

Problemas

- 12.5
- 2.1 Suponha que uma população de borboletas está crescendo de acordo com a população logística. Se a capacidade de suporte é de 500 borboletas e $r = 0,1$ indivíduos / (indivíduo · mês), qual é a taxa de crescimento máxima possível para a população?
- 2.2 Para maximizar o rendimento pesqueiro, uma bióloga de pesca procura manter uma população de truta do lago em exatamente 500 indivíduos. Preveja a taxa de crescimento populacional inicial se a população for aumentada com 600 peixes *adicionais*. Assuma que o r da truta é de 0,005 indivíduos / (indivíduo · dia).
- 2.3 Você está estudando uma população de tartarugas com denso-dependência. Ela apresenta as seguintes relações da taxa de natalidade b' e taxa de mortalidade d' com o tamanho da população (N):
- $$b' = 0,10 + 0,03N - 0,0005N^2$$
- $$d' = 0,20 + 0,01N$$
- Represente estas duas funções no mesmo gráfico e discuta a dinâmica populacional da tartaruga. Como é que este modelo difere do modelo logístico simples com funções de natalidade e mortalidade lineares?
- * 2.4 Demonstre que o declínio de uma população acima da sua capacidade de suporte é sempre mais rápido que o aumento correspondente, abaixo da capacidade de suporte. (Ajuda: Represente a população inicial acima da capacidade de suporte como $K + x$). *Porque N no declínio é $> N$ na subida.*
- * 2.5 Ao derivar a equação logística, assumimos que tanto a taxa de natalidade como a de mortalidade eram denso-dependentes. Demonstre que o modelo logístico também se aplica numa situação em que a taxa de natalidade é denso-dependente e a taxa de mortalidade é independente da densidade. Aplique o raciocínio usado nas expressões 2.1 a 2.9.
- * 2.6 As populações tropicais de muitos organismos são sujeitas a variações sazonais de precipitação e disponibilidade de alimentos, mesmo quando as temperaturas são relativamente constantes ao longo do ano. Suponha que um buraco de árvore cheio de água, nos trópicos, tem uma capacidade de suporte de 500 larvas de mosquito. O nível da água no buraco diminui gradualmente ao longo da estação seca, de tal forma que a capacidade de suporte varia sazonalmente entre 250 e 750 larvas. Se a população for de crescimento lento, qual será o tamanho médio da população em longo prazo? Que tipo de flutuações no tamanho populacional você esperaria encontrar? Assuma que $rc \ll 1,0$.

* Problema avançado

CAPÍTULO 3

Crescimento Populacional Estruturado



Apresentação e Previsões do Modelo

CRESCIMENTO EXPONENCIAL COM ESTRUTURA ETÁRIA

No Capítulo 1, apresentamos as taxas de natalidade e mortalidade como valores constantes (b e d) que nos serviram para calcular o r de uma população em crescimento exponencial. O modelo resultante era apropriado para organismos “simples”, tais como bactérias ou protozoários. Mas para muitas plantas e animais, as taxas de natalidade e mortalidade dependem da *idade* do indivíduo.

Por exemplo, um elefante recém-nascido não pode se reproduzir imediatamente, ele precisa crescer durante uma década ou mais, até atingir a maturidade reprodutiva. As taxas de mortalidade também variam com a idade. Sementes, larvas e juvenis costumam ter uma mortalidade mais alta que as classes etárias adultas. As taxas de mortalidade também tendem a ser altas para os indivíduos mais velhos da população, que normalmente são mais vulneráveis à predação, parasitismo e doenças.

A estrutura etária tem o potencial de afetar o crescimento da população. Por exemplo, se uma população consistir apenas de girinos, ela não começará a crescer antes dos girinos se metamorfosearem em rãs e atingirem a maturidade sexual. Em contrapartida, se uma população de macacos tiver apenas indivíduos velhos, na idade pós-reprodutiva, ela diminuirá até a extinção.

Neste capítulo vamos aprender a calcular o r para uma população em que as taxas de natalidade e de mortalidade dependem da idade dos organismos. Em seguida, vamos ilustrar as alterações da estrutura etária que se dão a curto prazo, antes da população estabilizar em um padrão estável de crescimento exponencial. Vamos também considerar brevemente os problemas de estratégia na história de vida – porque a seleção natural tende a favorecer certos padrões de nascimentos e mortes. Finalmente, vamos desenvolver um modelo de crescimento populacional para organismos com histórias de vida complexas, como os corais ou as plantas perenes que não apresentam uma estrutura etária simples.

Para muitos estudantes, a análise de tabelas de vida é um dos tópicos mais confusos da ecologia. Sem dúvida, os cálculos deste capítulo podem ser tediosos; eles requerem o acompanhamento da taxa de mortalidade, da taxa de natalidade e do número de indivíduos para cada classe etária na população. Tenha cuidado com os índices e procure não se confundir com a notação. Lembre-se de que ainda estamos usando um modelo simples de crescimento exponencial num ambiente sem limitação de recursos. Nesse sentido, os conceitos apresentados neste capítulo são exatamente iguais aos do Capítulo 1.

NOTAÇÃO PARA IDADES E CLASSES ETÁRIAS

Para começar nossa análise, precisamos definir uma notação conveniente para acompanhar as diferentes idades e classes etárias da população. Tecnicamente,

estamos modelando uma população com nascimentos e mortes contínuos. No entanto, como vamos classificar os indivíduos em classes etárias discretas, nossos cálculos representarão aproximações ao crescimento contínuo. Existe mais que uma forma de aproximar estas funções contínuas. O formato mais apropriado dependerá do período em que ocorrem os censos da população e do padrão sazonal de nascimentos e mortes.

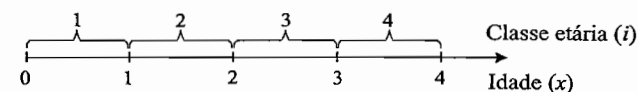


Figura 3.1 Relação entre idade (x) e classe etária (i) nos modelos de crescimento populacional. (Segundo Caswell 2001)

Usaremos a variável x , entre parênteses, para nos referirmos à **idade** de um indivíduo. Para a nossa discussão, as unidades de x serão anos. No entanto, poderíamos utilizar qualquer intervalo de tempo que fosse conveniente – a escolha deve ser baseada no tempo de vida do organismo e no tipo de censo que temos à disposição. Por convenção, dizemos que os recém-nascidos têm idade 0 (e *não* idade 1). Um indivíduo tem idade 0 quando nasce, idade 0,5 aos 6 meses, e idade 1 no seu primeiro aniversário, que é o começo do segundo ano. Usaremos a constante k para designar a última idade da tabela de vida, esta é a idade na qual todos os indivíduos já morreram. Assim, x é um número que varia de 0 até k . O número de idades na tabela de vida depende do intervalo de tempo entre censos e do tempo de vida do organismo.

Alternativamente, podemos designar a idade de um indivíduo pela sua **classe etária**. Um indivíduo na classe i está entre as idades $i - 1$ e i (Figura 3.1). Por exemplo, um indivíduo na terceira classe etária, está entre as idades 2 e 3. Pela mesma razão, um recém-nascido tem idade 0, mas está na primeira classe etária. Se as idades na população vão de 0 a k , as classes etárias vão de 1 a k . Para evitar confusões, as variáveis que designam idade vão indicar a idade entre parênteses, enquanto as variáveis que designam classe etária vão indicar a classe como um índice. Por exemplo, $f(5)$ designa indivíduos de idade 5, enquanto f_5 designa indivíduos da classe etária 5 (aqueles que têm idade entre 4 e 5).*

Existe uma diferença sutil entre idade e classe etária. Numa população em crescimento contínuo, os indivíduos de diferentes idades têm diferentes taxas de natalidade e mortalidade. No entanto, quando agrupamos os indivíduos em diferentes classes etárias, normalmente, vamos juntar na mesma classe indivíduos com idades ligeiramente diferentes. Por exemplo, a primeira classe etária pode incluir tanto os recém-nascidos como os indivíduos que estão quase cumprindo

* NA: A maioria dos manuais de ecologia designa a idade com um índice, mas eu segui a convenção matemática de utilizar os índices das matrizes de classes etárias (ver Caswell 2001).

o primeiro ano de vida. Para efeitos de modelagem, vamos tratar todos estes indivíduos como se fossem idênticos e atribuiremos um único valor de probabilidade de sobrevivência (P) e de coeficiente de fecundidade (F) para todos os indivíduos de uma classe etária.

Podemos analisar nosso modelo demográfico tanto utilizando a notação de idades como a de classes etárias. Vamos seguir a tradição dos manuais de ecologia, utilizando a notação de idades para descrever a análise de tabelas de vida. Todavia, mudaremos para a notação de classes etárias ao descrever o crescimento populacional e a análise de ciclos de vida complexos.

O PERFIL DE FECUNDIDADE [$b(x)$]

O perfil de fecundidade consiste no número médio de descendentes fêmeas produzidos por uma fêmea de determinada idade, por unidade de tempo. O perfil de fecundidade é a coluna de valores representados por $b(x)$ ou $m(x)$, abreviaturas dos termos em inglês para nascimento ou maternidade. Por exemplo, se $b(6) = 3$, uma fêmea de idade 6 dará origem, em média, a 3 descendentes fêmeas. Deste modo, o perfil $b(x)$ indica taxas de fecundidade per capita para as fêmeas.

Tabela 3.1 Exemplo de análise de uma tabela de vida.^a

x	$S(x)$	$b(x)$	$l(x) = \frac{S(x)}{S(0)}$	$g(x) = \frac{l(x+1)}{l(x)}$	$l(x)b(x)$	$l(x)b(x)x$	Estimativa inicial $e^{-rx} l(x)b(x)$	Estimativa corrigida $e^{-rx} l(x)b(x)$
0	500	0	1,0	0,80	0,0	0,0	0,000	0,000
1	400	2	0,8	0,50	1,6	1,6	0,780	0,736
2	200	3	0,4	0,25	1,2	2,4	0,285	0,254
3	50	1	0,1	0,00	0,1	0,3	0,012	0,010
4	0	0	0,0		0,0	0,0	0,000	0,000
					$R_0 = \sum l(x)b(x) = 2,9$ descendentes	$\Sigma = 4,3$	$\Sigma = 1,077$	$\Sigma = 1,000$

$G = \frac{\sum l(x)b(x)x}{\sum l(x)b(x)}$	= 1,483 anos
r (estimado) = $\ln(R_0)/G$	= 0,718 indivíduos / (indivíduo • ano)
Correção adicionada ao r estimado	= 0,058
r (Euler)	= 0,776 indivíduos / (indivíduo • ano)

^a As colunas x , $S(x)$ e $b(x)$ são pré-determinadas. As demais são calculadas a partir destas.

Tecnicamente, deveríamos modelar tanto número de fêmeas como o número de machos, porque freqüentemente os dois sexos têm diferentes perfis de mortalidade. No entanto, contando apenas as fêmeas, podemos modelar o crescimento populacional razoavelmente bem.

