

Módulo 2

Crescimento sem regulação

Em dinâmica populacional, é conveniente efectuar uma distinção entre as espécies cuja reprodução ocorre numa época relativamente restrita do ano, os chamados **reprodutores sazonais**, e as espécies em que a reprodução ocorre de forma contínua ao longo do ano, os **reprodutores contínuos** (Figura 2.1). A grande maioria das populações não-humanas são reprodutores sazonais, enquanto as populações humanas constituem um exemplo típico de reprodutores contínuos.

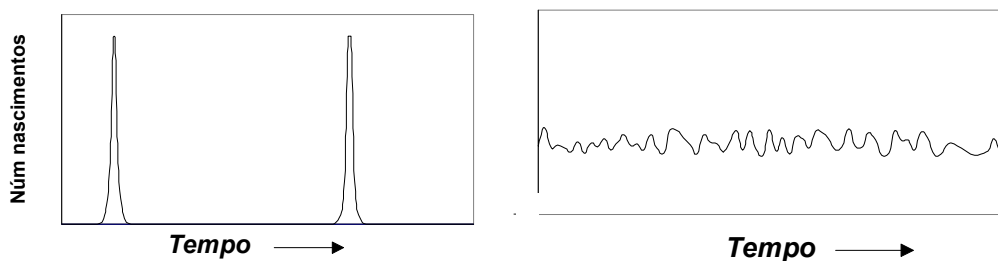


Figura 2.1 Imagem estereotipada do número de nascimentos ao longo do tempo numa população de reprodutores sazonais (esquerda) e de reprodutores contínuos (direita).

2.1 Reprodutores sazonais

Nos reprodutores sazonais, em que os nascimentos ocorrem por impulsos, a forma mais natural de estudar a dinâmica da população consiste em considerar a variação do número total de indivíduos imediatamente depois, ou imediatamente antes (o que fôr mais conveniente), da época de reprodução. Estas duas situações designar-se-ão por, respectivamente, por pós-reprodução e pré-reprodução. O número total de indivíduos no instante t , que se representa por N_t , é observado em instantes sucessivos ($t=0, 1, 2, \dots$), os quais assinalam as sucessivas épocas de reprodução. O tempo é quantificado em múltiplos dum intervalo de tempo básico, Δt , decorrido entre duas épocas de reprodução consecutivas (Fig. 2.2). Em geral, Δt é um ano, mas poderá também ser um mês, semana, ou o que fôr apropriado.

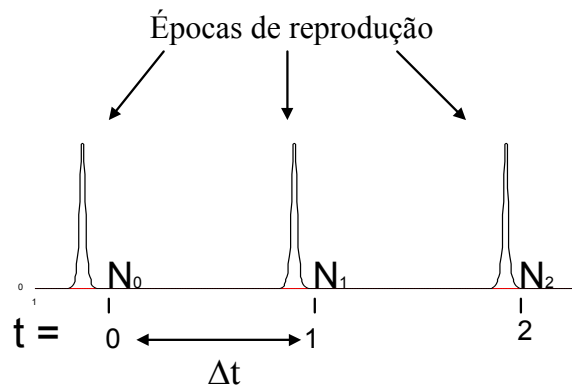


Figura 2.2. O número de indivíduos da população (N_t) é observado em situação pós-reprodução, nos instantes sucessivos $t=0, 1, 2, \dots$ separados pelo intervalo Δt .

Suponhamos que a abundância duma população de reprodutores sazonais é recenseada¹ em duas épocas sucessivas t e $t+1$, separadas por Δt . Sejam N_t e N_{t+1} os respectivos números de indivíduos nestas duas épocas. A variação ocorrida no número de indivíduos pode ser medida de, pelo menos, três formas distintas. A **variação absoluta** do número de indivíduos, simbolicamente ΔN , define-se como $\Delta N = N_{t+1} - N_t$. Note-se que ΔN é negativo, nulo ou positivo, conforme a população durante Δt , em média, tenha diminuído, não variado, ou aumentado. Dentro do intervalo Δt , a variação provavelmente não foi sempre igual. Para obter a variação média do número de indivíduos durante Δt , a chamada *variação por unidade de tempo*, divide-se ΔN pelo tempo durante o qual se produziu esta variação. Assim, a quantidade,

