CAPÍTULO 2

Crescimento Logístico de Populações

Apresentação e Previsões do Modelo

No Capítulo 1, assumimos (sem realismo) que os recursos para o crescimento populacional são ilimitados. Conseqüentemente, as taxas de natalidade e mortalidade per capita, b e d, permaneceram constantes. É verdade que exploramos alguns modelos em que b e d flutuavam ao longo do tempo (estocasticidade ambiental), mas essas flutuações eram **independentes da densidade**; em outras palavras, as taxas de natalidade e mortalidade não dependiam do tamanho da população. Neste capítulo, vamos assumir que os recursos para crescimento e reprodução são limitados. Logo, as taxas de natalidade e mortalidade dependem do tamanho da população. Para derivar este **modelo de crescimento logístico**, mais complexo, começaremos com a equação de crescimento já conhecida:

$$\frac{dN}{dt} = (b' - d')N \qquad \text{Expressão 2.1}$$

mas agora vamos modificar b' e d' para que eles fiquem dependentes da densidade e respondam à superlotação.

DENSO-DEPENDÊNCIA

Perante uma situação de sobre-população crescente, nossa expectativa é de que a taxa de natalidade per capita *diminua* devido à falta de comida e recursos para a reprodução dos organismos. A fórmula mais simples para a diminuição da taxa de natalidade é a de uma linha reta (veja Figura 2.1):

$$b' = b - aN \qquad \text{Expressão 2.2}$$

Nesta expressão, N é o tamanho da população, b' é a taxa de natalidade per capita, e b e a são constantes. De acordo com a Expressão 2.2, quanto maior o N, menor a taxa de natalidade. Por outro lado, se o N for próximo de zero, a taxa de natalidade será próxima de b. A constante b é a taxa de natalidade que seria atingida em condições ideais (sublotadas), enquanto b' é a verdadeira taxa de natalidade, diminuída pela superlotação. Assim, b tem a mesma interpretação que no modelo de crescimento exponencial original: ele é a taxa instantânea de nascimentos per capita, quando não existe limitação de recursos. A constante a mede a força da denso-dependência. Quanto maior for a, mais acentuada é a diminuição da taxa de natalidade por cada indivíduo que é acrescentado à população. Se não houver denso-dependência, teremos $a = 0$, e a taxa de natalidade será b independentemente do tamanho da população. Desta forma, o modelo de crescimento exponencial é um caso particular do modelo logístico em que não existem efeitos da superlotação. Na taxa de natalidade ($a = 0$) ou na taxa de mortalidade ($c = 0$).

Por um raciocínio semelhante, podemos modificar a taxa de mortalidade para que ela reflita a denso-dependência. Neste caso, esperamos que a taxa de mortalidade *aumente* à medida que a população cresce:

$$d' = d + cN \qquad \text{Expressão 2.3}$$

Novamente, a constante d é a taxa de mortalidade quando o tamanho da população é próximo de zero e a população está crescendo (quase) exponencialmente. A constante c mede o aumento da taxa de mortalidade devido à denso-dependência.

As Expressões 2.2. e 2.3 são as mais simples descrições matemáticas dos efeitos da superlotação nas taxas de natalidade e mortalidade. Em populações reais, as funções podem ser bem mais complexas. Por exemplo, as alterações de b' e d' podem não ser lineares; alternativamente, b' e d' podem permanecer constantes até que a população atinja uma densidade crítica. Alguns animais podem reproduzir-se, caçar, cuidar de suas crias, ou evitar predadores mais eficientemente em grupo do que sozinhos. Para estas populações pode até acontecer que b' aumente e d' diminua com o crescimento da população. Este **efeito de Allee** (Allee et al. 1949), normalmente, é relevante em populações pequenas e pode resultar num tamanho populacional crítico, abaixo do qual se dá a extinção (ver Problema 2.3). Mas à medida que a população cresce, esperamos também que apareçam efeitos negativos da densidade devido ao esgotamento de recursos.

Note que, neste modelo *ambas* as taxas (de natalidade e mortalidade) são dependentes da densidade. No entanto, poderia acontecer que apenas a taxa de mortalidade fosse afetada pelo tamanho da população e que a taxa de natalidade fosse independente da densidade, ou vice-versa. Felizmente, a álgebra dos diferentes cenários funciona exatamente da mesma forma (ver Problema 2.5). Basta que a taxa de natalidade *ou* a taxa de mortalidade apresentem denso-dependência, para que possamos obter o modelo logístico.

Agora vamos introduzir as Expressões 2.2 e 2.3 na Expressão 2.

$$\frac{dN}{dt} = [(b - aN) - (d + cN)]N \qquad \text{Expressão 2.4}$$

Rearranjando os termos:

$$\frac{dN}{dt} = [(b - d) - (a + c)N]N \qquad \text{Expressão 2.5}$$

Em seguida, multiplicamos a Expressão 2.5 por $[(b - d)/(b - d)]$. Como este termo é igual a 1,0, ele não altera os resultados, mas nos permite simplificar mais a expressão:

$$\frac{dN}{dt} = \left[\frac{(b - d)}{(b - d)}\right][(b - d) - (a + c)N]N \qquad \text{Expressão 2.6}$$

$$\frac{dN}{dt} = [(b - d)] \left[\frac{(b - d)}{(b - d)} - \frac{(a + c)}{(b - d)} N \right] N \qquad \text{Expressão 2.7}$$

Tratando $(b - d)$ como r, temos:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left[1 - \frac{(a + c)}{(b - d)} N \right] \qquad \text{Expressão 2.8}$$

CAPACIDADE DE SUPORTE

Como a, c, b e d são constantes na Expressão 2.8, podemos definir uma nova constante K:

$$K = \frac{(b - d)}{(a + c)} \qquad \text{Expressão 2.9}$$

A constante K não é só usada por conveniência matemática. Ela também pode ser interpretada biologicamente como **capacidade de suporte** do ambiente. K representa o tamanho populacional máximo suportável por uma variedade de recursos potencialmente limitantes, tais como espaço, alimento e abrigo. No nosso modelo, estes recursos vão escasseando cada vez mais à medida que a superlotação aumenta. Como K representa o tamanho populacional máximo sustentável, as suas unidades são números de indivíduos. Substituindo K na Expressão 2.8 obtemos:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \qquad \text{Equação 2.1}$$

A Equação 2.1 é a equação do crescimento logístico, introduzida na ecologia em 1838 por P.-F. Verhulst (1804-1849). Ela é a mais simples entre as equações que descrevem o crescimento populacional com recursos limitados e serve de base para muitos modelos em ecologia.

A equação do crescimento logístico é semelhante à equação do crescimento exponencial (rN) multiplicada por um termo adicional entre parênteses $(1 - N/K)$. O termo entre parênteses representa a **porção não-utilizada da capacidade de suporte**. Analogamente, pense na capacidade de suporte como uma moldura quadrada onde cabe um determinado número de azulejos, que são os indivíduos. Se a população chegar a exceder a capacidade de suporte, teremos mais azulejos do que espaço na moldura. Quando não há excesso, a porção não utilizada da capacidade de suporte é a percentagem da área da moldura que fica vazia (Krebs 1985).

Por exemplo, suponha que $K = 100$ e $N = 7$. A porção não-utilizada da capacidade de suporte é $[1 - (7/100)] = 0{,}93$. A população está relativamente sub-lotada e está crescendo a 93% da taxa de crescimento para uma população em incremento exponencial $[rN(0{,}93)]$. Em contrapartida, se a população estiver próxima de K ($N = 98$), a porção não-utilizada da capacidade de suporte do ambiente é pequena: $[1 - (98/100)] = 0{,}02$. Conseqüentemente, a população cresce bem devagar, a 2% da taxa de crescimento exponencial $[rN(0{,}02)]$. Finalmente, se a população alguma vez exceder a capacidade de suporte ($N > K$), o termo entre parênteses passa a ser negativo, significando que a taxa de crescimento será menor que zero, e a população diminuirá em direção a K. Desta forma, as taxas de natalidade e de mortalidade denso-dependentes efetivamente freiam o crescimento populacional exponencial.