Os valores do perfis de fecundidade são números reais não-negativos. Um valor de 0 no perfil de fecundidade significa que os indivíduos da idade indicada não se reproduzem. O perfil de fecundidade dá a reprodução média por fêmea de uma determinada idade, por isso estes valores não têm de ser inteiros e podem até ser menores que 1,0 para idades com muito pouca reprodução.

A Tabela 3.1 apresenta uma tabela de vida hipotética para um organismo que sobrevive até ao final do quarto ano de vida. As idades vão de 0 a 4, e as classes etárias vão de 1 a 4. Utilizaremos os dados da Tabela 3.1 para ilustrar todos os cálculos necessários para uma análise típica de tabela de vida. Se você olhar a coluna $b(x)$ verá que os recém-nascidos não se reproduzem. Organismos com um ano de idade produzem em média 2 descendentes, os de dois anos produzem 3 descendentes e os de três anos produzem 1.

PERFIS DE FECUNDIDADE NA NATUREZA

Que tipo de perfis de fecundidade encontramos na natureza? Na ecologia animal existe a distinção entre reprodução **semelpara** e **iteropara**. A ecologia vegetal tem os termos equivalentes **monocarpia** e **policarpia**. Na reprodução **semelpara** (monocárpica), ou de "big bang", um organismo se reproduz apenas uma vez na vida. Este é o caso do salmão-do-atlântico e de muitas plantas angiospermas de regiões desérticas. O perfil de fecundidade para um organismo semelparo tem zeros em todas as idades exceto na única idade reprodutiva. Na reprodução **iteropara** (policárpica) um indivíduo se reproduz repetidamente ao longo da vida. Isto acontece com vários organismos de vida longa como as tartarugas marinhas e os carvalhos. Os perfis de fecundidade dos organismos iteroparos sempre têm valores diferentes de zero para duas ou mais idades.

Na ecologia de plantas existem os termos **anual** e **perene**, para designar as plantas que completam o seu ciclo de vida numa só estação e as que vivem durante mais do que uma estação. Embora existam muitas exceções, a maioria das plantas anuais são semelparas e a maioria das perenes são iteroparas. Vamos protelar nossa discussão do significado evolutivo destas estratégias reprodutivas. Por enquanto, usaremos um perfil de fecundidade pré-determinado para servir de base ao cálculo da taxa intrínseca de crescimento de uma população.

O PERFIL DE SOBREVIVÊNCIA [$l(x)$]

A fecundidade é só metade da história. O crescimento da população também depende das taxas de mortalidade em diferentes idades. Pode acontecer que cada indivíduo de uma determinada idade produza dúzias de descendentes, mas se

muito poucos indivíduos sobreviverem até essa idade, o efeito dessa reprodução no crescimento populacional vai ser desprezível.

Como podemos obter o perfil de sobrevivência de uma população? Imagine que temos uma coorte de indivíduos que nasceram todos ao mesmo tempo. Vamos seguir essa coorte desde o nascimento até a morte do último indivíduo. À medida que o tempo passa, vamos registrando o número de indivíduos que sobrevivem até ao início de cada novo ano. Estes dados podem ser representados numa coluna de números, $S(x)$, que designa a **sobrevivência da coorte**. A Tabela 3.1 mostra alguns dados de coorte referentes à nossa tabela de vida hipotética. Começamos com 500 indivíduos no momento do nascimento e quando chegamos ao início do quinto ano, todos os indivíduos morreram.

Os dados brutos da coluna $S(x)$ precisam ser convertidos em um **perfil de sobrevivência**, chamado de $l(x)$, onde o l designa *life table*, o termo em inglês para “tabela de vida”. A quantia $l(x)$ é definida como a proporção da coorte que sobrevive até atingir a idade x . Da mesma forma, podemos considerar $l(x)$ em termos da sobrevivência de um indivíduo. $l(x)$ é a **probabilidade de um indivíduo sobreviver desde o nascimento até à idade x** . Para calcular $l(x)$, divida o número de sobreviventes na idade x , $[S(x)]$, pelo tamanho original da coorte $[S(0)]$:

$$l(x) = \frac{S(x)}{S(0)} \quad \text{Equação 3.1}$$

O primeiro elemento da coluna $l(x)$ é $l(0)$. Ele representa a sobrevivência da coorte ao nascimento. Por definição, todos os indivíduos da coorte “sobrevivem” até o início, daí o valor de $l(0)$ ser sempre 1,0 [$l(0) = S(0)/S(0) = 1,0$]. O último elemento da coluna $l(x)$ é $l(k)$. Ele diz respeito à primeira idade que nenhum dos indivíduos da coorte atinge: $l(k)$ é sempre igual a 0,0 [$l(k) = 0,0/S(0) = 0,0$]. Entre estes extremos, $l(x)$ diminui à medida que os indivíduos da coorte envelhecem e morrem. Assim, a coluna $l(x)$ é um conjunto de números reais decrescentes de 1,0 até 0,0.

Na Tabela 3.1, o tamanho original da coorte era de 500 indivíduos, por isto vamos calcular $l(x)$ dividindo cada observação por 500. Repare que 80% da coorte inicial sobrevive até à idade 1 [$l(1) = 0,80$], mas apenas 10% atingem a idade 3 [$l(3) = 0,10$]. Estes 10% acabam por morrer entre as idades 3 e 4, de maneira que $l(4) = 0,0$; nenhum dos indivíduos atinge a idade 4. Quando você calcular $l(x)$ com base em dados brutos de sobrevivência, tenha o cuidado de dividir todos os elementos pelo tamanho original da coorte $[S(0)]$. Não cometa o engano freqüente de dividir $S(x)$ por outros valores na tabela de vida. Na próxima seção, vamos calcular probabilidades de sobrevivência específicas para cada idade, caso em que usaremos valores consecutivos de $S(x)$. No cálculo de $l(x)$, todavia, divida sempre por $S(0)$.

PROBABILIDADE DE SOBREVIVÊNCIA [$g(x)$]

O perfil de sobrevivência $l(x)$ dá a probabilidade de sobrevivência desde o nascimento até à idade x . Para comparar a sobrevivência de diferentes idades diretamente, precisamos obter a probabilidade de sobrevivência da idade x até à idade $x + 1$, *dado que* o indivíduo já sobreviveu até à idade x . A **probabilidade de sobrevivência $g(x)$ é a probabilidade de um indivíduo de idade x sobreviver até à idade $x + 1$** :

$$g(x) = \frac{l(x+1)}{l(x)} \quad \text{Equação 3.2}$$

Pela Tabela 3.1, *por exemplo*, a **probabilidade de um recém-nascido sobreviver ao seu primeiro ano e atingir a idade 1 é $g(0) = 0,8 / 1,0 = 0,8$** . Então, a chance de um recém-nascido ainda estar vivo na idade 1 é de 80%. Se pensarmos em termos de análise de coortes, 80% dos recém-nascidos chegarão até à idade 1. Em contraste, a probabilidade de sobrevivência entre as idades 1 e 2 [$g(1)$] é $(0,4 / 0,8) = 0,5$. Embora o perfil $l(x)$ nunca aumente com a idade, o perfil $g(x)$ pode aumentar ou diminuir. Como veremos na próxima seção, a forma como a probabilidade de sobrevivência varia com a idade é um importante componente da história de vida dos organismos.

PERFIS DE SOBREVIVÊNCIA NA NATUREZA

Que tipos de perfis de sobrevivência podem ser observados na natureza? Existem três padrões básicos. Podemos representá-los em um gráfico com o logaritmo de $l(x)$ no eixo dos y e com a idade no eixo dos x . Juntando os pontos deste gráfico formamos uma curva de sobrevivência. A inclinação desta curva é $\ln[g(x)]$, em qualquer ponto do gráfico. Deste modo, se a curva de sobrevivência for uma linha reta, a probabilidade de sobrevivência será constante para todas as idades.

A Figura 3.2 ilustra os três tipos de curvas. A **curva de sobrevivência tipo I** tem alta sobrevivência para as idades jovens e intermédias, seguida de uma diminuição brusca da sobrevivência quando os indivíduos se aproximam do tempo de vida máximo. Este é o caso dos humanos e de outros mamíferos que investem substancialmente em cuidados parentais, assegurando alta sobrevivência para as classes etárias jovens.

O padrão oposto, e mais comum, é a **curva de sobrevivência tipo III**. Neste caso, a sobrevivência é muito baixa para as classes etárias jovens, mas muito mais alta para os indivíduos mais velhos. Isto se aplica, por exemplo, a insetos, invertebrados marinhos e plantas angiospermas. Estes organismos podem produzir centenas ou milhares de ovos, larvas ou sementes, a maioria dos quais acaba por morrer. No entanto, o pequeno número de indivíduos que consegue passar por este estágio vulnerável atinge uma sobrevivência relativamente mais alta nos anos posteriores.

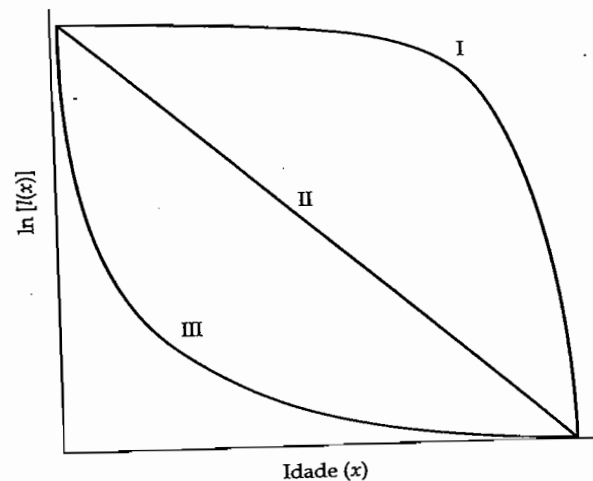


Figura 3.2 Curvas de sobrevivência tipo I, II e III. Note a transformação logarítmica no eixo dos y.

Finalmente, a **curva de sobrevivência tipo II** é um meio termo entre os outros dois tipos. Sendo representado por uma linha reta num gráfico logarítmico, o perfil de sobrevivência tipo II apresenta mortalidade constante ao longo da vida. Poucos organismos têm uma verdadeira curva do tipo II, porque é difícil que a probabilidade de morrer se mantenha constante à medida que o indivíduo envelhece. Algumas aves têm uma curva deste tipo durante a maior parte da vida, mas nos estádios mais vulneráveis de ovo e ninhego, a curva de mortalidade fica um pouco mais acentuada.