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} \quad [2.1]$$

designa-se por **variação média** do número de indivíduos e a equação [2.1] indica como é que ela pode ser medida. Para mais facilmente avaliar se a variação ocorrida foi grande ou pequena, é habitual definir a variação relativamente a um certo valor fixo da variável N . Assim, a **variação média relativa** durante o intervalo Δt define-se como sendo:

$$\frac{1}{N_i} \frac{\Delta N}{\Delta t} \quad [2.2]$$

Sendo N_i o valor de N tomado para referência. Frequentemente, N_i é o próprio N_t , a abundância da população no início de Δt . Neste caso, a variação média relativa é vulgarmente designada por **percentagem de variação**. As unidades da variação relativa são indivíduos por indivíduo por unidade de tempo ou, simplesmente, tempo^{-1} .

¹ **Recenseamento** é sinónimo de **census**. Significa que absolutamente todos os indivíduos da população foram contabilizados. Não deve ser confundido com **sondagem**, na qual é tomada uma *amostra* da população, a partir da qual é estimada a abundância total da população.

Nas populações naturais, existe uma relação entre os sucessivos valores N_t e N_{t+1} . Na ausência de fenômenos migratórios, ou assumindo que *emigração* e *imigração* se anulam mutuamente, o número de mortos e de nascimentos ocorridos durante Δt determina inteiramente ΔN . Designe-se por D_t o número absoluto de mortos ocorridos ao longo de Δt e por B_t o número de nascimentos ocorridos na época de reprodução, imediatamente antes de N_{t+1} ou imediatamente após N_t , conforme o recenseamento é, respectivamente, pós- ou pré-reprodução (Figura 2.3). A relação entre N_t e N_{t+1} é então,

$$N_{t+1} = N_t + B_t - D_t \quad [2.3]$$

sendo $B_t - D_t$ por vezes designado por **saldo natural** da população no intervalo de tempo Δt .

O número de mortos pode ser alto ou baixo, dependendo da população presente que lhes dá origem. Para avaliar a intensidade da mortalidade e torná-la comparável entre populações, definem-se taxas de sobrevivência e, o seu complemento, taxas de mortalidade da população, nas situações de pós- e de pré-reprodução. Em situação de pós-reprodução, os sobreviventes de N_t no instante $t+1$ são simplesmente $N_t - D_t$. Isto é, são o número de indivíduos presentes em t menos os que morreram durante Δt . Note-se (eq. [2.3] e Fig. 2.3) que podem também ser dados pelo número de indivíduos vivos em $t+1$ menos os recém-nascidos: $N_{t+1} - B_t$. Dividindo os sobreviventes pelo número inicial de indivíduos, obtém-se S_t , a **taxa de sobrevivência** de toda a população entre t e $t+1$,

$$S_t = \frac{N_t - D_t}{N_t} = \frac{N_{t+1} - B_t}{N_t} \quad [2.4]$$

Se, pelo contrário, o recenseamento foi feito antes da reprodução, então o intervalo Δt foi iniciado com $N_t + B_t$ indivíduos e os seus sobreviventes são $N_t + B_t - D_t$ ou, simplesmente, N_{t+1} (conferir eq. [2.3]). Neste caso, a taxa de sobrevivência total é,

$$S_t = \frac{N_t + B_t - D_t}{N_t + B_t} = \frac{N_{t+1}}{N_t + B_t} \quad [2.5]$$