Quando é que a população para de crescer? Tal como no modelo exponencial, a taxa de crescimento populacional (dN/dt) é zero quando o r ou o N são iguais a zero. Mas no modelo logístico, a população também para de crescer quando $N = K$. Isto está ilustrado na Figura 2.1, que mostra as funções de natalidade e mortalidade denso-dependentes no mesmo gráfico. As duas linhas se intersectam no ponto em que $N = K$ e formam um **equilíbrio estável**. O equilíbrio é estável porque independentemente do seu tamanho inicial, a população se deslocará para K. Se N for inferior a K, estaremos num ponto à esquerda da intersecção das linhas de natalidade e mortalidade. Nesta região do gráfico a taxa de natalidade excede a taxa de mortalidade, logo, a população aumenta. Se estivermos à direita do ponto de interseção, a taxa de mortalidade será superior à taxa de natalidade, e a população diminui (ver apêndice).

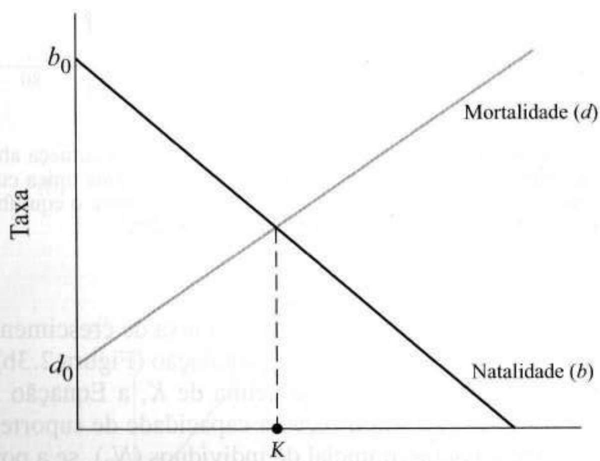


Figura 2.1 Taxas de natalidade e mortalidade denso-dependentes no modelo logístico. O gráfico mostra como as taxas de natalidade e mortalidade per capita mudam de acordo com a sobre-população. A população atinge um equilíbrio estável ($N = K$) na intersecção das curvas, onde as taxas de natalidade e mortalidade se igualam.

Tal como no modelo de crescimento exponencial, podemos aplicar as regras de cálculo para integrar a equação de crescimento e expressar o tamanho da população em função do tempo:

$$N_t = \frac{K}{1 + [(K - N_0)/N_0]e^{-rt}} \qquad \text{Equação 2.2}$$

Pela Equação 2.2, de acordo com o crescimento logístico, o gráfico de N em função do tempo tem a forma característica de uma curva em S (Figura 2.2). Quando a população é pequena, ela aumenta rapidamente, a uma taxa ligeiramente inferior à prevista pelo modelo exponencial. A população cresce à taxa máxima quando $N = K/2$ (o ponto mais íngreme da curva), e posteriormente o crescimento abranda à medida que a população se aproxima de K (Figura 2.3a).

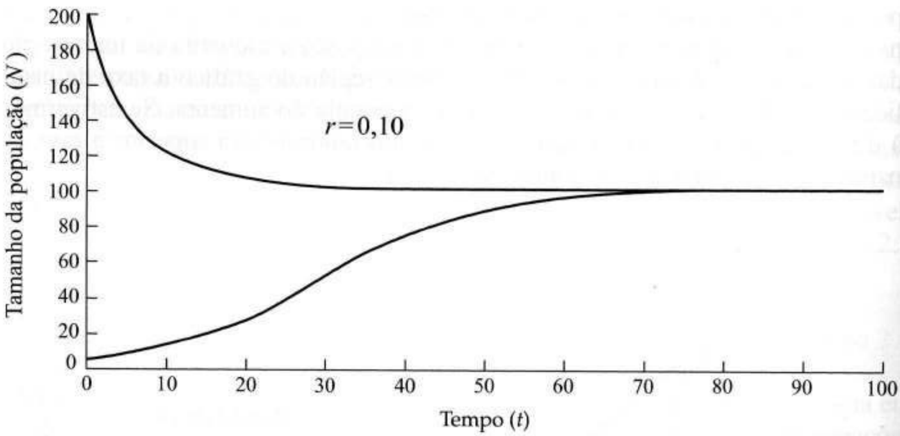


Figura 2.2 Curva de crescimento logístico. Quando o crescimento começa abaixo da capacidade de suporte, a trajetória de N em função do tempo descreve uma típica curva em forma de S. Acima da capacidade de suporte, a curva cai rapidamente para o equilíbrio. Neste exemplo, $K = 100$, e o tamanho inicial da população é 5 ou 200.

Isto contrasta com o modelo exponencial, onde a taxa de crescimento populacional aumenta linearmente com o tamanho da população (Figura 2.3b). No modelo logístico, no caso da população começar acima de K, a Equação 2.1 toma um valor negativo, e o N decresce em direção à capacidade de suporte.

Independentemente do número inicial de indivíduos (N_0), se a população cresce de acordo com o modelo logístico, ela atingirá rapidamente uma capacidade de suporte fixa, que é unicamente determinada por K. No entanto, o tempo necessário para atingir o equilíbrio é proporcional a r; populações de crescimento rápido atingem K mais rapidamente.

Pressupostos do Modelo

Como o modelo logístico é derivado do modelo exponencial, ele segue os mesmos pressupostos de ausência de retardos, migração, variação genética ou estrutura etária na população. No entanto, como no modelo logístico os recursos são limitados, precisamos introduzir mais dois pressupostos:

✓ ***Capacidade de suporte constante.*** Para obter uma curva de crescimento logístico em forma de S, precisamos assumir que K é constante: a disponibilidade de recursos não varia com o tempo. Mais adiante neste capítulo, eliminaremos este pressuposto.

✓ ***Denso-dependência linear.*** O modelo logístico assume que cada indivíduo acrescentado à população contribui para o decréscimo da ***taxa de crescimento populacional per capita***. Isto está patente na Figura 2.4a, que mostra a taxa de crescimento per capita $(1/N)(dN/dt)$ em função do tamanho da população.

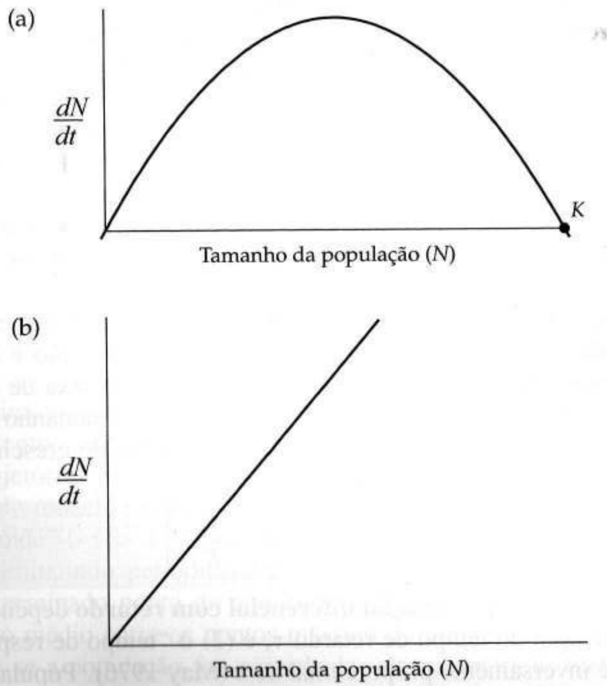


Figura 2.3 Taxa de crescimento populacional (dN/dt) em função do tamanho da população. (a) Crescimento logístico. (b) Crescimento exponencial.