Os perfis $l(x)$ e $b(x)$ estão na base de todos os nossos cálculos de tabela de vida. Lembre-se sempre de que estes perfis provêm de dados independentes sobre a mortalidade e a natalidade. O perfil $l(x)$ resulta do acompanhamento da sobrevivência numa coorte de indivíduos. Ele nos informa apenas sobre a chance dos indivíduos sobreviverem até uma certa idade – não dá nenhuma informação sobre a reprodução. O perfil $b(x)$, em contrapartida, nos dá a taxa de natalidade per capita para fêmeas de diferentes idades – ele não dá nenhuma informação sobre quantas fêmeas realmente sobrevivem até cada uma das idades. Sabendo os perfis $l(x)$ e $b(x)$, podemos calcular a taxa intrínseca de crescimento, como veremos na próxima seção. Ao trabalhar com os perfis $l(x)$ e $b(x)$, tome muito cuidado com a notação. Lembre-se de que a coluna $l(x)$ dá a sobrevivência até à idade x , enquanto o perfil $b(x)$ dá a taxa de natalidade per capita das fêmeas com idade x .

CALCULANDO A TAXA LÍQUIDA DE REPRODUÇÃO (R_0)

Para obter o r a partir dos perfis $l(x)$ e $b(x)$, precisamos calcular primeiro outros dois números, a taxa líquida de reprodução (R_0) e o tempo de geração (G). Estes números são parte de uma receita para estimar o r , mas para além disso, eles fornecem informação relevante acerca da população com estrutura etária. A taxa líquida de reprodução, R_0 , é definida como o número médio de fêmeas produzidas por cada fêmea ao longo de toda a sua vida. Para calcular o R_0 , multiplique cada valor de $l(x)$ pelo valor correspondente de $b(x)$ e some estes produtos para todas as idades:

$$R_0 = \sum_{x=0}^{\infty} l(x)b(x) \quad \text{Equação 3.3}$$

O R_0 é expresso em número de descendentes. A taxa líquida de reprodução representa o potencial reprodutivo de uma fêmea durante toda a sua vida, ajustado pelo perfis de sobrevivência. Suponha que não existe mortalidade na população, até as fêmeas atingirem a idade máxima. Isto implicaria em $l(x) = 1,0$ para todas as idades exceto a última. Neste caso, a Equação 3.3 se limitaria a adicionar a produção de descendentes ao longo da vida – dando a taxa reprodutiva bruta. No entanto, na maioria das populações, a mortalidade em cada classe etária reduz a contribuição potencial de descendentes para a próxima geração. Assim, a taxa líquida de reprodução é a produção de descendentes descontada pela mortalidade. Para os perfis de fecundidade e sobrevivência da Tabela 3.1, $R_0 = 2,9$ descendentes.

Se R_0 é maior que 1,0, haverá um ganho líquido de indivíduos em cada geração e a população crescerá exponencialmente. Se R_0 é menor que 1,0, a mortalidade será tão alta que a população não conseguirá se substituir no tempo e acabará diminuindo até a extinção. Finalmente, se $R_0 = 1,0$, a produção de descendentes em cada geração será compensada exatamente pela mortalidade, e o tamanho da população não mudará.

Esta descrição do R_0 é muito similar à descrição do λ , a taxa de incremento finita, no modelo de crescimento exponencial (ver Capítulo 1). Na verdade, você poderia pensar que $r = \ln(R_0)$, porque nas populações sem estrutura etária $r = \ln(\lambda)$. No entanto, λ mede a taxa de crescimento em função do tempo absoluto, enquanto R_0 mede o crescimento em função do tempo de geração. Por isto, para calcular o r , precisamos ajustar R_0 à escala do tempo de geração.

CALCULANDO O TEMPO DE GERAÇÃO (G)

Em populações com crescimento contínuo, o tempo de geração é um conceito escorregadio. Imagine que seguimos uma coorte a partir do nascimento e registramos todos os descendentes que ela produziu. Uma definição do tempo de ge-

R é expresso em crescimento / geração
 λ é expresso em tempo / ano

ração é a "média das idades" dos progenitores de todos os descendentes produzidos por uma coorte (Caughley 1977). Isto se calcula como:

$$G = \frac{\sum_{x=0}^{\infty} l(x)b(x)}{\sum_{x=0}^{\infty} l(x)} \quad \text{Equação 3.4}$$

As unidades de $l(x)$ e $b(x)$ no numerador e no denominador se cancelam, resultando numa resposta em unidades de tempo (x). Na Equação 3.4, o numerador será sempre maior que o denominador, exceto se os recém-nascidos tiverem uma fecundidade alta ($b(0) \gg 0$). Conseqüentemente, em condições normais, as populações com estrutura etária terão um tempo de geração maior que 1,0. Para os dados da Tabela 3.1, $G = 1,483$ anos.

CALCULANDO A TAXA INTRÍNSECA DE CRESCIMENTO (r)

Podemos usar a equação do crescimento exponencial para obter r em termos de R_0 e G (Mertz 1970). Imagine uma população crescendo exponencialmente por um tempo G :

$$N_G = N_0 e^{rG} \quad \text{Expressão 3.1}$$

Dividindo ambos os lados por N_0 obtemos:

isto que não entendi porque $\frac{N_G}{N_0} = R_0$ então!

$$\frac{N_G}{N_0} = e^{rG} \quad \text{Expressão 3.2}$$

O quociente do lado esquerdo da expressão é uma aproximação da taxa líquida de reprodução, R_0 :

$$R_0 \approx e^{rG} \quad \text{Expressão 3.4}$$

Rearranjando a Expressão 3.4, temos uma aproximação de r :

$$r = \frac{\ln(R_0)}{G} \quad \text{Equação 3.5}$$

Assim, a taxa de crescimento populacional é mais lenta para organismos com tempos de geração mais longos. Ainda com base nos dados da Tabela 3.1, a estimativa de r é de 0,718 indivíduos / (indivíduo · ano).

$\frac{2,2}{1,0} = 2,2$

O resultado da Equação 3.5 é só uma aproximação, embora costume ficar a 10% do valor certo (Stearns 1992). Para obter uma solução exata para o r , você precisa resolver esta equação:

$$1 = \sum_{x=0}^{\infty} e^{-r l(x)} b(x) \quad \text{Equação 3.6}$$

A Equação 3.6 é uma adaptação da equação de Euler (pronuncia-se "oiler"), batizada em honra ao matemático Suíço Leonhard Euler (1707-1783), que a desenvolveu nas suas análises de demografia humana. Mais adiante neste capítulo, mostraremos a derivação da equação de Euler. Por enquanto, vamos apenas usar a Equação 3.6 como uma fórmula para determinar o valor de r com exatidão.

Como conhecemos os perfis $l(x)$ e $b(x)$, a única incógnita da Equação 3.6 é o r . Infelizmente, não há maneira de resolver esta equação, a não ser inserindo diferentes valores de r e ajustando a estimativa para cima ou para baixo, até que o lado direito da equação fique igual a 1. A estimativa de r pela Equação 3.5 é um bom ponto de partida. Com os dados da Tabela 3.1, ao substituir $r = 0,718$ na Equação 3.6, obtemos uma soma de 1,077. Este resultado indica que a nossa estimativa inicial de r era muito baixa. Como estamos somando com um expoente negativo de r , um valor de r mais alto resultará numa soma menor. Tentando outros valores, concluímos que um r de 0,776 fica suficientemente próximo da solução da equação de Euler.

Verificar milhas

DESCREVENDO A ESTRUTURA ETÁRIA DA POPULAÇÃO

Depois de calcular o r com base nos perfis de fecundidade e sobrevivência, podemos fazer previsões do tamanho populacional utilizando qualquer uma das equações de crescimento exponencial do Capítulo 1. Mas também estamos interessados em conhecer o número de indivíduos em cada classe etária da população. Para isso precisamos mudar a nossa notação de idades para classes etárias.

Vamos usar $n_i(t)$ para indicar o número de indivíduos na classe etária i no tempo t . Por exemplo, se $n_1(3) = 50$, no terceiro intervalo de tempo existem 50 indivíduos na primeira classe etária. Como existem k classes etárias na população, a estrutura etária no tempo t será expressa por um vetor de abundâncias. Designaremos este vetor com um n minúsculo, negrito:

$$\mathbf{n}(t) = \begin{pmatrix} n_1(t) \\ n_2(t) \\ \vdots \\ n_k(t) \end{pmatrix} \quad \text{Expressão 3.5}$$

Por exemplo, após cinco anos de crescimento, o vetor da população na Tabela 3.1 poderia ser:

$$n(5) = \begin{pmatrix} 600 \\ 270 \\ 100 \\ 50 \end{pmatrix} \quad \text{Expressão 3.6}$$

TRANSFERÊNCIA DE CLASSE

Neste caso, existiriam 600 indivíduos na primeira classe etária, mas apenas 50 na classe etária terminal (classe 4). Usando a informação dos perfis de mortalidade e fertilidade, podemos prever como a estrutura etária da população muda de $[n(t)]$ para $[n(t+1)]$, dois períodos de tempo consecutivos.

A descrição da população em termos de estrutura etária nos obriga a mudar nosso raciocínio de idades para classes etárias. Primeiro, precisamos obter **probabilidades de sobrevivência** P_i para cada classe etária. Estas probabilidades representam a chance de um indivíduo na classe i sobreviver até à classe $i + 1$. Em seguida, precisamos calcular **fertilidades** F_i para cada classe etária. Estas fertilidades representam o número médio de descendentes produzidos por um indivíduo na classe i . Claramente, as fertilidades e probabilidades de sobrevivência para os indivíduos de diferentes classes etárias se relacionam com os perfis $b(x)$ e $l(x)$ para indivíduos de diferentes idades.

No entanto, a conversão destes valores é complicada; ela depende dos momentos em que ocorrem os nascimentos e as mortes dentro da classe etária (Caswell 2001). Neste livro, vamos assumir um simples **modelo de nascimentos em pulso**, onde os indivíduos produzem todos os seus descendentes no dia em que entram numa nova classe etária. Vamos também assumir um **censo pós-reprodutivo**, em que os indivíduos são contados a cada ano, logo após a reprodução.

Estes pressupostos simplificam bastante os cálculos de P_i e F_i . Um modelo de nascimentos em fluxo, onde os indivíduos se reproduzem continuamente ao longo da sua passagem pela classe etária, exigiria cálculos mais complicados. Recorde sempre que as estimativas do crescimento populacional dependem de como você organiza o seu modelo de classes etárias. Também pode acontecer que a estimativa do crescimento populacional não corresponda exatamente ao valor obtido pela equação de Euler. Assim que tivermos as fertilidades e probabilidades de sobrevivência para cada classe etária, vamos utilizá-las para calcular como a estrutura populacional muda ao longo do tempo.

CALCULANDO PROBABILIDADES DE SOBREVIVÊNCIA PARA CLASSES ETÁRIAS (P_i)

Para um modelo de nascimentos em pulso com um censo pós-reprodutivo, a probabilidade de um indivíduo da classe i sobreviver até à classe $i + 1$ é:

$\frac{50}{100} = \frac{50}{100} = 0.5$

NÃO SEI A COMPARAÇÃO?
 $P = \frac{l(t)}{l(t-1)}$

Equação 3.7

Esta equação lembra o cálculo das probabilidades de sobrevivência por idade $g(x)$ (Equação 3.2), no entanto, note a mudança de notação ao passar para um modelo de classes etárias. Usando a Equação 3.7 é fácil calcular a mudança do número de indivíduos numa determinada classe etária entre dois períodos consecutivos:

$$n_{i+1}(t+1) = P_i n_i(t) \quad \text{Equação 3.8}$$

A Equação 3.8 diz que o número de indivíduos numa determinada classe etária no próximo intervalo de tempo $[n_{i+1}(t+1)]$ é igual ao número de indivíduos presentemente na classe etária anterior $[n_i(t)]$ multiplicado pela probabilidade de sobrevivência dessa classe etária (P_i). Assim, a probabilidade de sobrevivência controla a taxa a que os indivíduos se "graduam" de cada classe etária para a classe etária subsequente.

