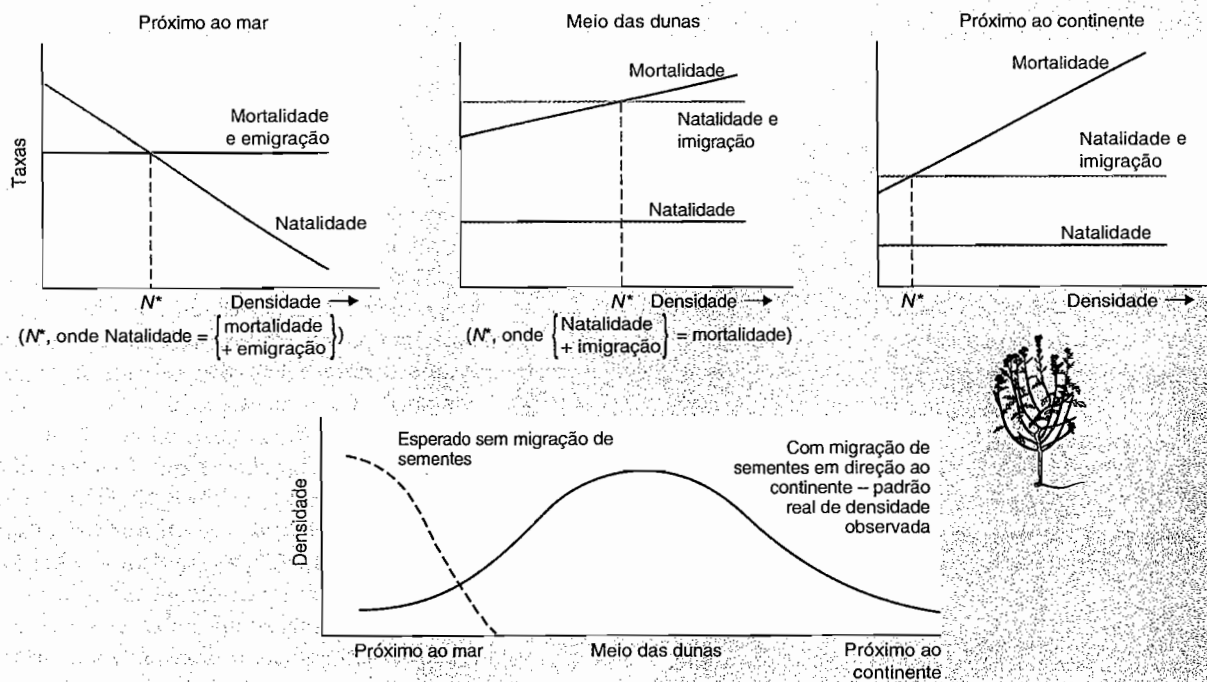
Em quase todos os aspectos do ciclo de vida, há um certo perigo em imaginar que aquilo que é comum ou “normal” na natureza seja um fato universal, e o

que é incomum ou excêntrico pode ser perdido ou ignorado. Toda a distribuição estatística possui uma “cauda”, e aqueles indiví-

duos que ocupam esta posição são tão reais quanto aqueles que se situam na média. Isto também ocorre com a dispersão. Por muitas razões, é razoável caracterizar as taxas de dispersão e as distâncias percorridas em termos do que é típico. Porém, quando o foco está direcionado para a expansão de uma espécie em um hábitat que não estava previamente ocupado, aqueles propágulos que se dispersam além do esperado podem ter uma grande relevância. Neubert e Caswell (2000), por exemplo, analisaram a taxa de expansão de duas espécies de plantas, *Calathea ovandensis* e *Dipsacus sylvestris*. Em ambos os casos, eles descobriram que a taxa de expansão foi fortemente dependente da distância máxima de dispersão, enquanto as variações no padrão médio de dispersão, a distâncias menores, tiveram pouco efeito.

A probabilidade de uma espécie invadir um novo hábitat tem mais a ver com a dispersão a longas distâncias (e, portanto, com a oportunidade de invadir) do que com a proximidade de uma população-fonte, e com a performance do indivíduo que se desloca até aquele local. Por exemplo, foi estudada a invasão de 116 manchas de um urzal de baixada no sul da Inglaterra, por espécies arbustivas e arbóreas, durante os períodos de 1978 a 1987 (Figura 6.15) e de 1987 a 1996 (Nolan *et al.*, 1998; Bullock *et al.*, 2002). Havia quatro tipos de urzais – seco, pouco úmido, bem úmido e lamacento – e dois períodos, produzindo-se oito conjuntos de dados nos quais uma análise foi realizada. Para seis destes, uma proporção significativa da variação na perda das espécies originais pelas espécies invasoras pôde ser explicada. As variáveis mais importantes que explicam o comportamento dos dados fo-