Esta taxa per capita tem o valor máximo de $(b - d) = r$ quando N é próximo de zero, e diminui linearmente até zero quando o N atinge K. Se N exceder K, a taxa de crescimento per capita torna-se negativa. Embora b e d sejam constantes, as verdadeiras taxas de natalidade e mortalidade (b' e d') vão se alterando em função do tamanho da população (Expressões 2.2 e 2.3). Em contrapartida, o gráfico correspondente para o modelo exponencial é uma linha horizontal porque a taxa de crescimento per capita é independente do tamanho da população (Figura 2.4b).

Variações do Modelo

RETARDOS

Segundo o modelo logístico, cada vez que um indivíduo é acrescentado à população, a taxa de crescimento per capita diminui imediatamente. Mas em muitas populações podem existir **retardos** na resposta denso-dependente. Por exemplo, se uma população de gaivotas aumentar de tamanho no outono, a denso-dependência pode não se manifestar até à próxima primavera, quando as fêmeas puserem ovos. Numa floresta tropical, a mortalidade denso-dependente de Mogno (*Swietenia mahogani*) pode ocorrer na fase de plântula, mas a reprodução denso-dependente pode não acontecer até 50 anos depois, quando as árvores começarem a florir. Os indivíduos não ajustam o seu crescimento e reprodução imediatamente após a alteração dos recursos, e estes atrasos podem afetar a dinâmica das populações. A sazonalidade dos recursos, as respostas no crescimento populacional de presas, a estrutura etária e a estrutura de tamanhos nas populações de consumidores podem introduzir importantes retardos no crescimento populacional.

Como incorporar retardos no nosso modelo? Suponha que existe um retardo de duração τ entre a alteração no tamanho da população e o seu efeito na taxa de crescimento populacional. Em conseqüência, a taxa de crescimento da população no tempo t (dN/dt) será controlada pelo seu tamanho no tempo $t - \tau$ passado ($N_{t-\tau}$). Incorporando este retardo na equação de crescimento logístico obtém-se:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N_{t-\tau}}{K}\right) \qquad \text{Equação 2.3}$$

O comportamento desta **equação diferencial com retardo** depende de dois fatores: (1) a duração do tempo de retardo τ, e (2) o "tempo de resposta" da população, que é inversamente proporcional ao r (May 1976). Populações com taxas de crescimento rápidas têm tempos de resposta curtos ($1/r$).

O quociente do retardo τ pelo tempo de resposta ($1/r$), ou $r\tau$, controla o crescimento da população. Se $r\tau$ é "pequeno" ($0 < r\tau < 0{,}368$), a população cresce

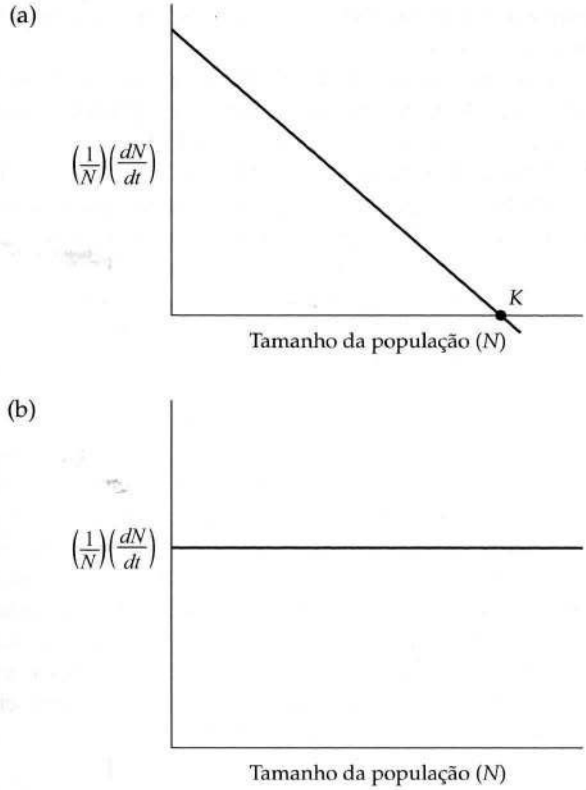


Figura 2.4 Taxas de crescimento per capita $(1/N)(dN/dt)$ em função do tamanho da população. (a) Crescimento logístico. (b) Crescimento exponencial.

suavemente até à capacidade de suporte (Figura 2.5a). Se $r\tau$ for "médio" ($0{,}368 < r\tau < 1{,}570$), a população inicialmente excede a capacidade de suporte, mas eventualmente diminui até ficar abaixo dela; estas **oscilações amortecidas** diminuem com o tempo, até K ser atingido (Figura 2.5b). Os valores numéricos exatos destas trajetórias não são relevantes. O que importa é entender como o comportamento do modelo muda à medida que $r\tau$ vai aumentando.

Se $r\tau$ for "grande" ($r\tau > 1{,}570$) a população entra num **ciclo limite estável**, aumentando e diminuindo periodicamente em torno de K, mas nunca estabilizando num determinado ponto de equilíbrio (Figura 2.5c). A capacidade de suporte é o ponto médio entre os pontos máximo e mínimo dos ciclos. O ciclo é estável porque se a população for perturbada, ela retornará às mesmas oscilações características. Quando $r\tau$ é grande, o retardo é tão maior que o tempo de resposta, que a população excede K e diminui aquém de K repetidamente. A população se assemelha a um sistema de aquecimento com o termostato avariado, constantemente esfriando em excesso e sobre-aquecendo, sem nunca atingir uma temperatura de equilíbrio.

Populações cíclicas são caracterizadas pela sua amplitude e período (Figura 2.5c). A amplitude é a diferença entre os tamanhos populacionais máximo e médio. Ela é medida sobre o eixo dos y no gráfico de N versus t, e a sua unidade é o número de indivíduos. Quanto maior a amplitude, maiores as flutuações da população. Se a amplitude for muito grande, a população pode bater no "fundo" de zero indivíduos e se extinguir. O período é o tempo necessário para completar uma oscilação. Ele é medido no eixo dos x, em unidades de tempo. Quanto mais longo o período, mais longo o tempo entre picos populacionais.

Em um modelo logístico com retardo, a amplitude dos ciclos aumenta com valores crescentes de $r\tau$. Isto faz sentido intuitivamente. Se a população está crescendo muito rapidamente, ou se o tempo de retardo é muito longo, ela vai passar bem acima de K antes de começar a diminuir.

O período do ciclo é sempre próximo de 4τ, independentemente da taxa intrínseca de crescimento. Deste modo, uma população com um retardo de um ano deveria atingir um pico de densidade de quatro em quatro anos. Porque é que o período do ciclo é quatro vezes o tempo de retardo ? Quando a população atinge K, ela continua crescendo por um tempo τ antes de começar a diminuir. A distância entre K e o pico populacional é de aproximadamente um quarto do ciclo, de tal forma que o comprimento do ciclo anda em torno de 4τ. Este resultado talvez explique a observação de muitas populações de mamíferos em ambientes sazonais de latitudes altas que apresentam picos cíclicos de três em três ou de quatro em quatro anos (May 1976; ver Capítulo 6).

CRESCIMENTO POPULACIONAL DISCRETO

Vamos agora explorar um modelo denso-dependente em que o crescimento da população é discreto, em vez de ser contínuo. Uma versão discreta da equação logística é:

$$N_{t+1} = N_t + r_d N_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) \qquad \text{Equação 2.4}$$

Esta equação de crescimento logístico discreto é análoga ao modelo contínuo (Equação 2.1) da mesma forma que a Equação 1.4 era análoga ao modelo exponencial original (Equação 1.2). Note que a taxa de crescimento é expressa pelo fator de crescimento discreto r_d, descrito no Capítulo 1.