CALCULANDO FERTILIDADES PARA CLASSES ETÁRIAS (F_i)

A Equação 3.8 funciona para todas as classes etárias exceto a primeira. O número de indivíduos na primeira classe etária depende da reprodução em todas as classes etárias. Nós definimos a fertilidade da classe etária i como:

$$F_i = b(i)P_i \quad \text{Equação 3.9}$$

A Equação 3.9 diz que a fertilidade de uma classe etária é igual ao número de descendentes produzidos, descontada pela probabilidade de sobrevivência dos indivíduos dessa classe. O desconto é importante, porque, só sobrevivendo através da classe etária é que os indivíduos podem se reproduzir e seus descendentes podem ser contados.

Uma vez conhecendo F_i para cada classe etária, multiplicamos estas fertilidades pelo número de indivíduos em cada classe. Em seguida, somamos estes produtos para todas as classes etárias e calculamos o número de novos descendentes:

$$n_1(t+1) = \sum_{i=1}^k F_i n_i(t) \quad \text{Equação 3.10}$$

Tendo derivado os coeficientes de fertilidade e sobrevivência para cada classe etária a partir dos perfis $l(x)$ e $b(x)$, podemos calcular o número de indivíduos em cada classe etária num determinado intervalo de tempo. Para uma população com quatro classes etárias, teríamos:

$$\begin{aligned}
 n_1(t+1) &= F_1 n_1(t) + F_2 n_2(t) + F_3 n_3(t) + F_4 n_4(t) \\
 n_2(t+1) &= P_1 n_1(t) \\
 n_3(t+1) &= P_2 n_2(t) \\
 n_4(t+1) &= P_3 n_3(t)
 \end{aligned}$$

Expressão 3.7

Na próxima seção vamos expressar estas alterações sob a forma de uma matriz.

A MATRIZ DE LESLIE

Podemos representar o crescimento de uma população com estrutura etária através de uma matriz. A **matriz de Leslie**, assim chamada em homenagem ao biólogo de populações Patrick H. Leslie, descreve as alterações do tamanho de uma população devidas à mortalidade e à reprodução (Leslie 1945). Se tivermos k classes etárias, a matriz de Leslie será uma matriz quadrada de dimensões $k \times k$. Ela sempre toma a seguinte forma:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} F_1 & F_2 & F_3 & F_4 \\ P_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_3 & 0 \end{bmatrix}$$

Expressão 3.8

As colunas da matriz de Leslie representam a idade no tempo t e as linhas representam a idade no tempo $t + 1$. Cada elemento da matriz indica uma transição, ou uma mudança, no número de indivíduos de uma classe para a outra. Na matriz de Leslie, as fertilidades estão sempre na primeira linha; elas representam os recém-nascidos contribuídos pela reprodução em cada classe etária. As probabilidades de sobrevivência estão sempre na subdiagonal. Elas representam transições de uma classe etária para a próxima. Todos os outros elementos da matriz de Leslie são zero porque não existem outras transições possíveis. Os indivíduos não podem permanecer na mesma classe etária de um ano para o outro, por isso os elementos da diagonal são iguais a zero. Da mesma forma, os indivíduos não podem pular nem regredir de classe etária, por isso os restantes elementos da matriz são zero.

O motivo para usar o formato matricial é que agora podemos descrever o crescimento populacional como uma simples multiplicação de matrizes:

$$\mathbf{n}(t+1) = \mathbf{A} \mathbf{n}(t)$$

Equação 3.11

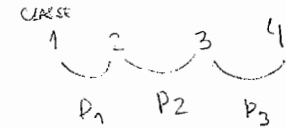
Em outras palavras, o vetor da população no próximo intervalo de tempo $[\mathbf{n}(t+1)]$ é igual à matriz de Leslie (\mathbf{A}) multiplicada pelo vetor da população presente $[\mathbf{n}(t)]$. Empregamos as regras da álgebra de matrizes para calcular as mudanças de abundância de cada classe etária – de forma equivalente aos cálculos da Expressão 3.7. Para quem já estudou álgebra de matrizes, λ é o valor próprio da matriz de Leslie. Agora que convertemos a tabela de vida baseada em idades para uma matriz de Leslie baseada em classes etárias, temos tudo o que é necessário para ver como a estrutura etária muda com o crescimento populacional.

Tabela 3.2 Cálculo das fertilidades e probabilidades de sobrevivência por idade para a matriz de Leslie. Dados da Tabela 3.1. Repare como a primeira coluna da tabela fica em branco para P_i e F_i , porque a contagem das classes etárias começa em 1 e não em 0.

x	i	$l(x)$	$b(x)$	$P_i = \frac{l(i)}{l(i-1)}$	$F_i = b(i)P(i)$
500	0	1,0	0	0,80	1,60
400	1	0,8	2	0,50	1,50
200	2	0,4	3	0,25	0,25
50	3	0,1	4	0,00	0,00
0	4	0	0		

A matriz de Leslie resultante é:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 1,6 & 1,5 & 0,25 & 0 \\ 0,8 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0,25 & 0 \end{bmatrix}$$



DISTRIBUIÇÕES ETÁRIAS ESTÁVEIS E ESTACIONÁRIAS

A Tabela 3.2 converte os dados de tabela de vida na Tabela 3.1 em uma matriz de Leslie. Vamos usar esta matriz de Leslie para comparar o crescimento de duas populações hipotéticas. Uma delas tem 50 indivíduos em cada classe etária, a outra tem 200 recém-nascidos, mas nenhum indivíduo em nenhuma das outras classes. A Figura 3.3 mostra o número de indivíduos em cada classe etária ao longo do tempo. Pode ver que, inicialmente, os gráficos das duas populações têm uma aparência bem diferente, mostrando como as diferentes classes etárias mudam nas fases iniciais do crescimento. Em particular, você pode ver como a

população de 200 recém-nascidos é dominada por essa única classe etária, que virá a passar pelas classes etárias mais velhas como uma coorte. No entanto, passados uns 6 intervalos de tempo, as populações convergem na mesma estrutura etária – ambas têm o mesmo número relativo de indivíduos em cada classe, com os recém-nascidos sendo os mais comuns e os indivíduos mais velhos sendo os mais raros. Estas proporções se mantêm enquanto o número de indivíduos em todas as classes aumenta exponencialmente.

Estes gráficos ilustram uma propriedade importante das populações com estrutura etária. Para a maioria das tabelas de vida, se uma população está crescendo com taxas de natalidade e mortalidade constantes, ela convergirá rapidamente

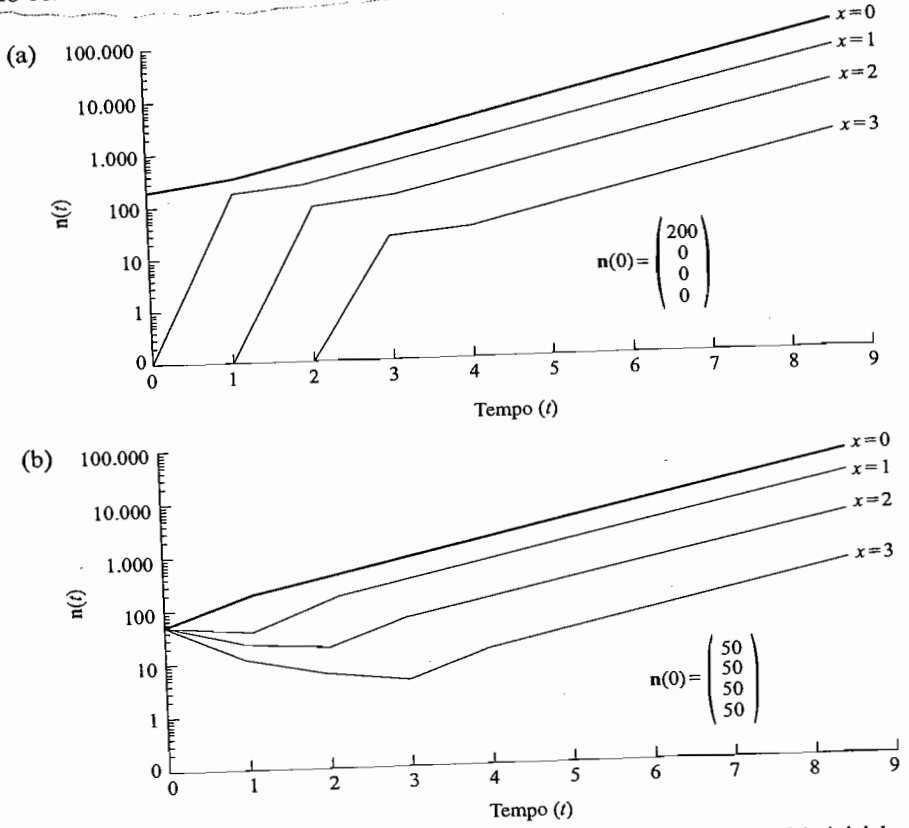


Figura 3.3 Distribuições etárias estáveis, mostrando os efeitos da estrutura etária inicial sobre o crescimento populacional. Cada linha representa uma classe etária diferente, crescendo de acordo com os perfis de fertilidade e sobrevivência da Tabela 3.1. Em (a), a distribuição etária inicial era de 200 recém-nascidos. Em (b), a distribuição era de 50 indivíduos em cada classe etária. Após algumas flutuações iniciais, as duas populações convergiram para a mesma distribuição etária estável. Na escala logarítmica, a linha reta para cada classe etária indica crescimento exponencial.

para uma distribuição etária estável, independentemente da sua estrutura etária inicial. Na distribuição etária estável, os números relativos de indivíduos em cada classe etária permanecem constantes. Repare que os números absolutos aumentarão exponencialmente, como mostram as curvas de crescimento populacional lineares na escala logarítmica da Figura 3.3. A distribuição etária estacionária é um caso particular da distribuição etária estável. Numa distribuição etária estacionária $r = 0$, por isso tanto os números relativos como os números absolutos em cada classe etária permanecerão constantes.