**FIGURA 6.14** Representação diagramática das variações da mortalidade e produção de sementes em *Cakile edentula* em três áreas ao longo de um gradiente ambiental de zonas abertas costeiras (próximas do mar) a dunas densamente vegetadas (mais para o interior). Ao contrário das outras áreas, a produção de sementes foi maior no local próximo ao mar. Os nascimentos, contudo, diminuíram com a densidade, e, onde estes foram iguais à mortalidade, uma densidade de equilíbrio pode ser prevista,  $N^*$ . Nos locais para o interior, as mortes sempre excederam os nascimentos resultantes das sementes locais, porém as populações foram persistentes por causa da dispersão da maioria das sementes produzidas pelas plantas próximas à praia. Com isso, a soma dos nascimentos locais mais as sementes imigrantes podem contrabalançar a mortalidade nos locais distantes da praia, resultando em um equilíbrio em densidades apropriadas (segundo Keddy, 1982; Watkinson, 1984).

ram aquelas relacionadas à abundância das espécies invasoras na vegetação que circundava as manchas. As invasões e, assim, a dinâmica subsequente de manchas foram sendo dirigidas pelas ações iniciais da dispersão.

## 6.9 Dispersão e a demografia de metapopulações

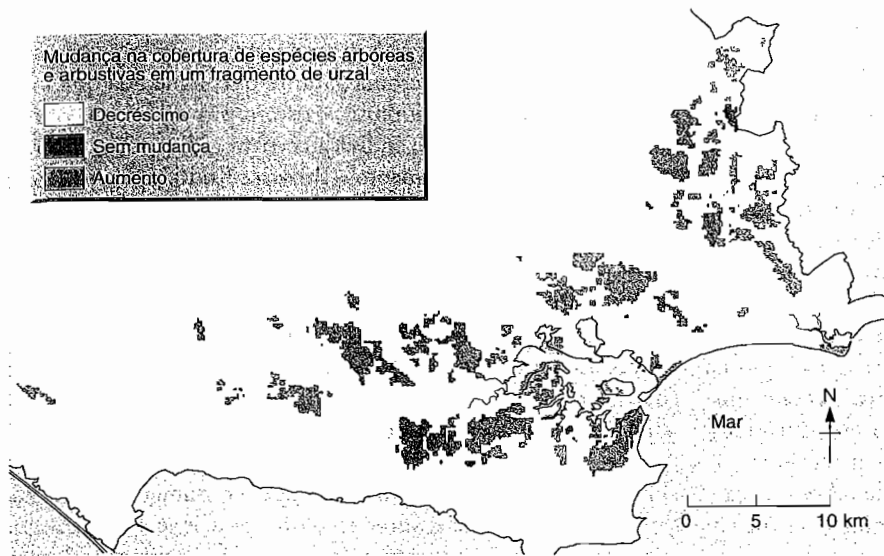
### 6.9.1 O desenvolvimento da teoria de metapopulações: manchas habitáveis inabitadas

O reconhecimento de que muitas populações são de fato metapopulações foi fortemente estabelecido por volta de 1970, mas houve um retardo de cerca de 20 anos antes que ele fosse traduzido em ação e um número crescente de estudos colocasse a dinâmica de metapopulações em um estágio ecológico de destaque. Hoje em dia, o perigo não é tanto de negligência, mas de que todas as populações sejam reconhecidas como metapopulações, simplesmente porque o mundo está estruturado em mosaico.

O centro do conceito de uma metapopulação é a idéia, enfatizada por Andrewartha e Birch (1954), de que manchas habitáveis poderiam estar inabitadas simplesmente porque os

indivíduos não conseguiram se dispersar até elas. Para demonstrar que isto é assim, precisamos ser capazes de identificar locais habitáveis que não estão habitados. Só muito raramente isto tem sido tentado. Um modelo implica na identificação de características de manchas de hábitat às quais uma espécie é restrita e, depois, na determinação da distribuição e abundância de manchas similares cuja ocorrência da espécie poderia ser esperada. O rato-d'água (*Arvicola terrestris*) vive em margens de rios e, em um levantamento de 39 seções de margem de rio em North Yorkshire, Reino Unido, 10 continham colônias de ratões em reprodução (locais-núcleos), 15 foram visitadas por ratões, mas que não se reproduziram nesses locais (locais periféricos), e 14 aparentemente nunca foram usadas ou visitadas. Uma análise de "componentes principais" foi utilizada para caracterizar os locais-núcleos e, com base nessas características, foram identificados adicionalmente 12 locais desocupados ou periféricos que seriam apropriados para ratões em reprodução (ou seja, locais habitáveis). Aparentemente, cerca de 30% dos locais habitáveis não são habitados por ratões por serem demasiadamente isolados para a colonização, ou, em alguns casos, por sofrerem níveis altos de predação pela visão (Lawton e Woodroffe, 1991).

Fragmentos habitáveis podem ser também identificados para muitas espécies raras de borboletas, pois suas larvas con-



**FIGURA 6.15** A invasão (ou seja, o aumento na abundância) na maioria dos 116 fragmentos de um urzal de baixada em Dorset, Reino Unido, por espécies de arbustos e árvores, entre 1978 e 1987. A região costeira localiza-se ao sul e, o limite do município, ao leste (segundo Bullock *et al.*, 2002).

somem apenas uma ou poucas espécies vegetais com distribuição em manchas. Thomas e colaboradores (1992) constataram que as manchas que permaneceram inabitadas eram menores e isoladas das fontes de dispersão: a borboleta *Phlebejus argus* era capaz de colonizar virtualmente todos os locais habitáveis a menos de 1 km de populações existentes. Na verdade, a habitabilidade de alguns desses locais isolados (previamente desabitados) foi demonstrada quando a borboleta foi introduzida com sucesso (Thomas e Harrison, 1992). Este é o teste decisivo para se saber se um local é realmente habitável ou não.