Um modelo de crescimento populacional discreto sempre incorpora um retardo de duração 1,0. O tamanho da população em um passo de tempo no futuro (N_{t+1}) depende do tamanho da população no presente (N_t). Na última seção vimos que, na presença de um retardo, o produto $r\tau$ controla a dinâmica. No modelo discreto, como o retardo tem duração 1,0, a dinâmica depende inteiramente de r_d.

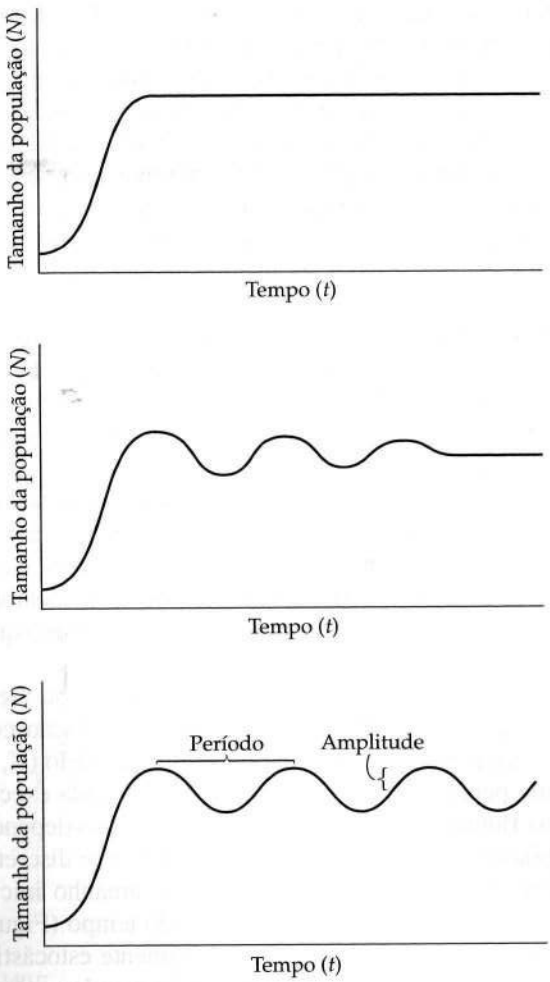


Figura 2.5 Curvas de crescimento logístico com retardo. O comportamento do modelo depende de $r\tau$, o produto da taxa intrínseca de crescimento pelo tempo de retardo. (a) Com $r\tau$ "pequeno" o comportamento é semelhante ao do modelo sem retardo. (b) $r\tau$ "médio" gera oscilações amortecidas e convergência para a capacidade de suporte. (c) $r\tau$ "grande" gera um ciclo limite estável sem convergência para a capacidade de suporte.

Se r_d não é grande, o comportamento da equação discreta é semelhante ao da sua parente contínua. Para valores de r_d "muito pequenos" ($r_d < 2{,}000$), a população se aproxima de K com oscilações amortecidas (Figura 2.6a). Para valores de r_d um pouco maiores ($2{,}000 < r_d < 2{,}449$), a população entra em um ciclo limite estável de dois pontos. Isto é semelhante ao modelo contínuo, com a diferença de que a população sobe e desce bruscamente, em vez de seguir uma curva suave. Os pontos do modelo discreto correspondem aos picos e vales do ciclo (Figura 2.6b). Para valores de r_d entre 2,449 e 2,570, a população cresce com ciclos limite mais complexos. Por exemplo, um ciclo limite de quatro pontos passa por dois picos distintos e dois vales distintos antes de começar a se repetir. O número de pontos no ciclo limite aumenta geometricamente (2, 4, 8, 16, 32, 64) à medida que o valor de r_d aumenta dentro deste intervalo (Figura 2.6c).

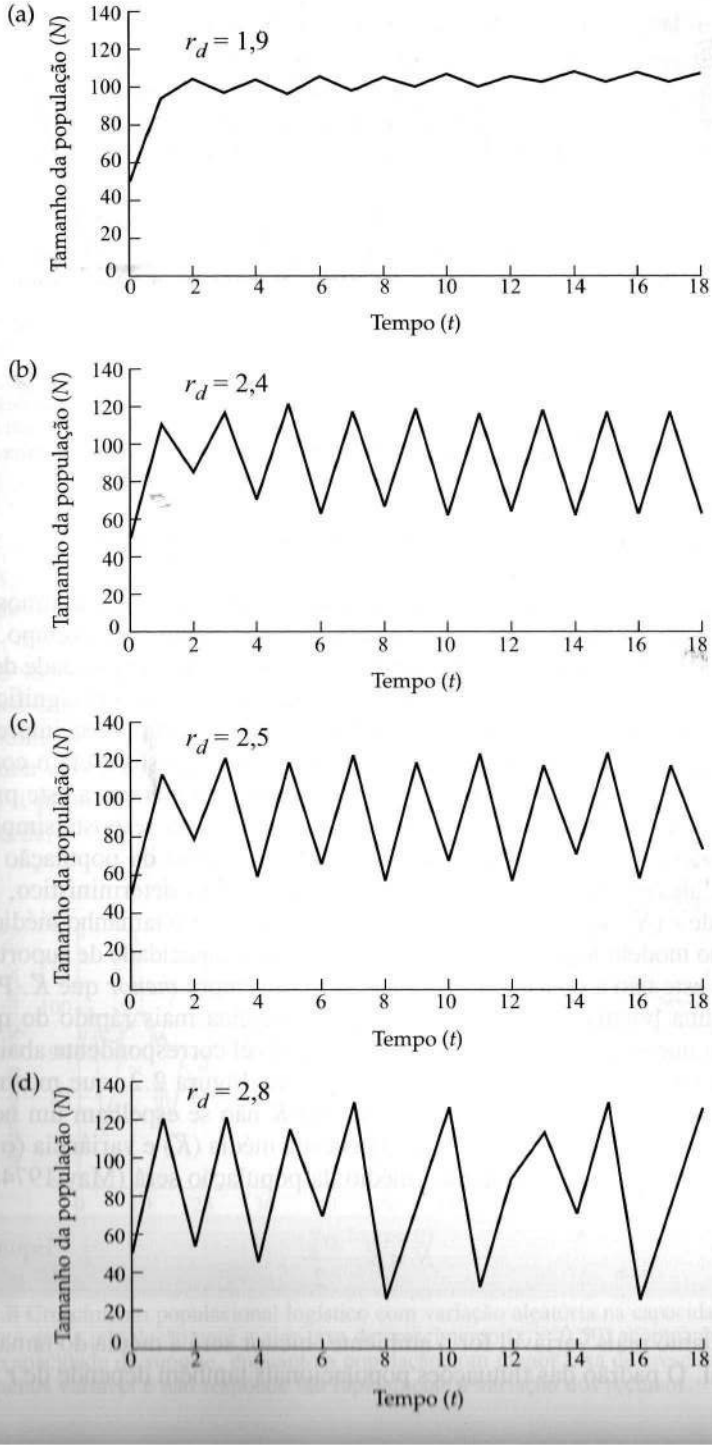
Mas se r_d for maior que 2,570, o ciclo limite se quebra, e a população passa a crescer de acordo com um padrão complexo e não-repetitivo conhecido como **caos** (Figura 2.6d). Os modelos matemáticos de caos são importantes em muitos campos da ciência, desde a descrição de fluxos turbulentos até à previsão de grandes padrões climáticos.

Os biólogos de populações foram dos primeiros cientistas a notar que equações discretas simples podem gerar padrões complexos (May 1974b). O que é interessante no caos é que, um modelo que é inteiramente determinístico pode gerar flutuações de tamanho populacional aparentemente aleatórias. Na verdade, o percurso de uma população caótica pode ser tão complexo que se torna difícil de distinguir do percurso de uma população estocástica.