Quais são as proporções relativas nas diferentes idades uma vez que se atinge a distribuição etária estável? A proporção da população representada por cada idade é apenas o número nessa idade dividido pelo tamanho total da população. Este quociente é (Mertz 1970):

$$c(x) = \frac{e^{-rx} l(x)}{\sum_{x=0}^k e^{-rx} l(x)} \quad \text{Equação 3.12}$$

Uma vez calculado o r a partir dos perfis $l(x)$ e $b(x)$, podemos usar a Equação 3.12 para determinar a estrutura etária estável. Os cálculos estão ilustrados na Tabela 3.3. Numa distribuição etária estável, os recém-nascidos são a idade mais comum, e a idade mais velha é a mais rara. Na maioria dos casos, quanto maior é o r , maior é a proporção da população representada por recém-nascidos e indivíduos jovens. Para a solução de álgebra de matrizes, a distribuição etária estável é o vetor próprio à direita da Matriz de Leslie.

Os cálculos de crescimento populacional baseados na matriz de Leslie também podem ser usados para confirmar o cálculo de r . A Tabela 3.4 mostra alguns dados crus de estrutura etária e tamanho da população da Figura 3.3a. Para quaisquer dois intervalos de tempo consecutivos, a razão do tamanho populacional presente pelo tamanho populacional anterior é uma medida de λ , a taxa de incremento finita. A última coluna da Tabela 3.4 dá o logaritmo natural desta razão, que é o r .

Tabela 3.3 Cálculo da distribuição etária estável e da distribuição do valor reprodutivo.^a

x	l(x)	b(x)	Distribuição etária estável		Distribuição do valor reprodutivo			v(x)
			$l(x)e^{-rx}$	c(x)	$e^{-rx} l(x)$	$e^{-rx} l(y)b(y)$	$\bullet e^{-rx} l(y)b(y)$	
0	1,0	0	1,000	0,684	1,000	0,000	1,000	1,000
1	0,8	2	0,368	0,252	2,716	0,736	1,000	2,717
2	0,4	3	0,085	0,058	11,802	0,254	0,264	0,118
3	0,1	1	0,010	0,007	102,574	0,010	0,010	0,000
			$\bullet = 1,463$					1,026

^aEstes cálculos usam $r = 0,776$, baseado na solução da equação de Euler, na Tabela 3.1.

Tabela 3.4 Estimando r a partir da matriz de Leslie.^a

Tempo (t)	$n_0(t)$	$n_1(t)$	$n_2(t)$	$n_3(t)$	$n_{total}(t)$	$\lambda = \frac{n_{total}(t)}{n_{total}(t-1)}$	$r = \ln(\lambda)$
0	200	0	0	0	200		
1	320	160	0	0	480	2,4	0,875
2	752	256	80	0	1088	2,267	0,818
6	16.549	6091	1402	161	24.203	2,173	0,776
7	35.965	13.239	3045	351	52.600	2,173	0,776
8	78.165	28.772	6620	761	114.318	2,173	0,776

^a Os dados provêm de diferentes intervalos de tempo na Figura 3.3a. As frações referentes a n nas diferentes classes etárias foram arredondadas para o número inteiro mais próximo.

Depois de 6 ou 7 intervalos de tempo, o modelo atinge a distribuição etária estável e a estimativa de r é 0,776, que coincide com o valor calculado pela equação de Euler na Tabela 3.1.

Pressupostos do Modelo

Apesar dos cálculos extensos, o modelo que aqui apresentamos partilha os pressupostos básicos do modelo de crescimento exponencial simples que derivamos no Capítulo 1. Em outras palavras, assumimos uma população fechada, a ausência de estrutura genética, e a ausência de retardos. No modelo exponencial simples, assumimos que b e d eram constantes - eles não variavam com o tempo ou com a densidade populacional. No modelo com estrutura etária, assumimos que os perfis l(x) e b(x) são constantes. Tal como antes, se cada classe tem taxas de natalidade e mortalidade constantes independentemente do tamanho da população, então, os recursos têm de ser ilimitados.

Adicionalmente, se usarmos o valor de r da equação de Euler para prever o crescimento populacional, teremos também de assumir que a população atingiu a distribuição etária estável. Um último ponto é que descrevemos o perfil l(x) com base numa análise de coorte, onde seguimos o destino de uma coorte ao longo do tempo. Esta tabela de vida horizontal, ou de coorte é o método mais simples para obter um perfil l(x), mas ela assume que as taxas de mortalidade permanecem constantes durante o tempo em que a coorte é seguida. Um mé-

estima a sobrevivência por idade medido de coorte a t

todo mais confiável é o de medir diretamente as taxas de mortalidade a curto prazo em cada classe etária. Finalmente, podemos fazer um corte transversal da população num dado momento no tempo e estimar as taxas de mortalidade a partir dos tamanhos relativos das classes etárias consecutivas. Esta tabela de vida vertical, ou estática é bem menos confiável que a horizontal e assume que a população já atingiu uma distribuição etária estacionária. As taxas de mortalidade e natalidade podem ser extremamente difíceis de medir no campo. Com frequência, temos de recorrer a uma variedade de métodos para juntar os dados necessários para uma tabela de vida.

Variações do Modelo

DERIVAÇÃO DA EQUAÇÃO DE EULER

A equação de Euler está na base da demografia da estrutura etária, por isso é importante entender como ela é derivada. O essencial na equação de Euler é reconhecer a relação entre o número de nascimentos no presente e o número de nascimentos num determinado momento do passado (Roughgarden 1979). O número de nascimentos no presente, B(t), é simplesmente a soma do número de nascimentos de progenitores de todas as idades:

$$B(t) = \sum_{x=0}^k (\text{nascimentos de progenitores de idade } x) \quad \text{Expressão 3.9}$$

Se permitirmos que os intervalos entre idades sejam infinitamente pequenos, podemos expressar a mesma quantidade através de um integral:

$$B(t) = \int_0^k (\text{nascimentos de progenitores de idade } x) dx \quad \text{Expressão 3.10}$$

O número de nascimentos de progenitores de idade x é o produto do número de indivíduos nascidos no tempo t - x, pelos descendentes que eles produzem [b(x)] e pela sua probabilidade de sobreviver até à idade x [l(x)]:

$$B(t) = \int_0^k B(t-x) l(x) b(x) dx \quad \text{Expressão 3.11}$$

Recorde que o número de nascimentos vem de uma população que está aumentando exponencialmente. Tomando C como um tamanho inicial arbitrário da população, temos:

$$B(t) = Ce^{rt} \quad \text{Expressão 3.12}$$

Substituindo isto na Expressão 3.11, obtemos:

$$Ce^r = \int_0^k Ce^{r(t-x)} l(x) b(x) dx \quad \text{Expressão 3.13}$$

Finalmente, se dividirmos ambos os lados da Expressão 3.13 por Ce^r , temos a equação de Euler:

$$1 = \int_0^k e^{-rx} l(x) b(x) dx \quad \text{Equação 3.13}$$

Como vimos anteriormente, a equação equivalente em tempo discreto é:

$$1 = \sum_{x=0}^k e^{-rx} l(x) b(x) \quad \text{Equação 3.14}$$

VALOR REPRODUTIVO

Tendo a equação de Euler, podemos utilizar a tabela de vida para calcular outra estatística útil – o **valor reprodutivo** de cada idade (Fisher 1930). O valor reprodutivo é o número relativo de descendentes que virá a ser produzido por indivíduos de uma certa idade. Você poderia pensar que um indivíduo recém-nascido teria o valor reprodutivo máximo porque ele ainda não produziu nenhum descendente. No entanto, o seu valor reprodutivo é descontado pelo fato de ele poder morrer antes de atingir o tempo de vida máximo e assim, não produzir todos os potenciais descendentes. Digamos que $v(x)$ é o valor reprodutivo de um indivíduo de idade x . Podemos definir o valor reprodutivo como a seguinte razão entre números de indivíduos numa distribuição etária estável (Wilson and Bossert 1971):

$$v(x) = \frac{\text{número de descendentes produzidos por indivíduos de idade } x \text{ ou mais velhos}}{\text{número de indivíduos de idade } x} \quad \text{Expressão 3.14}$$

Podemos usar a equação de Euler para encontrar os valores do numerador e do denominador. Para o numerador, adicionamos os termos da equação de Euler da idade presente para o futuro:

$$\text{Produção de descendentes} = \int_x^k e^{-ry} l(y) b(y) dy \quad \text{Expressão 3.15}$$

Para o denominador, o número de indivíduos na idade x é o número de indivíduos que nasceu x tempo atrás, multiplicado pela probabilidade de sobreviver até à idade x . Assim:

$$\text{Número na idade } x = e^{-rx} l(x) \quad \text{Expressão 3.16}$$

Substituindo as Expressões 3.15 e 3.16 na 3.17, obtemos:

$$v(x) = \frac{\int_x^k e^{-ry} l(y) b(y) dy}{e^{-rx} l(x)} \quad \text{Expressão 3.17}$$

Rearranjando o lado direito, chegamos a uma fórmula para o valor reprodutivo:

$$v(x) = \frac{e^r}{l(x)} \int_x^k e^{-ry} l(y) b(y) dy \quad \text{Equação 3.15}$$

A versão da Equação 3.15 em tempo discreto nos permite usar os perfis $l(x)$ e $b(x)$ para calcular o valor reprodutivo de indivíduos na idade x :

$$v(x) = \frac{e^r}{l(x)} \sum_{y=x+1}^k e^{-ry} l(y) b(y) \quad \text{Equação 3.16*}$$

Na solução de álgebra de matrizes, o vetor próprio à esquerda da matriz de Leslie é o vetor de valores reprodutivos. Pela Equação 3.15, o valor reprodutivo dos recém-nascidos é sempre igual a 1,0 ($v(0) = 1,0$). Assim, o valor reprodutivo é medido relativamente ao valor da primeira idade. Por exemplo, se $v(3) = 2,0$, um indivíduo de idade 3 produzirá, durante o resto da sua vida, aproximadamente duas vezes mais descendentes do que um recém-nascido. Os valores reprodutivos refletem a sobrevivência de um indivíduo até à sua idade atual, a sua sobrevivência e reprodução em idades futuras, e a magnitude do r . Normalmente, o valor reprodutivo atinge o máximo na idade da primeira reprodução ou próximo dela, depois ele diminui rapidamente à medida que o indivíduo envelhece. Para os dados da Tabela 3.1, o valor reprodutivo é máximo para os indivíduos de idade 0 (Tabela 3.3).

*NA: Muito cuidado com a notação nesta fórmula. Em particular, repare que foi somado um ao índice da soma ($y = x + 1$). Desta forma, usando os dados da sexta e da oitava coluna da Tabela 3.3, $v(1) = (2,716)(0,264) = 0,717$. A Equação 3.16 gera valores reprodutivos que são consistentes com a solução de álgebra de matrizes, mas a fórmula é restrita a populações com nascimentos em pulso e censo pós-reprodutivo. Veja Goodman (1982) e Caswell (2001) para mais detalhes.

$$v(x) =$$

O valor reprodutivo nos diz quais idades são mais “valiosas” para o crescimento futuro da população. No Capítulo 2, vimos que o rendimento máximo na exploração de uma população acontecia quando a população era explorada de forma a maximizar a taxa de crescimento populacional. Para o modelo logístico simples, vimos que a melhor estratégia era manter a população no tamanho $K/2$. Para uma população com estrutura etária, a maximização da taxa de crescimento implicaria a extração de indivíduos com valor reprodutivo relativamente baixo – normalmente recém-nascidos ou indivíduos muito velhos, dependendo da estrutura etária da população.