### 6.9.2 O desenvolvimento da teoria de metapopulações: ilhas e metapopulações

O livro clássico *A Teoria da Biogeografia de Ilhas*, de MacArthur e Wilson (1967), foi um catalisador importante na mudança radical da teoria ecológica em geral. Os autores desenvolveram suas idéias no contexto da dinâmica dos animais e plantas em ilhas reais (marítimas), que eles interpretaram como refletindo um equilíbrio entre forças opostas de extinções e colonizações. Eles enfatizaram que algumas espécies (ou populações locais) gastam a maior parte do seu tempo se recuperando de desgastes do passado ou em fases de invasão de novos territórios (ilhas), enquanto outros usam esse tempo na sua capacidade de suporte ou próximo a ela. Essas duas extremidades de um *continuum* são as espécies *r* e *K* da Seção 4.12. Em um extremo (*r*-estrategistas), os indivíduos são bons colonizadores que favorecem o crescimento populacional rápido em um habitat vazio. Na outra extremidade do contínuo (*K*-estrategistas), os indivíduos não são tão bons colonizadores, mas têm características que favorecem a persistência a longo prazo em um ambiente adensado. As espécies *K*, portanto, possuem taxas de colonização e extinção relativamente baixas, enquanto para as espécies *r* essas taxas são relativamente altas.

Essas idéias são desenvolvidas a seguir, no Capítulo 21, na discussão sobre biogeografia de ilhas.

Mais ou menos na mesma época que o livro de MacArthur e Wilson foi publicado, Levins (1969, 1970) propôs um modelo simples de dinâmica de “metapopulações”. Como MacArthur e Wilson, ele procurou incorporar no pensamento ecológico a fragmentação inerente do mundo ao nosso redor. MacArthur e Wilson estavam mais interessados nas comunidades de espécies como um todo e imaginaram um “continente” que pudesse propiciar uma fonte regular de colonizadores para as ilhas. Levins enfocou populações de uma única espécie e não concedeu a qualquer uma das suas manchas o *status* especial de continente. Levins introduziu a variável  $p(t)$ , fração de manchas de habitat ocupada no tempo  $t$ , refletindo a aceitação de que nem todas as manchas habitáveis são sempre habitadas.

A taxa de mudança na fração de habitat ocupado (manchas,  $p$ ) é dada no modelo de Levins como:

modelo de Levins

$$dp/dt = mp(1-p) - \mu p, \quad (6.1)$$

em que  $\mu$  é a taxa de extinção local de manchas e  $m$  é a taxa de recolonização de manchas vazias. Isto significa que a taxa de recolonização aumenta com a fração de manchas vazias propensas à recolonização ( $1-p$ ) e com a fração de manchas ocupadas capazes de fornecer colonizadores,  $p$ , enquanto a taxa de extinção cresce simplesmente com a fração de manchas propensas à extinção,  $p$ . Reescrevendo esta equação, Hanski (1994a) mostrou que ela é estruturalmente idêntica à equação logística (ver Seção 5.9):

$$dp/dt = (m - \mu) p \{ 1 - p / [ 1 - (m/\mu) ] \}. \quad (6.2)$$

Portanto, desde que a taxa intrínseca de recolonização exceda a taxa intrínseca de extinção [ $(m - \mu) > 0$ ], a metapo-

pulação total atingirá um equilíbrio estável, com uma fração,  $1 - (\mu/m)$ , dos fragmentos ocupados.

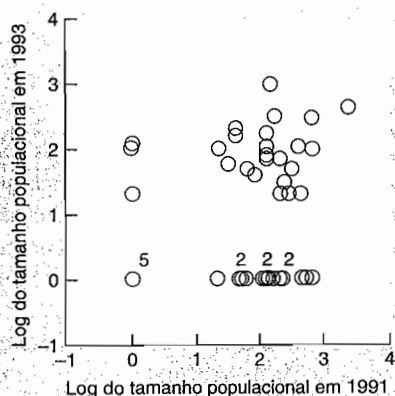
extinções e  
colonizações em  
subpopulações: uma  
metapopulação  
estável

A essência desta interpretação a partir de uma perspectiva de metapopulação, que emerge mesmo dos modelos mais simples, é que ela pode persistir, estavelmente, como resultado do balanço entre extinções e recoloniza-

ções aleatórias, mesmo que nenhuma das populações seja, por si só, estável. Este caso é exemplificado na Figura 6.16, em que, dentro de uma metapopulação persistente altamente fragmentada da borboleta fritilária Glanville (*Melitaea cinxia*) na Finlândia, mesmo as populações locais maiores tiveram uma probabilidade alta de declínio até a extinção em dois anos. Em outras palavras, se quisermos entender a persistência de uma população a longo prazo ou a dinâmica de tal população, podemos precisar olhar além das taxas de natalidade e mortalidade (e o que as determina), ou mesmo as taxas locais de imigração e emigração. Se a população como um todo funciona como uma metapopulação, as taxas de extinção e colonização da subpopulação podem ser ao menos de importância comparável.