No entanto, caos não significa mudança estocástica ou aleatória. As flutuações em uma população caótica não têm nenhuma relação com o acaso ou a aleatoriedade. Uma vez definidos os parâmetros do modelo (K, r_d, e N_0), produzir-se-á o mesmo percurso populacional errático em cada execução do modelo. A origem destas flutuações erráticas é a resposta denso-dependente da equação logística, combinada com o retardo inerente ao modelo discreto. Se alterarmos as condições iniciais, por exemplo, mudando o tamanho inicial da população (N_0), ela divergirá cada vez mais com o passar do tempo (Figura 2.7).

Em contrapartida, uma população verdadeiramente estocástica flutua porque um ou mais dos seus parâmetros (r_d ou K) muda a cada passo no tempo. Num modelo estocástico, se alterarmos ligeiramente a população inicial, os percursos da população não vão divergir. Na próxima seção vamos explorar modelos estocásticos em que a capacidade de suporte muda com o tempo.

Figura 2.6 O comportamento da curva de crescimento logístico discreto é determinado pela magnitude de r_d. (a) r_d "muito pequeno" gera oscilações amortecidas ($r_d = 1{,}9$). (b) r_d "pequeno" gera um ciclo limite estável de dois pontos ($r_d = 2{,}4$). r_d "médio" gera um ciclo limite estável mais complexo, com quatro pontos ($r_d = 2{,}5$). r_d "grande" gera um padrão de flutuações caótico, aparentemente aleatório ($r_d = 2{,}8$).


(a)
$r_d = 1,9$
(b)
$r_d = 2,4$
(c)
$r_d = 2,5$
(d)
$r_d = 2,8$
Tamanho da população (N)
Tempo (t)
0
20
40
60
80
100
120
140
0
2
4
6
8
10
12
14
16
18

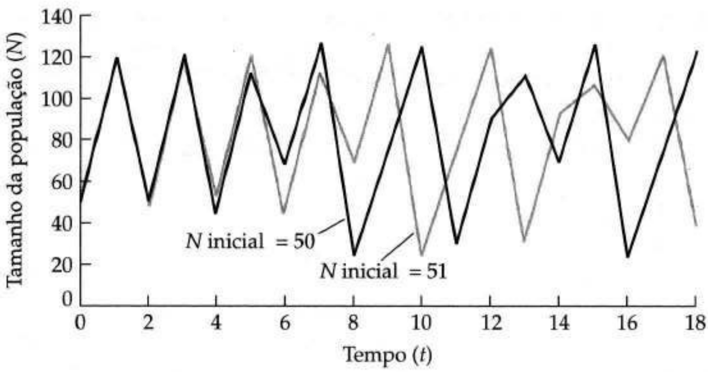


Figura 2.7 Divergência entre percursos populacionais caóticos. As duas populações seguem a mesma equação logística, mas o valor inicial de N é 50 para uma e 51 para a outra. Note que, à medida que o tempo passa, as duas populações divergem cada vez mais uma da outra.

VARIAÇÃO ALEATÓRIA DA CAPACIDADE DE SUPORTE

Na nossa análise da estocasticidade ambiental (Capítulo 1), assumimos que os recursos eram limitados, mas que r variava aleatoriamente com o tempo. Agora, para o modelo logístico, vamos assumir que r é fixo, mas a capacidade de suporte varia aleatoriamente com o tempo. A variação aleatória no K significa que o tamanho populacional máximo que o ambiente pode suportar varia imprevisivelmente com o tempo. Como é que esta variação dos recursos afeta o comportamento do modelo logístico? Há varias abordagens matemáticas a este problema (May 1973, Roughgarden 1979) e nenhuma delas dá uma resposta simples.

No modelo exponencial, vimos que o tamanho médio da população quando r variava aleatoriamente era o mesmo que no modelo determinístico, ou sem variação de r ($\bar{N}_t = N_0 e^{rt}$). Logo, você poderia achar que o tamanho médio da população no modelo logístico deveria aproximar-se à capacidade de suporte média ($\bar{K}$). Mas este não é o caso. Na verdade, $\bar{N}$ será sempre *menor* que $\bar{K}$. Por que? Quando uma população está acima de K, ela declina mais rápido do que uma população que está aumentando a partir de um nível correspondente abaixo de K (ver Problema 2.4). Esta assimetria se reflete na Figura 2.2, que mostra como os percursos da população acima e abaixo de K não se espelham um no outro. Se a capacidade de suporte for descrita pela sua média ($\bar{K}$) e variância (σ_K^2), uma aproximação grosseira do tamanho médio da população será (May 1974a):

$$\bar{N} \approx \bar{K} - \frac{\sigma_K^2}{2} \qquad \text{Equação 2.5}$$

Assim, quanto mais variável for o ambiente, menor será a média do tamanho populacional. O padrão das flutuações populacionais também depende de r (Levins

1969). Populações com r alto são muito sensíveis às variações de K, e têm tendência a seguir essas flutuações muito de perto. Conseqüentemente, o tamanho populacional médio será apenas ligeiramente inferior à média da capacidade de suporte. Em contraste, populações com r baixo são relativamente lentas e não apresentarão grandes diminuições ou aumentos (Figura 2.8); $\bar{N}$ será algo mais baixo que para populações com r alto.

VARIAÇÃO PERIÓDICA NA CAPACIDADE DE SUPORTE

Suponha que K varie repetidamente, de forma cíclica, em vez de flutuar aleatoriamente. Variações cíclicas na capacidade de suporte caracterizam muitas populações em latitudes temperadas com ambientes sazonais. Estas variações podem ser descritas com uma função de co-seno (May 1976):

$$K_t = k_0 + k_1[\cos(2\pi t / c)] \quad \text{Equação 2.6}$$

Aqui, K_t é a capacidade de suporte no tempo t, k_0 é a capacidade de suporte média, k_1 é a amplitude do ciclo, e c é o comprimento do ciclo. À medida que t aumenta, o termo do co-seno, entre colchetes, varia ciclicamente entre −1 e 1. Logo, durante um único ciclo de comprimento c, a capacidade de suporte do ambiente varia desde um mínimo de $k_0 - k_1$ até um máximo de $k_0 + k_1$.

Como é que esta variação cíclica na capacidade de suporte afeta o crescimento populacional? O comprimento do ciclo funciona como uma espécie de retardo, e assim, uma vez mais, o comportamento do modelo depende de rc. Se rc é baixo ($\ll 1.0$), a população tende a "assimilar" as flutuações no ambiente e persiste em torno de:

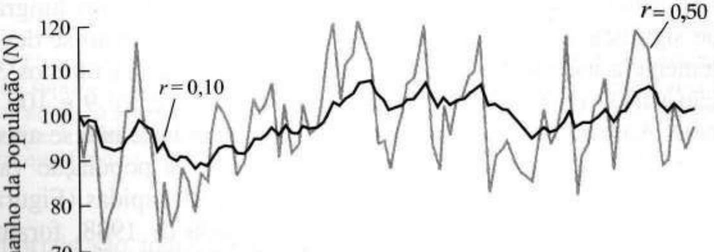


Figura 2.8 Crescimento populacional logístico com variação aleatória na capacidade de suporte. Note que a população com maior taxa de crescimento (r = 0,50) acompanha as flutuações da capacidade de suporte, enquanto a população com menor taxa de crescimento (r = 0,10) é menos variável e não responde tão rapidamente à variação dos recursos.

$$\overline{N} \approx \sqrt{k_0^2 - k_1^2} \qquad \text{Equação 2.7}$$

Logo, se rc é baixo, $\overline{N}$ é menor que $\overline{K}$, e a redução é tanto maior quanto maior for a amplitude do ciclo; o padrão é semelhante ao de uma população em que K varia estocasticamente. Se rc é alto ($\gg 1.0$), a população tende a acompanhar as flutuações do ambiente:

$$N_t \approx k_0 + k_1 \cos(2\pi t / c) \qquad \text{Equação 2.8}$$

embora o faça num valor ligeiramente inferior à capacidade de suporte (Figura 2.9).