O valor reprodutivo também é relevante em problemas de manejo de populações e biologia da conservação. Se quisermos introduzir indivíduos reproduzidos em cativeiro numa população natural com o objetivo de aumentar a sua taxa de crescimento, devemos esperar até que estes indivíduos atinjam o seu valor reprodutivo máximo. Finalmente, a seleção natural vai atuar mais fortemente sobre as idades com maior valor reprodutivo. Por exemplo, um alelo que expressa efeitos deletérios em classes etárias reprodutivas será eliminado pela seleção muito mais rapidamente que um alelo que expressa efeitos em classes mais velhas, com baixo valor reprodutivo. A senescência pode representar a acumulação de efeitos deletérios em indivíduos velhos. A pressão da seleção é mais fraca em indivíduos mais velhos (Rose 1984), em parte devido ao seu baixo valor reprodutivo (Fisher 1930).

ESTRATÉGIAS DE VIDA

A informação das tabelas de vida é essencial para fazer previsões sobre a taxa de crescimento das populações e sobre a estrutura etária. Do ponto de vista evolutivo, podemos perguntar porque encontramos certos padrões nas histórias de vida. Em outras palavras, porque é que a seleção natural favorece certos perfis $l(x)$ e $b(x)$? A seleção favorece qualquer história de vida com perfis que maximizem a contribuição de descendentes para a próxima geração. Assim, o perfil “perfeito” teria máxima sobrevivência e máxima fertilidade em todas as classes etárias!

Todavia, duas forças impedem a evolução desta história de vida ótima. Primeiro, é de se esperar que exista um número de compromissos entre os caracteres das histórias de vida. Organismos que investem muito na reprodução ficam com menos energia para investir no crescimento, manutenção e aquisição de recursos. Isto pode resultar num compromisso entre a reprodução e a sobrevivência. Um organismo pode produzir muitos descendentes pequenos com baixa sobrevivência, ou poucos descendentes grandes que sobrevivem muito bem. Por isso, também podem haver compromissos entre o número e a sobrevivência dos descendentes.

As estratégias de vida também vão ser moldadas por restrições – limitações fisiológicas ou evolutivas que impedem a evolução de certos caracteres nas histórias de vida. Por exemplo, os organismos grandes demoram necessariamente mais tempo para crescer e atingir a maturidade, por isso a idade na primeira

reprodução pode ser restringida pelo tamanho do corpo. Se um organismo carrega os descendentes formados dentro do seu próprio corpo (se é vivíparo), o tamanho do corpo também restringirá o número de descendentes produzidos.

Os caracteres da história de vida de um organismo podem refletir uma longa herança evolutiva e podem não representar a melhor “solução” para o problema de maximizar a *fitness* do organismo no ambiente atual.

Uma visão teórica bastante popular trata a densidade populacional relativa como uma importante força seletiva para os caracteres das histórias de vida (MacArthur & Wilson 1967, Pianka 1970). A teoria da seleção r - K derivou o seu nome das duas constantes na equação de crescimento logístico. Imagine uma população que se mantém numa baixa densidade populacional, de tal maneira que os recursos para o crescimento não são limitados. Nestas circunstâncias, a melhor estratégia reprodutiva é simplesmente a maximização da produção de descendentes. Desta forma, os caracteres esperados numa situação de seleção r são reprodução semelpara em idade jovem, r alto, muitos descendentes com baixa sobrevivência, curva de sobrevivência tipo III e um pequeno tamanho do corpo na idade adulta.

Em contraste, na seleção K , os organismos crescem num ambiente cronicamente superlotado. A estratégia r não funciona neste caso porque os descendentes vão encontrar recursos muito limitados, tornando-se competidores relativamente fracos. A melhor estratégia é a de produzir menos descendentes, de alta qualidade, que serão bons competidores. Perante a limitação de recursos, a seleção K deveria favorecer reprodução iteropara tardia, r baixo, poucos descendentes com alta sobrevivência, uma curva de sobrevivência tipo I e um grande tamanho do corpo na idade adulta. Exemplos clássicos de espécies que poderiam ter evoluído sob os diferentes regimes incluem, por um lado, os mosquitos e as ervas daninhas (seleção r) e por outro, os humanos e as baleias (seleção K).

Apesar da sua popularidade nos livros de texto, a teoria da seleção r - K carrega alguns problemas sérios. Um problema fundamental é que as “previsões” desta teoria nunca foram derivadas a partir de um modelo populacional com estrutura etária. Outra dificuldade é que a densidade populacional não é a única força dirigindo a evolução dos caracteres de história de vida. Por exemplo, a teoria prevê que a iteroparidade evolui quando os organismos são submetidos à competição por recursos e se vêm obrigados a dedicar mais energia ao crescimento e manutenção do que à reprodução. Mas a iteroparidade também poderia evoluir como uma estratégia de distribuição do risco nos casos em que a sobrevivência dos descendentes entre um intervalo de tempo e o próximo é muito incerta (Murphy 1968). Se todos os descendentes nascerem no momento errado, existe um risco considerável de que todos eles se percam e neste caso, vale a pena espalhar a reprodução ao longo de vários períodos de tempo.

Adicionalmente, nem todos os organismos têm histórias de vida com caracteres que se ajustem facilmente às previsões do modelo. Por exemplo, existem muitas árvores de longa vida que são iteroparas (seleção K), mas têm uma curva de sobrevivência tipo III (seleção r). Finalmente, a teoria da seleção r - K não

foi confirmada experimentalmente. Populações laboratoriais de mosca da fruta (Taylor & Condra 1980) e de protozoários (Luckinbill 1979) nem sempre evoluíram caracteres r -selecionados quando mantidas em condições sublotadas, nem caracteres K -selecionados quando submetidas a superlotação. Embora a teoria de seleção r - K original tenha sido posta de lado, continua sendo verdade que as condições ecológicas que um organismo enfrenta – incluindo sua densidade populacional – podem constituir importantes pressões de seleção sobre as histórias de vida.

Por exemplo, a mortalidade devida à predação pode causar alterações profundas nos perfis de fertilidade e sobrevivência (Gadgil & Bossert 1970, Roff 1992). Se os predadores se especializarem nas classes de tamanho adultas, a seleção natural favorecerá os indivíduos que maturam mais cedo e se reproduzem enquanto ainda são pequenos. Estas previsões foram confirmadas com gupis tropicais de água doce (*Poeciliidae*): as histórias de vida diferem entre populações da mesma espécie, dependendo da presença ou ausência de predadores (Reznick et al. 1996). Além disso, resultados de campo demonstram que, na presença de predadores, os caracteres de história de vida podem evoluir muito rapidamente (Reznick et al. 1997). Outros estudos mostraram que o tamanho do corpo – e necessariamente outros caracteres de história de vida – também podem evoluir em resposta à presença de espécies competidoras (Schluter 1994). Nos Capítulos 5 e 6 desenvolveremos modelos ecológicos para ilustrar os efeitos da competição e da predação sobre a dinâmica das populações. Não obstante, é importante reforçar que estas interações também têm uma importância fundamental na evolução das histórias de vida.

CRESCIMENTO POPULACIONAL COM ESTRUTURA DE TAMANHOS E DE ESTADOS

A modelagem com tabelas de vida pressupõe que a idade do organismo é a variável mais “correta” para definir uma história de vida. Para muitas histórias de vida, no entanto, a idade não é a variável crítica. Muitos insetos, por exemplo, passam pelos estados de ovo, larva, pupa e adulto. A sobrevivência pode depender mais do estado do que da idade do inseto. Isto é, a sobrevivência de um besouro pode não depender dele ter três ou seis meses de idade, mas sim de ele estar no estado larval ou no estado adulto. Claramente, a idade e o estado não são independentes. O estado da história de vida em que um organismo se encontra dependerá, em parte, da sua idade. No entanto, as transições entre estados costumam ser flexíveis e dependentes de fatores bióticos, tais como a disponibilidade de alimento e a densidade populacional, e de fatores abióticos, tais como a temperatura e o fotoperíodo.

Mesmo em organismos com uma história de vida sem estados facilmente identificáveis, a sobrevivência e a reprodução podem depender mais do tamanho do organismo do que da sua idade. Muitos organismos têm crescimento inde-

terminado – um peixe pequeno pode ser um juvenil de crescimento rápido ou um adulto de crescimento lento. Se a mortalidade depender principalmente da predação por outros peixes, o tamanho do indivíduo pode ser mais relevante que a sua idade. Finalmente, os organismos “modulares” como as plantas e os corais podem se organizar em colônias ou unidades semi-independentes (perifilhos de plantas) capazes de se reproduzir. Nestes casos, a história de vida pode se tornar muito complexa: as colônias de coral podem se fragmentar ou se fundir e as plantas podem se propagar vegetativamente. Em todos estes exemplos, o tamanho ou o estado do organismo são mais importantes do que a idade para a determinação da sua sobrevivência e reprodução.

Afortunadamente, a matriz de Leslie pode ser modificada para aplicação nestes tipos de história de vida (Lefkovich 1965). A mudança fundamental, é que os elementos da matriz deixam de corresponder a idades do organismo, para passar a referir-se a estados (ou tamanhos). Continuamos incorporando um intervalo de tempo que representa a transição de um estado para o próximo. Por exemplo, esta é uma matriz de transição para o ciclo de vida simplificado de um inseto com três estados – ovo, larva e adulto:

$$\begin{array}{l} \text{ovo} \\ \text{larva} \\ \text{adulto} \end{array} \begin{bmatrix} 0 & 0 & F_{ao} \\ P_{ol} & P_{ll} & 0 \\ 0 & P_{la} & P_{aa} \end{bmatrix} \quad \text{Expressão 3.18}$$

Repare que cada coluna representa o estado no tempo t e cada linha o estado no tempo $t + 1$. Os elementos da primeira linha representam fertilidades. Os elementos das outras linhas representam probabilidades de transição entre estados. Em contraste com o que acontece na matriz de Leslie, agora temos elementos positivos na diagonal. Isto quer dizer que as larvas e os adultos podem permanecer no seu estado entre dois intervalos de tempo, enquanto os ovos só podem morrer ou transitar para o estado larval. Só os adultos podem se reproduzir, por isso só existe um valor de fertilidade (F_{ao}) nesse estado.

Em seguida, temos uma matriz de transição para uma árvore de longa vida com cinco classes de tamanho:

$$\begin{array}{l} \text{tam 1} \\ \text{tam 2} \\ \text{tam 3} \\ \text{tam 4} \\ \text{tam 5} \end{array} \begin{bmatrix} P_{11} & F_{21} & F_{31} & F_{41} & F_{51} \\ P_{12} & P_{22} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_{23} & P_{33} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_{34} & P_{44} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_{45} & P_{55} \end{bmatrix} \quad \text{Expressão 3.19}$$

Novamente, existe a possibilidade de um indivíduo permanecer na mesma classe de tamanho (elementos da diagonal) ou crescer para a classe imediatamente acima (elementos da subdiagonal). Com exceção da primeira, todas as classes de tamanho se reproduzem, apresentando valores de fertilidade positivos na primeira linha da matriz.