### 6.9.3 Quando uma população é uma metapopulação?

Duas características necessárias de uma população já foram demonstradas aqui: que subpopulações individuais têm uma chance realística de experimentar tanto a extinção como a recolonização. A estas, podemos adicionar uma terceira, implícita na discussão até aqui. As dinâmicas das subpopulações diferentes deveriam ser totalmente independentes, isto é, não



**FIGURA 6.16** Comparação dos tamanhos populacionais locais em junho de 1991 (adultos) e agosto de 1993 (larvas) da borboleta fritilária Glanville (*Melitaea cinxia*), em Åland Island, Finlândia. Os pontos de dados múltiplos são indicados por números. Várias populações de 1991, incluindo muitas das maiores, foram extintas até 1993 (segundo Hanski *et al.*, 1995).

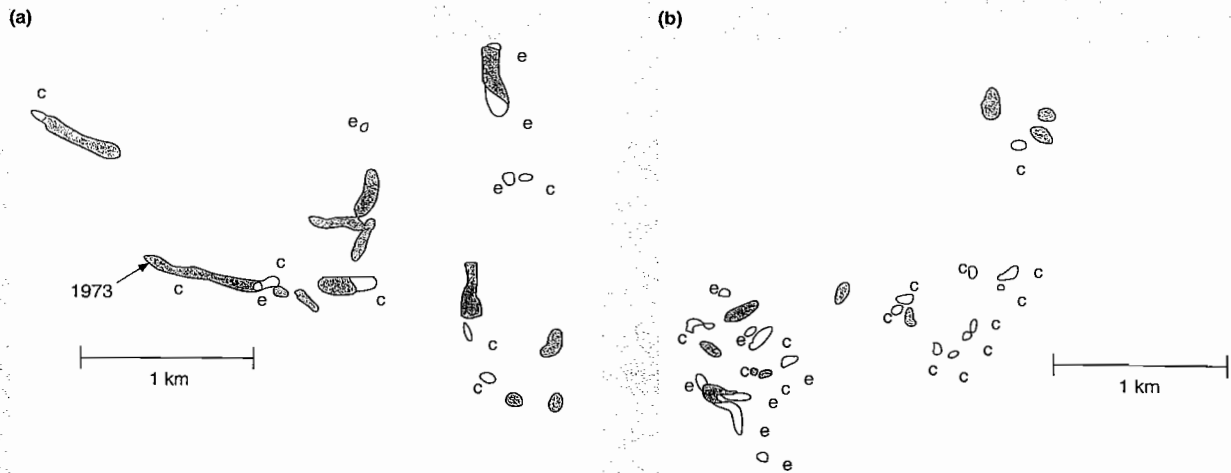
sincrônicas. Haveria, afinal, pouca expectativa de estabilidade se todas as subpopulações fossem extintas quando uma o fosse. Certamente, a assincronia garante que, à medida que uma é extinta (ou mesmo diminui), existam provavelmente outras que prosperam e geram indivíduos para a dispersão, promovendo o “efeito do salvamento” (Brown e Kodric-Brown, 1977) dos primeiros pelos últimos.

Algumas metapopulações podem se ajustar ao conceito “clássico”, em que todas as subpopulações têm uma chance realística (e aproximadamente igual) de extinção, mas em outros casos pode haver uma variação significativa no tamanho ou na qualidade de manchas individuais. Desse modo, as manchas podem ser divididas em “fontes” (manchas doadoras) e “drenos” (manchas receptoras) (Pulliam, 1988). Em manchas fontes em equilíbrio, o número de nascimentos supera o número de mortes, enquanto em manchas drenos acontece o inverso. Portanto, populações fontes sustentam uma ou mais populações drenos dentro de uma metapopulação. A persistência da metapopulação depende não só do balanço geral entre extinção e recolonização, como no modelo simples, mas também do balanço entre fontes e drenos.

Na prática, naturalmente, é provável que exista um contínuo de tipos de metapopulação: de conjuntos de populações locais quase idênticas, todas igualmente propensas à extinção, até metapopulações em que há uma grande desigualdade entre populações locais, algumas das quais são, por si só, efetivamente estáveis. Este contraste é ilustrado na Figura 6.17, para a borboleta azul *silver-studded* (*Plebejus argus*), em North Wales.

O fato de uma população ter distribuição em manchas, contudo, não faz com que necessariamente ela seja uma metapopulação (Harrison e Taylor, 1997; Bullock *et al.*, 2002). Em primeiro lugar, uma população pode exibir distribuição em manchas, mas a dispersão entre as manchas pode ser tão grande que as dinâmicas das manchas individuais não são independentes: são uma única população, embora ocupem um hábitat heterogêneo. Alternativamente, as manchas podem estar tão isoladas umas das outras, que a dispersão entre elas é insignificante: são uma série de populações efetivamente separadas.