Por fim, as variações da capacidade de suporte, tanto estocásticas como periódicas, reduzem as populações, e quanto mais variável for o ambiente, menor será o tamanho médio da população. Num ambiente variável, populações com r alto, como é o caso de muitos insetos, deverão acompanhar as variações na capacidade de suporte, enquanto populações com r baixo, o caso de grandes mamíferos, deverão assimilar a variação ambiental e permanecer relativamente constantes.

Exemplos Empíricos

O TICO-TICO-CANTADOR DA ILHA DE MANDARTE

Mandarte é uma ilha rochosa de 6 hectares ao largo da costa da Columbia Britânica (no oeste do Canadá). Nesta ilha reside uma população de tico-ticos-cantadores (*Melospiza melodia*) que vem sendo estudada ao longo de várias décadas (Smith et al. 1991). Em média, a ilha recebe apenas uma fêmea imigrante por ano, o que significa que as mudanças no tamanho da população se devem predominantemente a nascimentos e mortes locais. Ao longo dos últimos 30 anos, a população variou entre 4 e 72 fêmeas reprodutivas e entre 9 e 100 machos reprodutivos. A população de tico-ticos da Ilha de Mandarte não se ajusta a um modelo de crescimento logístico simples; o tamanho da população varia e já se deram períodos de aumento seguidos de diminuições rápidas (Figura 2.10). Algumas destas diminuições, como a queda acentuada de 1988, foram causadas por invernos particularmente rigorosos associados a taxas de mortalidade elevadas. Outras diminuições não se correlacionaram com nenhuma alteração ambiental óbvia.

Apesar desta população ser claramente sacudida por alterações independentes da densidade, a denso-dependência subjacente também é bem evidente. Os machos de tico-ticos-cantadores defendem territórios que determinam o seu sucesso reprodutivo, mas o espaço e os recursos alimentares limitados impedem que muitos machos sequer cheguem a estabelecer um território. Estes "errantes"

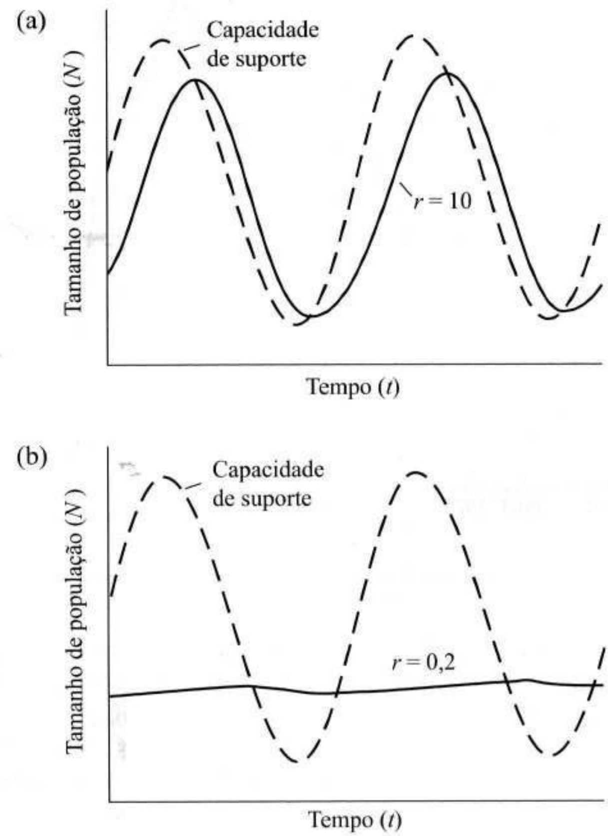


Figura 2.9 Crescimento logístico com variação periódica na capacidade de suporte. A capacidade de suporte do ambiente varia de acordo com uma função co-seno. Tal como na variação aleatória, a população com taxa de crescimento alta ($r = 10$) tende a acompanhar a variação (a), e a população com taxa de crescimento baixa ($r = 0.2$) tende a assimilá-la (b). A linha tracejada indica o K. (Baseado em May 1976.)

não-territoriais são indivíduos de comportamento submisso. A sua proporção aumentou de forma denso-dependente à medida que a população aumentou (Figura 2.11a). Quando os machos territoriais residentes foram experimentalmente removidos, os machos errantes tomaram rapidamente os seus territórios, de tal forma que a população reprodutiva residente se manteve aproximadamente constante.

A denso-dependência também está patente no número de filhotes sobreviventes por fêmea (Figura 2.11b), e na sobrevivência de juvenis (Figura 2.11c), sendo que ambos diminuíram com o aumento do tamanho da população. Estudos

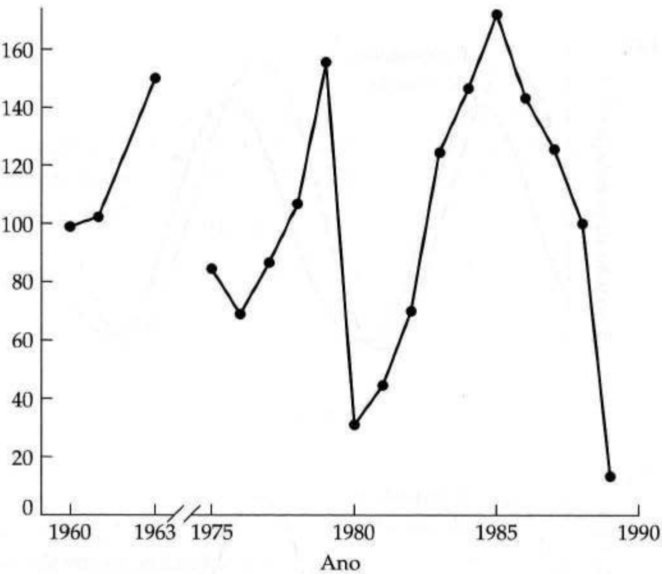


Figura 2.10 Tamanho da população de tico-ticos-cantadores (*Melospiza melodia*) na Ilha de Mandarte. (Baseado em Smith et al. 1991.)

experimentais confirmaram que a escassez de alimento foi o fator crítico: quando a quantidade de alimento disponível para os tico-ticos foi aumentada artificialmente, o sucesso reprodutivo das fêmeas aumentou quatro vezes (Arcese & Smith 1988). Desta forma, tanto a limitação de territórios como a de alimentos originaram taxas de natalidade e de mortalidade denso-dependentes nos tico-ticos-cantadores.

De qualquer forma, apesar da denso-dependência controlar potencialmente o tamanho da população, o risco de extinção para os tico-ticos da Ilha de Mandarte é provavelmente determinado por catástrofes ambientais imprevisíveis e outras forças independentes da densidade. Paradoxalmente, são as próprias flutuações independentes da densidade que nos permitem detectar a denso-dependência, porque elas empurram a população acima e abaixo do seu equilíbrio e revelam a dinâmica subjacente às taxas de natalidade e mortalidade.

DINÂMICA POPULACIONAL DE ASCÍDIAS SUBTIDAIS

As ascídias, ou tunicados, são invertebrados marinhos que se alimentam por filtração e costumam viver agarrados a colunas de cais ou paredes de rocha. Estes animais são componentes importantes das comunidades incrustantes por todo o mundo. As ascídias são cordados primitivos que se dispersam por meio de uma larva produzida sexualmente semelhante a um girino. A dinâmica populacional da ascídia perene *Ascidia menthula* foi objeto de um estudo de longo termo realizado em paredes de rocha vertical na costa ocidental da Suécia (Svane 1984).