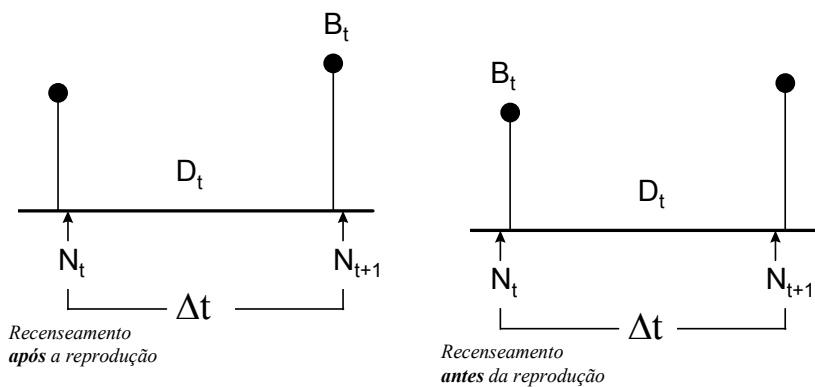


Figura 2.3 Posição dos instantes de recenseamento (assinalados com setas), nos quais se toma conhecimento de N_t e N_{t+1} , relativamente aos instantes de reprodução (assinalados por linhas com bola preta no topo) numa população de reprodutores sazonais. À esquerda, recenseamento logo a seguir à reprodução e à direita antes da reprodução. O intervalo Δt separa os dois instantes de recenseamento. B_t é o número de recém-nascidos e D_t é o número de mortos ao longo de todo o intervalo Δt .

A **taxa de mortalidade** de toda a população, no intervalo Δt , define-se como sendo $1-S_t$. Verifica-se facilmente, usando [2.4] e [2.5], que a taxa de mortalidade é D_t/N_t ou $D_t/(N_t+B_t)$, quando o recenseamento é feito, respectivamente, imediatamente depois ou antes da reprodução. A taxa de mortalidade (e , pela mesma razão, a taxa de sobrevivência), definida desta forma, toma valores forçosamente dentro do intervalo $[0,1]$ e representa a *probabilidade* de que um indivíduo vivo no instante t , morra durante o intervalo Δt . Esta forma de definir mortalidade, comum em ecologia, é consequência de dividir o número de mortos pela população *em risco* no início do intervalo (N_t ou N_t+B_t , respectivamente, em situação pós- ou pré-reprodução).

Considere-se agora a reprodução. Usa-se o termo **natalidade** para designar o total de nascimentos gerados no seio de uma população, tomada como um todo. Assim, a **taxa de natalidade**, simbolicamente b_t , é definida como o número de *nascimentos, por ascendente, por unidade de tempo*. Se o recenseamento da população ocorre logo após a reprodução, os ascendentes que darão origem aos nascimentos, B_t , (os quais serão contabilizados em $t+1$) são N_t-D_t (ver Fig. 2.3). Recordando que $N_{t+1}-B_t = N_t-D_t$ (eq. [2.3]), a taxa de natalidade é:

$$b_t = \frac{B_t}{N_t - D_t} = \frac{B_t}{N_{t+1} - B_t} \quad [2.6]$$

mas se o recenseamento decorreu imediatamente antes da reprodução, então,

$$b_t = \frac{B_t}{N_t} \quad [2.7]$$

Seguidamente, procure-se representar a variação do número de indivíduos de tal forma que fique explícita a forma como as taxas vitais² de sobrevivência e de natalidade influenciam essa variação. Uma forma simples de o fazer consiste em considerar o quociente entre números de indivíduos em épocas de reprodução sucessivas: N_{t+1}/N_t . Designe-se este quociente por λ . Substituindo [2.4] e [2.6] na equação [2.3], para o caso de recenseamento pós-reprodução, ou substituindo [2.5] e [2.7] na equação [2.3], para o caso de recenseamento pré-reprodução, é fácil verificar que,

² **Taxas vitais** é o termo usado para designar as formas de quantificação do movimento dos indivíduos ao longo do seu ciclo de vida (nascimento, juventude, idade de primeira maturação, ...). As mais comuns são as taxas de natalidade, crescimento, maturação, fertilidade e mortalidade.

$$\lambda = \frac{N_{t+1}}{N_t} = S_t(1 + b_t) \quad [2.8]$$

λ é o número de indivíduos que transitaram do instante t para $t+1$ *por cada indivíduo* que estava em t , e é designado por **taxa finita de incremento** da população no intervalo Δt . Há dois pontos a assinalar aqui. O primeiro, é que λ é uma função simples das taxas vitais S_t e b_t , o que vem ao encontro da nossa intuição. O segundo, é que o futuro da população depende do valor de λ . Uma vez que,

$$N_{t+1} = \lambda N_t \quad [2.9]$$

nos sucessivos intervalos Δt , a população diminui, mantém-se constante, ou cresce, conforme $0 < \lambda < 1$, $\lambda = 1$ ou $\lambda > 1$, respectivamente (Fig. 2.4). Se λ se mantiver constante e maior que 1, durante vários intervalos Δt , a população cresce **geométricamente**.