Por fim, e talvez mais comumente, todas as manchas podem ter uma chance desprezível de extinção, ao menos em escalas de tempo observáveis. Isto significa que suas dinâmicas podem ser influenciadas por natalidade, mortalidade, imigração e emigração – mas não em algum grau significativo por extinção ou recolonização. Esta última categoria se aproxima de uma verdadeira metapopulação, podendo haver pouca dúvida de que o título dado a muitas populações fragmentadas se ajuste a esta descrição. Naturalmente, pode ser perigoso proteger excessivamente a pureza das definições. Que prejuízo pode haver se, à medida que o conceito de metapopulação cresce, o próprio termo é estendido a uma variedade mais ampla de cenários ecológicos? Talvez nenhum – e a expansão do uso do termo para populações originalmente além do seu alcance, em



**FIGURA 6.17** Duas populações da borboleta azul *silver-studded* (*Plejebus argus*) em North Wales: (a) em um ambiente calcário no Dulas Valley, onde havia um número grande de populações locais persistentes (freqüentemente maiores) entre populações locais menores e muito mais efêmeras; (b) em um hábitat de urzal em South Stack Cliffs, onde a proporção de populações menores e efêmeras foi muito mais alta. Contornos cheios = presença em 1983 e 1990; contornos vazios = ausência nos dois momentos; e = presença só em 1983 (extinção presumida); c = presença só em 1990 (colonização presumida) (segundo Thomas e Harrison, 1992).

todo o caso, pode ser interminável. Porém, como qualquer outro sinal, uma palavra só é efetiva se o receptor compreende o que o emissor tenciona. O recomendável é que os usuários dos termos devessem ter o cuidado de confirmar se a extinção e a recolonização de manchas são demonstradas.

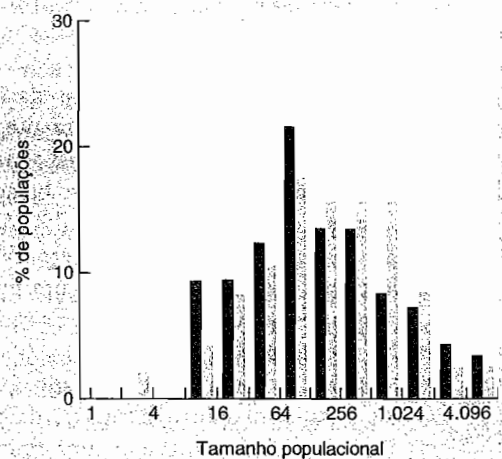
metapopulações de plantas? lembre do banco de sementes

O problema de identificação de metapopulações é especialmente evidente para plantas (Husband e Barrett, 1996; Bullock *et al.*, 2002). Não há dúvida de que muitas plantas ha-

bitam ambientes em mosaico, e a extinção aparente de populações locais pode ser comum. Isto é ilustrado na Figura 6.18 para a planta aquática anual *Eichhornia paniculata*, vivendo em poças e valas temporárias de regiões áridas do nordeste do Brasil. Entretanto, a aplicabilidade da idéia de recolonização seguindo uma extinção genuína é questionável em algumas espécies vegetais que apresentam bancos de sementes enterrados. Em *E. paniculata*, por exemplo, as sementes pesadas quase sempre caem na vizinhança imediata da planta-mãe, em vez de serem dispersadas para outras manchas. “Extinções” tipicamente resultam da perda catastrófica de hábitat (observe na Figura 6.18 que a chance de extinção efetivamente não tem qualquer relação com o tamanho populacional prévio) e “recolonizações” são quase sempre simplesmente o resultado da germinação de sementes seguinte à restauração do hábitat. A recolonização por dispersão, um pré-requisito para uma verdadeira metapopulação, é extremamente rara.

Além disso, como salientaram Bullock e colaboradores (2002), dos estudos com vegetais que documentaram extinções e colonizações de manchas, a grande maioria foi realizada em manchas recentemente surgidas (estágios iniciais de suces-

são; ver Capítulo 16). As extinções, na maioria das vezes, ocorrem quando a vegetação em uma mancha atinge um estado de desenvolvimento não mais adequado para as espécies em questão, e esta mancha, por isso, também não é adequada para a recolonização pela mesma espécie. Isto é “fuga do hábitat” (“*habitat tracking*”) (Harrison e Taylor, 1997), em vez de extinção e colonização repetidas do mesmo hábitat, que é central para o conceito de uma metapopulação.



**FIGURA 6.18** Das 123 populações da planta aquática anual *Eichhornia paniculata* no nordeste do Brasil, observadas durante um ano, 39% foram extintas, mas o tamanho inicial médio destas (barras escuras) não foi significativamente diferente do das populações não-extintas (barras claras) (Mann-Whitney  $U = 1.925$ ,  $P > 0,3$ ) (segundo Husband e Barrett, 1996).

### 6.9.4 Dinâmica de metapopulação

O modelo simples de Levins não considera a variação em tamanho de manchas, suas localizações espaciais nem as dinâmicas das populações dentro de manchas individuais. Não é surpresa que os modelos que consideram todas estas variáveis altamente relevantes se tornem matematicamente complexos (Hanski, 1999). Contudo, a natureza e as conseqüências de algumas dessas modificações podem ser compreendidas sem que se entre em detalhes da matemática.