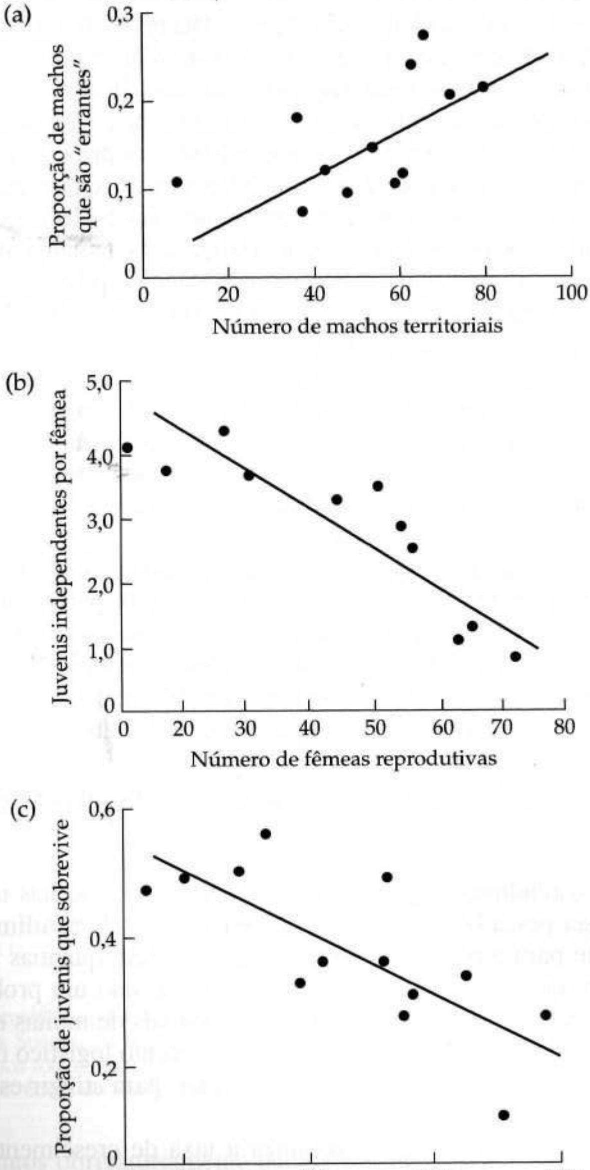


Figura 2.11 Denso-dependência na população de tico-ticos-cantadores da Ilha de Mandarte (*Melospiza melodia*). À medida que a densidade populacional aumenta (a) a proporção de machos "errantes" não-territoriais aumenta; (b) o tamanho de prole sobrevivente por fêmea diminui; (c) e a sobrevivência de juvenis diminui. (Baseado em Arcese & Smith 1988 e Smith et al. 1991.)

Seis populações foram monitoradas continuamente usando fotografias de parcelas permanentes tomadas ao longo de 12 anos. Dentro de fiordes e em lugares abrigados, a densidade era máxima em parcelas pouco profundas; já em lugares expostos, a densidade era máxima nas parcelas mais fundas. As populações flutuaram consideravelmente em todos os locais (Figura 2.12), ao contrário do previsto pelo modelo logístico básico. A mortalidade era principalmente devida à "terraplanagem" por ouriços do mar e às flutuações de temperatura. Aparentemente, estes fatores operavam independentemente da densidade, porque não se observou nenhuma relação entre a taxa de mortalidade e o tamanho da população (Figura 2.13a). Em contrapartida, a reprodução (medida pelo recrutamento de larvas) era denso-dependente e diminuía a densidades elevadas. A densidades baixas, notou-se a evidência de um efeito de Allee: o recrutamento efetivamente aumentava com a densidade populacional até se atingir uma densidade de aproximadamente 100 animais por metro quadrado (Figura 2.13b). As possíveis explicações para este efeito de Allee incluem a atração comportamental das larvas pelos adultos estabelecidos e a retenção de larvas por correntes de água locais.

Tal como nos tico-ticos da Ilha de Mandarte, estas ascídias mostraram alguns sinais de denso-dependência, apesar das populações nunca terem atingido uma capacidade de suporte estável. Tanto as ascídias como os tico-ticos foram afetados por flutuações de temperatura, no entanto estes efeitos pareceram mais sutis e mais demorados nas ascídias. Ao contrário das populações isoladas de tico-ticos, as populações de ascídias estavam potencialmente interligadas pela dispersão de larvas entre locais, de tal forma que um modelo realista da dinâmica das ascídias poderia ser particularmente complexo (ver Capítulo 4).

CRESCIMENTO LOGÍSTICO E O COLAPSO DAS POPULAÇÕES PESQUEIRAS

Para maximizar o rendimento pesqueiro em longo prazo, quantas toneladas de peixe deveriam ser pescadas em cada ano? Este problema do **rendimento ótimo** é muito relevante para a pesca comercial porque existem quantias de dinheiro astronômicas em questão, e porque a sobre-pesca tem sido um problema, pelo menos desde os anos 20, quando os estoques comerciais de muitas espécies começaram a dar sinais de declínio. A curva de crescimento logístico oferece uma receita simples, apesar de freqüentemente impopular, para atingir estratégias de pesca ótimas.

A estratégia ótima é aquela que maximiza a taxa de crescimento da população, porque esta taxa determina quão rapidamente se pode extrair peixe da população sem pôr em risco a continuidade de um estoque constante para produção futura. Se a população está crescendo de acordo com a equação logística (ou algum outro modelo que incorpore uma capacidade de suporte), a taxa de crescimento populacional máxima ocorre quando a população é mantida em $K/2$, metade da capacidade de suporte (Figura 2.3a). Duas outras estratégias produ-

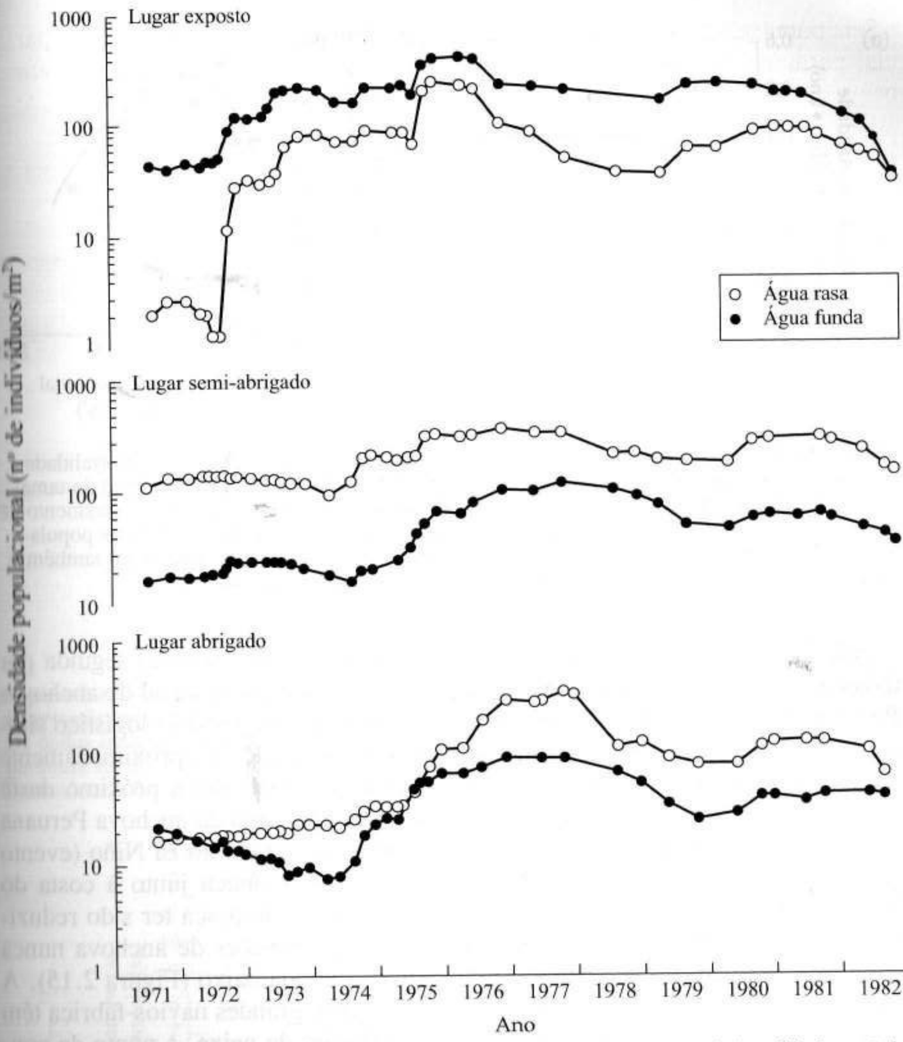


Figura 2.12 Densidade populacional de ascídias (*Ascidia mentula*) em seis localidades subtidais na costa da Suécia. As densidades populacionais em água rasa são superiores às de água funda, exceto nos locais mais expostos. Note o uso de uma escala logarítmica no eixo dos *y*, que atenua a aparência de flutuações populacionais. (Baseado em Svane 1984.)