Finalmente, como um último exemplo, mais complexo, considere uma população de corais de recife com três classes de tamanho (pequeno, médio, grande):

	pequeno	médio	grande	
pequeno	$\begin{bmatrix} P_{pp} + F_{pp} & P_{mp} + F_{mp} & P_{gp} + F_{gp} \\ P_{pm} & P_{mm} & P_{gm} \\ P_{pg} & P_{mg} & P_{gg} \end{bmatrix}$			Expressão 3.20
médio				
grande				

Tal como antes, os elementos da diagonal representam a probabilidade de uma colônia permanecer na mesma classe de tamanho, e os elementos da subdiagonal representam a probabilidade da colônia passar para a próxima classe. No entanto, agora também existe a possibilidade das colônias grandes se fragmentarem e darem origem a colônias médias (P_{gm}) ou pequenas (P_{gp}), ou das colônias médias se fragmentarem para dar origem a colônias pequenas (P_{mp}). As colônias pequenas também podem se fundir, "pulando" um estado e passando diretamente de pequeno para grande (P_{pg}). Finalmente, veja como na primeira linha da matriz os elementos são somas de fertilidades e transições entre estados. Isto acontece porque a produção de colônias pequenas tem um componente de reprodução sexuada (F) e de persistência e fragmentação assexuada (P).

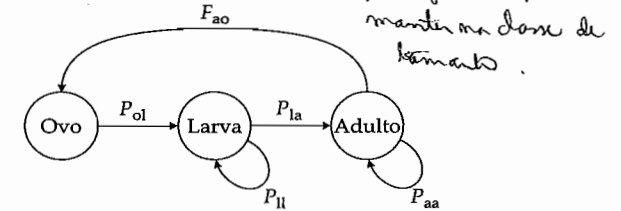
A Figura 3.4 mostra como estes ciclos de vida mais complexos também podem ser representados por diagramas de setas. Cada círculo no diagrama representa um estado diferente na história da vida e cada seta representa a transição de um estado para outro. Os estados que não são unidos por setas têm um zero no elemento correspondente da matriz de transição.

Apesar da complexidade destes ciclos de vida, a mecânica da multiplicação de matrizes é exatamente a mesma que encontramos no cenário mais simples da matriz de Leslie. Desde que os elementos de transição sejam constantes, a população acabará por crescer exponencialmente, apresentando uma distribuição de estados estável. No entanto, com estas histórias de vida, já não podemos utilizar a equação de Euler - teremos que obter r e a distribuição de estados estável através da álgebra de matrizes. Para qualquer matriz de transição, λ é o valor próprio dominante. O vetor próprio à direita é a distribuição de estados estável, e o vetor próprio à esquerda revela a distribuição de valores reprodutivos (Caswell 2001). A álgebra de matrizes nos permite utilizar a mesma ferramenta analítica para uma variedade de histórias de vida complexas que não se enquadram numa simples classificação de idades.

MATRIZ LEJLOWITZ → nome dado a estas matrizes, em que organismos podem manter na classe de tamanho.

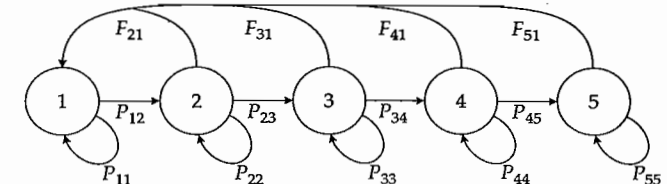
(a) Inseto

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 & F_{ao} \\ P_{ol} & P_{ll} & 0 \\ 0 & P_{la} & P_{aa} \end{bmatrix}$$



(b) Árvore

$$\begin{bmatrix} P_{11} & F_{21} & F_{31} & F_{41} & F_{51} \\ P_{12} & P_{22} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_{23} & P_{33} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_{34} & P_{44} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_{45} & P_{55} \end{bmatrix}$$



(c) Coral

$$\begin{bmatrix} P_{pp} + F_{pp} & P_{mp} + F_{mp} & P_{gp} + F_{gp} \\ P_{pm} & P_{mm} & P_{gm} \\ P_{pg} & P_{mg} & P_{gg} \end{bmatrix}$$

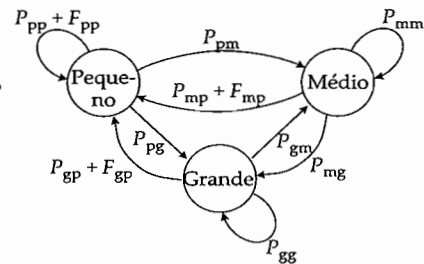


Figura 3.4 Matrizes de transição entre estados e diagramas de setas para diferentes histórias de vida. (a) História de vida simplificada de um inseto. (b) História de vida de uma árvore de longa vida. (c) História de vida de um coral, com reprodução sexuada e assexuada.

Exemplos Empíricos

TABELAS DE VIDA PARA ESQUILOS-DO-CHÃO

Um estudo demográfico de longo prazo sobre o Esquilo-do-chão de Uinta* (*Spermophilus armatus*) demonstra como as tabelas de vida ajudam a compreender o crescimento populacional (Slade & Balph 1974). Numa área de estudo no Norte do Canadá os esquilos acordaram da hibernação entre o final de março e o meio de abril de cada ano, dependendo do estado do tempo. As fêmeas estabeleceram territórios e se reproduziram logo após acordarem. As primeiras crias nasceram no início de maio e os juvenis começaram a sair das suas tocas natais umas três semanas mais tarde. Durante junho e julho, todos os indivíduos

* NT: Tradução do nome Norte-Americano *Uinta ground squirrel*.

estavam ativos, independentemente da sua classe etária e sexo. Os adultos começaram a hibernar em julho e chegada o mês de setembro, todos os esquilos tinham sumido debaixo do chão.

Os pesquisadores capturaram e marcaram todos os indivíduos dos 8,9 hectares da área de estudo e monitoraram a sua atividade a partir de torres de observação. A pesquisa foi conduzida ao longo de sete anos divididos em duas fases. Durante a primeira fase (1964-1968) a população não foi perturbada, com exceção das manipulações necessárias para o monitoramento. Nesta fase, o tamanho da população flutuou entre 178 e 255 esquilos, com uma média anual de 205. Durante a segunda fase (1968-1971), os pesquisadores diminuíram a população de esquilos para aproximadamente 100 indivíduos. A análise da tabela de vida (Tabela 3.5) revelou efeitos dramáticos da redução da densidade sobre a taxa de crescimento e sobre a estrutura etária.

Antes da população ser reduzida, as taxas de natalidade e mortalidade por classe etária estavam aproximadamente balanceadas, originando uma taxa de crescimento populacional ligeiramente negativa [$r = -0,046$ indivíduos / (indivíduo · ano)]. O tempo de vida máximo era de aproximadamente 5 anos, com alguma variação devida ao habitat. Na distribuição de idades estável, 37% da população era constituída por juvenis (Figura 3.5a) e o valor reprodutivo atingia o seu máximo durante o segundo ano de vida dos indivíduos (Figura 3.5b).

Após a redução da densidade, a reprodução passou a exceder a mortalidade e a população alcançou uma taxa de crescimento substancial [$r = 0,306$ indivi-

Tabela 3.5 Tabelas de vida para Esquilos-do-chão de Uinta (*Spermophilus armatus*) antes e depois de uma redução da densidade.

x (anos)	Tabela de vida pré-redução		Tabela de vida pós-redução	
	l(x)	b(x)	l(x)	b(x)
0,00	1,000	0,00	1,000	0,00
0,25	0,662	0,00	0,783	0,00
0,75	0,332	1,29	0,398	1,71
1,25	0,251	0,00	0,288	0,00
1,75	0,142	2,08	0,211	2,24
2,25	0,104	0,00	0,167	0,00
2,75	0,061	2,08	0,115	2,24
3,75	0,026	2,08	0,060	2,24
4,75	0,011	2,08	0,034	2,24
5,75	0,000	0,00	0,019	2,24
6,75	—	—	0,010	2,24
7,75	—	—	0,000	0,00

Dados de Slade & Balph (1974)

duos / (indivíduo · ano)]. O tempo de vida máximo aumentou para sete anos e a distribuição de idades estável se deslocou para classes etárias ligeiramente mais velhas (Figura 3.5a). O pico do valor reprodutivo alargou um pouco para incluir indivíduos com três e quatro anos de idade (Figura 3.5b), refletindo o aumento na reprodução e sobrevivência das classes mais velhas.

As reduções da densidade revelaram que os efeitos da superpopulação vão muito além da diminuição da taxa de crescimento populacional. Variáveis como a sobrevivência, a reprodução, a longevidade e a estrutura etária também apresentam sensibilidade à densidade da população. As manipulações também expõem um problema básico do nosso modelo de crescimento exponencial: as taxas de natalidade e mortalidade específicas de cada classe etária mudam com o tamanho da população!

Podemos incorporar a denso-dependência nos perfis de sobrevivência ou de fecundidade, em uma ou mais classes etárias. Mesmo que ela só afete o incremento de uma só classe etária, a denso-dependência pode frear eficazmente o

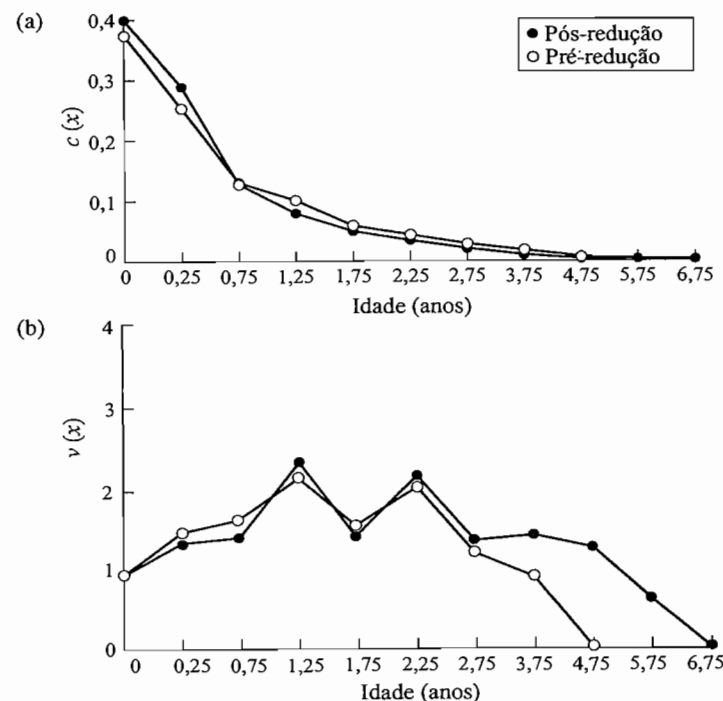


Figura 3.5 (a) Distribuição etária estável e (b) distribuição do valor reprodutivo para os Esquilos-do-chão de Uinta (*Spermophilus armatus*) antes e depois da redução da densidade. Dados da Tabela 3.5.

crescimento da população, podendo até gerar uma dinâmica populacional complexa. Até ao fim deste livro, regressaremos a alguns modelos populacionais simples que não incorporam estrutura etária. No entanto, os detalhes biológicos da migração (Capítulo 4), competição (Capítulo 5), predação (Capítulo 6) e colonização (Capítulo 7) certamente poderão refletir a estrutura de tamanhos e idades da população.