Imagine, por exemplo, que as manchas de hábitat ocupadas por uma metapopulação variam em tamanho e que manchas grandes sustentam populações locais maiores. Isto permite a persistência da metapopulação, com taxas menores de colonização, como resultado das taxas mais baixas de extinção sobre manchas maiores (Hanski e Gyllenberg, 1993). Na verdade, quanto maior a variação no tamanho da mancha, maior é a probabilidade de persistência da população, mantendo-se iguais os outros aspectos. As variações no tamanho de populações locais podem ser, alternativamente, resultantes de variações na qualidade e não no tamanho da mancha: de modo geral, as conseqüências seriam as mesmas.

A probabilidade de extinção de populações locais declina tipicamente à medida que aumenta o tamanho da população local (Hanski, 1991). Além disso, à medida que a fração de manchas ocupadas pela metapopulação,  $p$ , aumenta, em média deveria haver mais migrantes, mais imigração para as manchas e, portanto, populações locais maiores (resultados confirmados, por exemplo, para a fritilária Glanville – Hanski *et al.*, 1995). Assim, a taxa de extinção,  $\mu$ , não deveria ser constante como é no modelo simples, mas declinaria à medida que  $p$  aumenta. Os modelos que incorporam este efeito (Hanski, 1991; Hanski e Gyllenberg, 1993) freqüentemente originam um valor limiar de  $p$ , instável e intermediário. Acima desse limiar, os tamanhos de populações locais são suficientemente grandes e sua taxa de extinção suficientemente baixa para a metapopulação persistir em uma fração de manchas relativamente alta, como no modelo simples. Abaixo do limiar, contudo, o tamanho médio de populações locais é demasiadamente baixo e sua taxa de extinção, portanto, demasiadamente alta. A metapopulação declina até um equilíbrio estável alternativo para  $p = 0$  (extinção de toda a metapopulação) ou um nível em que  $p$  é baixo, no qual essencialmente apenas as manchas mais favoráveis são ocupadas.

Poderia ser esperado que metapopulações diferentes, da mesma espécie, ocupassem uma fração alta ou baixa de suas manchas habitáveis (os equilíbrios estáveis alternativos), mas não uma fração intermediária (junto ao limiar). Tal distribuição bimodal é, na verdade, evidente para a fritilária Glanville na Finlândia (Figura 6.19). Além disso, esses equilíbrios alternativos potencialmente têm implicações profundas para a conserva-

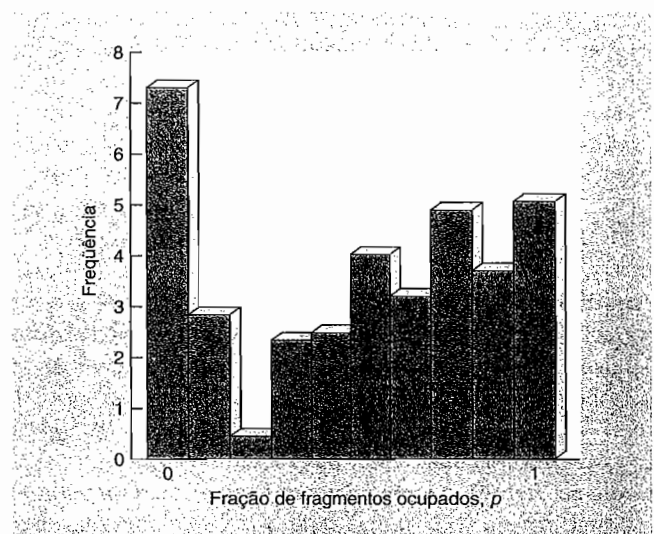
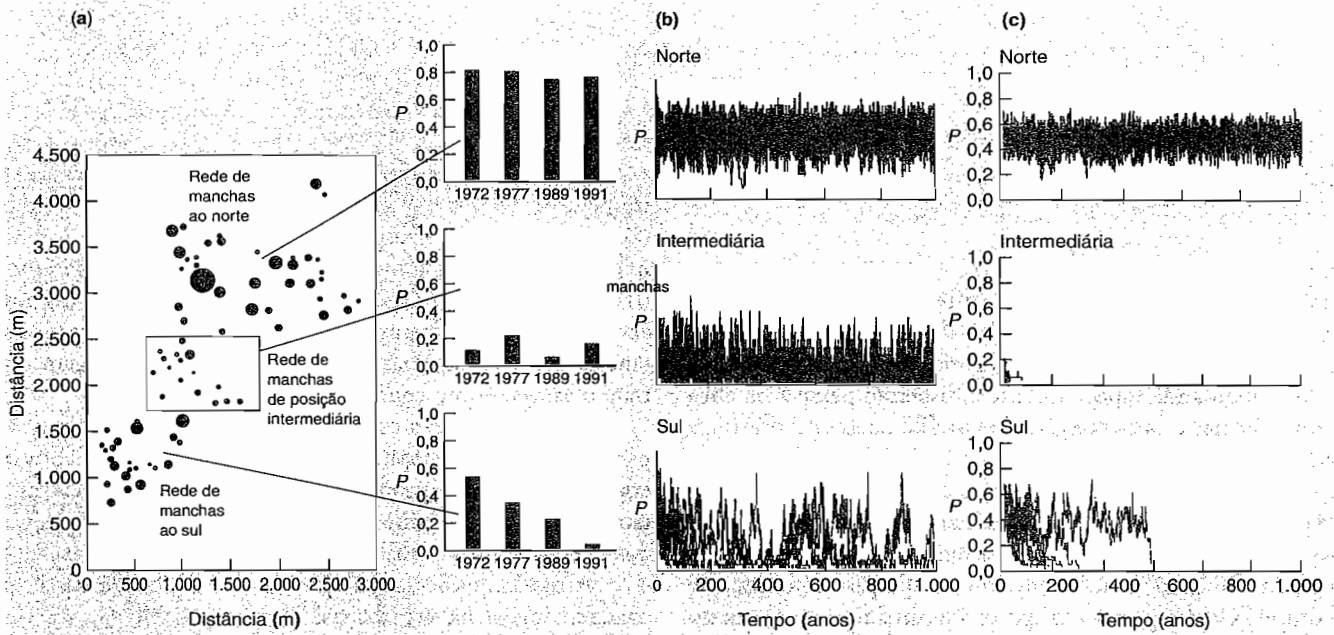