zem rendimentos obrigatoriamente baixos. A primeira é a de ser extremamente conservador e remover muito poucos animais em cada coleta. Isto mantém um estoque permanente alto, mas o rendimento fica baixo porque a população está perto da capacidade de suporte e cresce lentamente. A outra estratégia é a de pescar muito, até a população ficar muito baixa. Isto também produz um rendimento baixo porque deixa muito poucos indivíduos para reprodução.

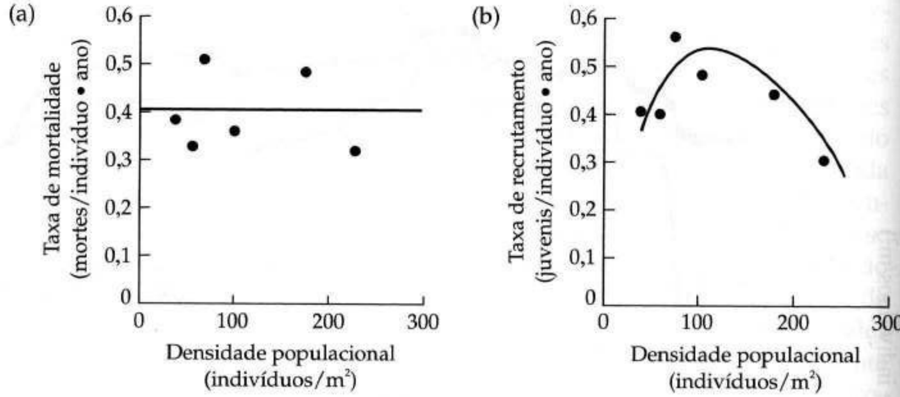


Figura 2.13 (a) Taxas de mortalidade independentes da densidade. A taxa de mortalidade das ascídias (*Ascidia mentula*) nos seis locais amostrados parece ser independente do tamanho da população. (b) Taxas de recrutamento denso-dependentes. A taxa de recrutamento de novos juvenis para a população de ascídias é denso-dependente e é mais baixa nas populações mais densas. Note um possível efeito de Allee, uma vez que o recrutamento também é mais baixo nos locais com abundância baixa. (Baseado em Svane 1984.)

Infelizmente, esta última estratégia, a de sobre-pesca, tem sido seguida por todas as pescarias do mundo. A figura 2.14 mostra a captura anual de anchovas Peruanas (*Engraulis ringens*) ajustada às previsões de um modelo logístico simples. O modelo prevê um rendimento máximo sustentado de aproximadamente 10 a 11 milhões de toneladas por ano. A captura anual andou próximo deste máximo sustentado desde 1964 a 1971. Em 1972 a pescaria da anchova Peruana colapsou, em parte devido à sobre-pesca e em parte devido ao El Niño (evento que envolve alteração da temperatura e circulação oceânica junto à costa do Peru) e a produtividade baixou drasticamente. Apesar da pesca ter sido reduzida para permitir a recuperação dos estoques, as populações de anchova nunca atingiram os níveis do passado e o rendimento continua baixo (Figura 2.15). A tecnologia cada vez mais sofisticada e a utilização de grandes navios-fábrica têm esgotado os estoques mundiais de muitas populações de peixe, a ponto de condenar a própria indústria ao colapso econômico. Em 1989, por exemplo, o custo de operação dos 3 milhões de navios pesqueiros do mundo foi estimado em US$ 92 bilhões, enquanto a captura total valeu apenas US$ 72 bilhões (Pitt 1993). O desaparecimento de sociedades humanas que dependem da pesca é inevitável.

A situação só pode ser remediada com restrições mundiais à pesca e reduções imediatas na captura. Infelizmente, isto não será fácil porque cada navio procura pescar intensivamente para maximizar o seu rendimento em curto prazo. As populações de peixe migratórias não olham a fronteiras políticas, dificultando a aplicação de acordos internacionais. Na exploração de recursos naturais, o problema do lucro a curto versus longo prazo é conhecido como "a tragédia dos comuns" (Hardin 1968).

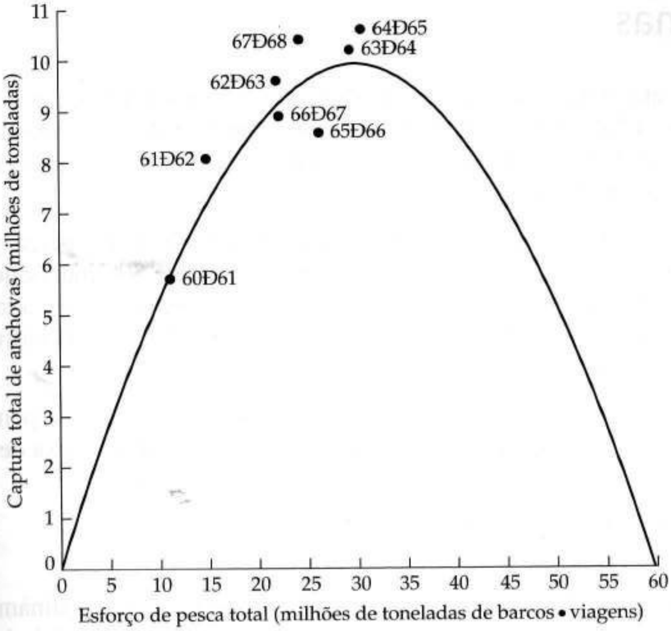


Figura 2.14 Relação entre esforço de pesca e captura total na pescaria de anchova Peruana (*Engraulis ringens*). Cada ponto representa a captura e o esforço para um determinado ano. Os dados incluem esforço de pesca por humanos e captura de peixe por aves marinhas. A parábola foi desenhada ajustando o modelo logístico a dados de Boerema & Gulland (1973). (baseado em Krebs 1985.)

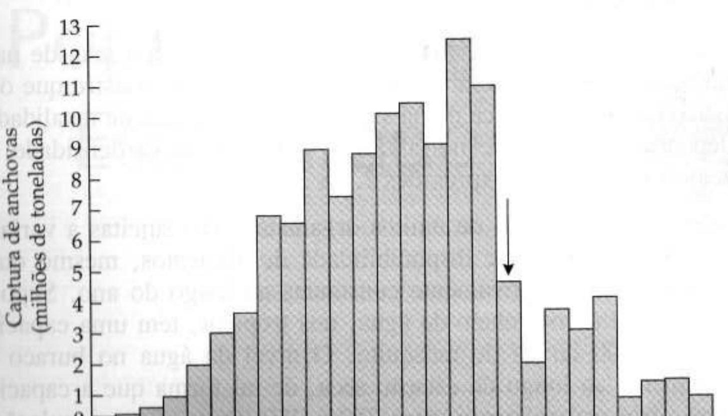


Figura 2.15 Captura total na pescaria de anchova Peruana (*Engraulis ringens*) de 1955 a 1981. Esta era o maior estoque pesqueiro do mundo até ao colapso de 1972. (Baseado em Krebs 1985; resultados não publicados de M. H. Glanz.)

Problemas

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-dependencia. 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 $K + x$).

* 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