MATRIZ DE PROJEÇÃO DE ESTADOS PARA O CARDO

O cardo (*Dipsacus sylvestris*) é uma erva daninha perene europeia que aparece com frequência em prados e campos abandonados no Leste dos Estados Unidos. A planta tem um ciclo de vida complexo que pode ser representado por um modelo matricial de estados. A maioria das sementes cai até dois metros de distância da planta mãe e pode permanecer dormente por um ou dois anos. As sementes que germinam com êxito formam uma roseta de folhas grandes. A fase de roseta é variável, mas pode durar mais de cinco anos. A roseta precisa ser submetida a baixas temperaturas no inverno (vernalização) para poder formar uma flor no verão seguinte. O cardo floresce e produz sementes apenas uma vez, morrendo em seguida.

As plantas foram estudadas em oito campos abandonados em Michigan, que foram semeados com cardos no início do estudo (Werner 1977, Werner & Caswell 1977). Para construir a matriz de transição de estados, as plantas foram monitoradas individualmente em parcelas delimitadas, ao longo de vários anos consecutivos. O ciclo de vida do cardo pode ser dividido em seis estados (Caswell 2001):

1. Sementes dormentes no primeiro ano
2. Sementes dormentes no segundo ano
3. Rosetas pequenas (< 2,5 cm de diâmetro)
4. Rosetas médias (2,5 – 18,9 cm de diâmetro)
5. Rosetas grandes (≥ 19,0 cm de diâmetro)
6. Plantas com flor

A Figura 3.6 mostra o diagrama de setas e a matriz de transição entre estados para este ciclo de vida, de acordo com os dados obtidos nas oito parcelas experimentais. Os valores positivos na diagonal e na subdiagonal indicam que as rosetas podem permanecer na sua classe de tamanho, crescer para uma classe maior, ou florescer. Existe só um elemento positivo na primeira linha da matriz porque apenas as plantas com flor podem produzir sementes. Repare também, que o elemento correspondente às plantas com flor na diagonal é zero, indicando que as plantas morrem após florescerem. A taxa de crescimento populacional para esta matriz é $\lambda = 2,3242$. Isto corresponde a um r de 0,8434 indivíduos / (indivíduo · ano), com um tempo de duplicação projetado para menos de 10 meses.

Sem (1)	Sem (2)	Ros (p)	Ros (m)	Ros (g)	Planta com flor
0	0	0	0	0	322,380
0,966	0	0	0	0	0
0,013	0,010	0,125	0	0	3,448
0,007	0	0,125	0,238	0	30,170
0,008	0	0	0,245	0,167	0,862
0	0	0	0,023	0,750	0

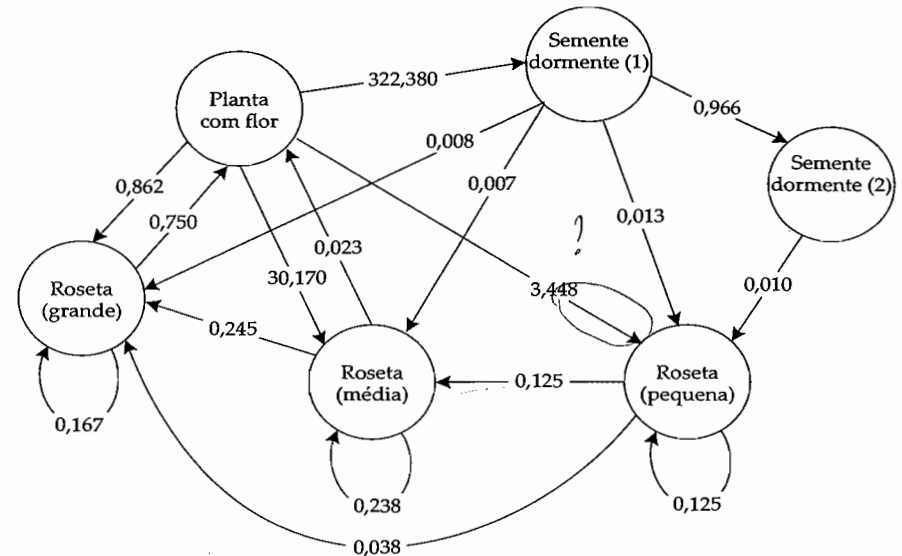


Figura 3.6 Matriz de transição e diagrama de setas para o cardo (*Dipsacus sylvestris*). As transições se aplicam a sementes dormentes de primeiro e segundo ano [Sem (1) e Sem (2)], rosetas pequenas, médias e grandes [Ros (p), Ros (m), Ros (g)], e plantas com flor. (Dados de Caswell 1989.)

Ao contrário do que sucede nos modelos de classes etárias, as frequências relativas na distribuição de estados estável nem sempre diminuem nos estados mais avançados. Na distribuição de estados estável do cardo, existiam mais rosetas médias que rosetas pequenas (Figura 3.7a). A variação dos valores reprodutivos cobria seis ordens de magnitude, desde um mínimo para as sementes dormentes de segundo ano, até um máximo nas plantas com flor (Figura 3.7b).

Os dados dos cardos também foram analisados com um modelo de classes etárias, colocando as rosetas de 1 a 4 anos em classes etárias separadas (Werner & Caswell 1977). No entanto, o modelo de estados obteve uma previsão do ano de primeira floração mais exata que o modelo de idades. Os resultados sugerem que o tamanho da roseta, e não a idade, exerce a influência mais relevante sobre o crescimento e sobrevivência do cardo.

Os resultados da modelagem do cardo variaram fortemente entre os oito campos, com a taxa de crescimento populacional (r) variando desde $-0,46$ a $0,96$ indivíduos / (indivíduo \cdot ano). Os campos com o r mais baixo tinham altos níveis de folhíço herbáceo, que limitam a germinação das sementes de cardo. A taxa de crescimento populacional também foi baixa em campos com alta densidade de plantas herbáceas, que reduzem a sobrevivência das rosetas de cardo pela competição e sombreamento. Finalmente, o r se relacionou com a produção primária anual do campo. As taxas de crescimento populacional foram mais elevadas nos campos menos produtivos, talvez refletindo a competição com outras plantas. As altas taxas de crescimento medidas neste estudo são provavelmente insustentáveis no longo prazo. Tal como no exemplo dos esquilos, um modelo com denso-dependência talvez seja o mais apropriado para prever o tamanho da população.

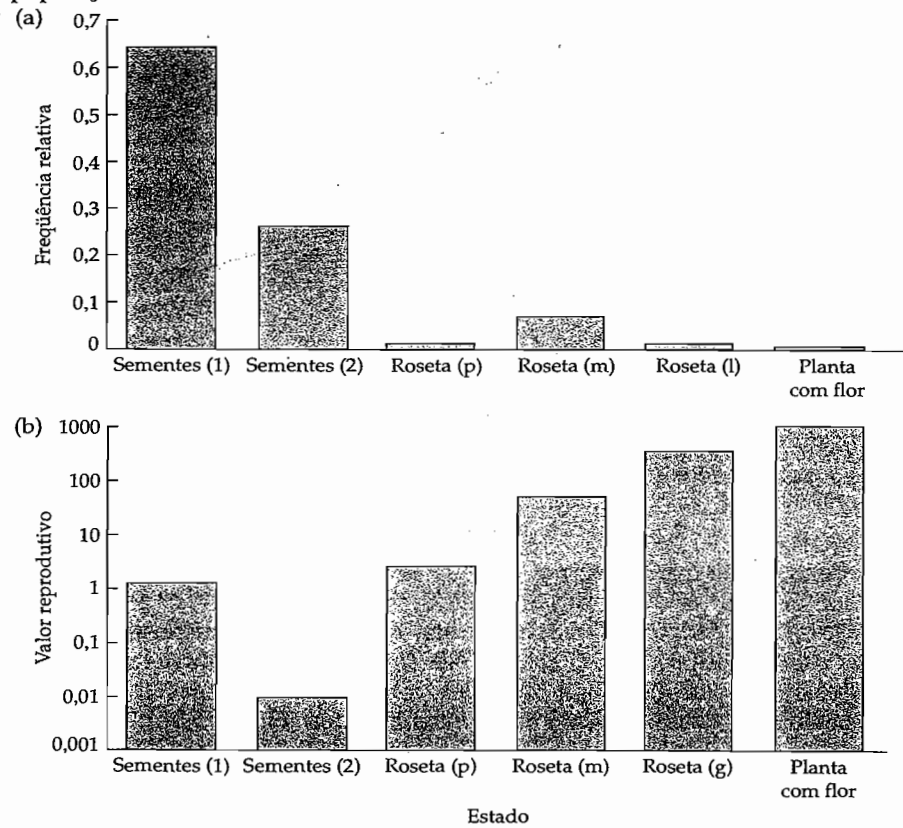


Figura 3.7 (a) Distribuição de estados estável e (b) distribuição de valores reprodutivos para o cardo (*Dipsacus sylvestris*). Note a escala logarítmica. Valores derivados dos dados da Figura 3.6.

Problemas

- 3.1 Represente num gráfico o logaritmo (base 10) da sobrevivência de esquilos nos períodos pré- e pós-redução da população (Tabela 3.5). Qual é a forma geral destas curvas (Tipo I, II, ou III), e como é que a redução da densidade afeta a sobrevivência?
- 3.2 Considere a seguinte tabela de vida para uma população hipotética de caramujos:

Idade em anos (x)	$S(x)$	$B(x)$	$l(x)$	$g(x)$	R_0
0	500	0,0	1	0,8	0
1	400	2,5	0,8	0,1	2,0
2	40	3,0	0,08	0	0,16
3	0	0,0	0		0,24

- Complete a análise da tabela de vida calculando $l(x)$, $g(x)$, R_0 , G , e a estimativa de r . Calcule o valor exato do r utilizando a equação de Euler.
 - Determine a distribuição de idades estável e a distribuição de valores reprodutivos relativos a esta tabela de vida.
- *3.3 Suponha que a população de caramujos do Problema 3.2 consiste em 50 recém-nascidos, 100 indivíduos com um ano e 20 com dois anos. Construa a matriz de Leslie para esta tabela de vida e projete o crescimento populacional nos próximos dois anos.



* Problema avançado