FIGURA 6.19 Distribuição de frequência bimodal de ocupação de manchas (proporção de manchas habitáveis ocupadas,  $p$ ) entre diferentes metapopulações da fritilária Glanville em Åland Island, Finlândia (segundo Hanski *et al.*, 1995).

ção (ver Capítulo 15), especialmente quando o equilíbrio mais baixo ocorre para  $p = 0$ , sugerindo que a ameaça de extinção para qualquer metapopulação possa aumentar ou diminuir subitamente, à medida que a fração de manchas habitáveis ocupadas desloque algum valor limiar para baixo ou para cima.

Um estudo de Moilanen e colaboradores (1998), reunindo muitas linhas anteriores, examinou a dinâmica de uma suposta metapopulação de um pequeno mamífero, o oco-tono americano (*Ochotona princeps*) na Califórnia. (O adjetivo “suposta” é necessário porque a dispersão entre manchas de hábitat foi suposta, e não efetivamente observada [veja Clinchy *et al.*, 2002].) A metapopulação total pode ser dividida em redes ao norte, em posição intermediária e ao sul, e a ocupação de manchas em cada uma foi determinada em quatro ocasiões entre 1972 e 1991 (Figura 6.20a). Esses dados puramente espaciais foram usados ao lado de uma informação mais geral sobre a biologia do oco-tono, para fornecer valores paramétricos para o modelo de função de incidência de Hanski (1994b). Este foi então usado para estimular a dinâmica total de cada uma das redes, com um grau realístico de variação estocástica incorporada, partindo de uma situação observada em 1972 e tratando a metapopulação inteira como uma entidade única (Figura 6.20b) ou simulando cada uma das redes isoladamente (Figura 6.20c).

Os próprios dados (Figura 6.20a) mostram que a rede ao norte manteve uma ocupação alta durante o período de estudo, a rede de posição intermediária teve uma ocupação mais variável e muito mais baixa, enquanto a rede ao sul sofreu um declínio constante e substancial. A resposta através do uso do modelo de função de incidência (Figura 6.20b) foi muito animadora no sentido de espelhar com



**FIGURA 6.20.** Dinâmica de metapopulação do *ocótono* americano (*Ochotona princeps*), em Bodie, Califórnia. (a) Posições relativas e tamanhos aproximados das manchas habitáveis, bem como as ocupações nas redes de manchas ao norte, em posição intermediária e ao sul, em 1972, 1977, 1989 e 1991. (b) Dinâmicas temporais das três redes, com a população inteira tratada como uma entidade única, usando o modelo de função de incidência de Hanski (1994b). São apresentadas dez réplicas de simulações, cada uma começando com os dados reais em 1972. (c) Simulações equivalentes a (b), mas cada uma das redes simulada isoladamente (segundo Moilanen *et al.*, 1998).

precisão esses padrões em dinâmica temporal, a despeito de ser baseado apenas em dados espaciais. Em especial, foi previsto que a rede ao sul sofresse um colapso periódico até a extinção total, mas que fosse salva pela ação da rede de posição intermediária, apesar da sua ocupação baixa, como um degrau da rede ao norte, dotada de uma capacidade de sustentação muito maior. Esta interpretação é corroborada pelos resultados quando as três redes são simuladas isoladamente (Figura 6.20c). A rede ao norte permanece com uma ocupação alta e estável; desprovida de migrantes do norte, a rede de posição intermediária, previsivelmente, declina rapidamente; e a rede ao sul, embora não tão instável, finalmente sofre o mesmo destino. Segundo esta visão, dentro de uma metapopulação como um todo, a rede ao norte é uma fonte, e as redes de posição intermediária e ao sul são drenos. Desse modo, não há necessidade de recorrer a qualquer mudança ambiental para explicar o declínio na rede ao sul; tais declínios são previstos mesmo em um ambiente inalterável.

Fundamentalmente, esses resultados ilustram como metapopulações integrais podem ser estáveis quando suas subpopulações individuais não o são. Além disso, a comparação das redes ao norte e de posição intermediária (ambas estáveis, mas com ocupações muito diferentes) mostra como a ocupação pode depender do tamanho do *pool* de indivíduos dispersados, que em si pode depender do tamanho e do número das subpopulações.

Finalmente, essas simulações nos conduzem a um tema que se repete através deste livro. Os modelos simples frequentemente enfocam equilíbrios alcançados a longo prazo. Porém, na prática, tais equilíbrios raramente podem ser alcançados. No presente caso, equilíbrios estáveis rapidamente podem ser gerados em modelos simples de metapopulações, mas a dinâmica observável de uma espécie muitas vezes pode ter mais relação com o comportamento “transitório” de suas metapopulações, distantes do equilíbrio. Tomando um outro exemplo, a borboleta saltadora *silver-spotted* (*Hesperia comma*) declinou certamente na Grã-Bretanha, de uma distribuição ampla sobre a maioria de morros calcários em 1900, para 46 ou menos localidades-refúgio (populações locais) em 10 regiões no início da década de 1960 (Thomas e Jones, 1993). As razões prováveis foram mudanças no uso da terra – aumento do emprego do arado em campos não-melhorados e povoamento reduzido com animais domésticos pastadores – e a eliminação virtual de coelhos pela mixomatose, com suas conseqüentes profundas alterações da vegetação. Durante todo esse período de não-equilíbrio, as taxas de extinção local geralmente superaram as de recolonização. Nas décadas de 1970 e 1980, contudo, a reintrodução da pecuária e a recuperação dos coelhos levaram a um aumento do pastejo, e o número de habitats apropriados cresceu outra vez. A recolonização superou a extinção local, mas a expansão de *H. comma* permaneceu lenta, especialmente para locais isola-

raramente os equilíbrios podem ser alcançados

dos dos refúgios da década de 1960. Mesmo no sudeste da Inglaterra, onde a densidade de refúgios foi maior, prevê-se que a abundância da borboleta aumentará apenas lentamente – e permanecerá distante do equilíbrio – por pelo menos 100 anos.

## Resumo

Fizemos a distinção entre dispersão e migração; dentro de dispersão, foi examinada a diferença entre emigração, transferência e imigração.

São descritas diferentes categorias de dispersões ativa e passiva, abordando especialmente a dispersão passiva na chuva de sementes e as estratégias de guerrilha e de infantaria de organismos clonais dispersados.

São explicadas as distribuições ao acaso, regular e agregada, e é enfatizada a importância da escala e da estrutura em mosaico na percepção de tais distribuições, especialmente no contexto do “grão” ambiental. São detalhadas as forças que favorecem e enfraquecem as agregações, incluindo a teoria do rebanho egoísta e a dispersão dependente da densidade.

Descrevemos alguns dos principais padrões de migração em uma gama de escalas – de marés, diária sazonal e intercontinental – incluindo aquelas que voltam repetidamente e as que ocorrem uma só vez.

Examinamos a dormência como uma migração no tempo, tanto em animais (especialmente diapausa) como em vegetais. É enfatizada a importância do fotoperíodo no ritmo da dormência.

A relação entre dispersão e densidade é examinada em detalhe. São explicados os papéis da endogamia e exogamia na

direção das dependências da densidade, incluindo especialmente a importância em evitar a competição entre parentes, por um lado, e as atrações da filopatria, por outro.

Descrevemos uma diversidade de tipos de variação dentro de populações: polimorfismos e diferenças relacionadas ao sexo e à idade.

Voltamos à significância demográfica da dispersão e introduzimos o conceito da metapopulação composta de muitas subpopulações. A dispersão pode ser incorporada à dinâmica de populações e modelada de três maneiras diferentes: (i) uma “ilha” ou abordagem “espacialmente explícita”; (ii) uma abordagem espacialmente explícita que reconhece que as distâncias entre as manchas variam; e (iii) uma abordagem que trata o espaço como contínuo e homogêneo.

Provavelmente, a consequência importante da dispersão para a dinâmica de populações únicas é o efeito regulador da emigração dependente da densidade. Contudo, é relevante também reconhecer a importância, na dinâmica de invasões, dos raros organismos dispersados por longas distâncias.

A teoria de metapopulações se desenvolveu a partir do conceito inicial da mancha habitável não-habitada. Sua origem como um conceito em si mesmo foi o modelo de Levins, que estabeleceu a mensagem mais fundamental: que a metapopulação pode persistir, estável, como resultado do balanço entre extinções e recolonizações aleatórias, ainda que as subpopulações não sejam estáveis.

Como nem todas as populações com distribuição em mosaico são metapopulações, formulamos a pergunta “Quando uma população é uma metapopulação?”, que pode ser particularmente problemática com populações vegetais.

Por fim, exploramos a dinâmica de metapopulações quanto à provável importância de equilíbrios estáveis alternativos.