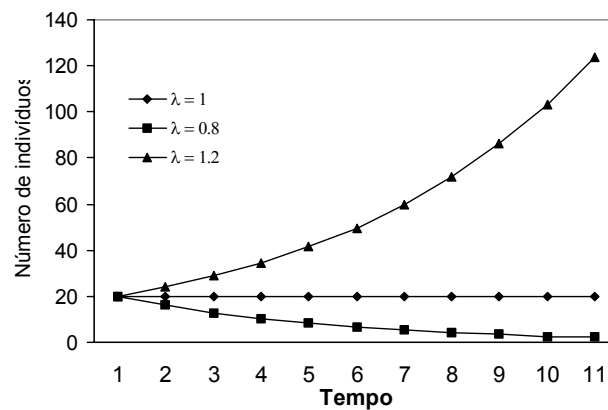


Figura 2.4. Variação do número de indivíduos de uma população de reprodutores sazonais que se inicia com 20 indivíduos e é observada ao longo do tempo, em três casos diferentes de valores de λ .

Existe alguma forma de determinar quantos indivíduos haverá ao fim de um número qualquer, n , de intervalos de tempo, conhecendo quantos indivíduos há no início e conhecendo a taxa de incremento λ ? Para responder a esta pergunta, comece-se por considerar a relação entre o número de indivíduos entre 2 intervalos Δt consecutivos, isto é N_{t+2} e N_t . A equação [2.9] permite escrever $N_{t+2} = N_{t+1}\lambda$. Substituindo aqui N_{t+1} em função de N_t (de novo usando [2.9]), obtém-se

$$N_{t+2} = N_{t+1}\lambda = N_t\lambda\lambda = N_t\lambda^2$$

seguinte o mesmo raciocínio, podia-se escrever $N_{t+3} = N_t\lambda^3$. De um modo geral, designando por n um número arbitrário de intervalos de tempo,

$$N_{t+n} = N_t \lambda^n \quad [2.10]$$

A equação [2.9] é um *modelo* para representar a dinâmica da população. No modelo existe uma variável dependente (N_t) que se pretende estimar a partir de uma variável independente (n) e de um parâmetro, λ . Os parâmetros são componentes do modelo que se pressupõem constantes e que medeiam a relação entre variáveis dependentes e independentes. Este modelo assenta num conjunto de pressupostos bastante rígidos:

- Os parâmetros (λ , ou S e b) não encerram qualquer tipo de variabilidade, por exemplo devido a factores ambientais físicos, interacções com outras espécies, etc.
- A população pode crescer ou decrescer indefinidamente sem que isso afecte sobrevivência ou natalidade. Isso implica, por exemplo, que não haja fenómenos de competição entre os indivíduos por recursos limitados (espaço, comida ...). Por outras palavras, a taxa de incremento é independente da densidade populacional.
- Nascimentos e mortos não dependem da estrutura etária da população. Por outras palavras, os indivíduos pressupõem-se todos idênticos no que respeita à probabilidade de morrer ou de deixar descendentes.

Dois exemplos numéricos servirão para apreciar o potencial deste tipo de crescimento. Imagine-se uma população que tenha inicialmente $N_t=10$ indivíduos e uma taxa de crescimento de $\lambda=1.1$ por semana. Ao fim de 52 semanas (≈ 1 ano) a equação [2.10] mostra que estarão 1420 indivíduos na população ($1420=10 \times 1.1^{52}$) e, ao fim de 2 anos, a população terá 201762 indivíduos ($201762=10 \times 1.1^{104}$).

Quanto tempo é que uma população em crescimento, com λ maior que 1, constante, leva para duplicar o seu número? Simbolicamente, a questão colocada consiste em saber qual o valor de n necessário para que $N_{t+n} = 2N_t$. Substituindo em [2.10]:

$$2N_t = N_t \lambda^n$$

Resolvendo para n :

$$\begin{aligned} \ln 2 &= n \ln \lambda \\ n &= \frac{\ln 2}{\ln \lambda} \end{aligned}$$

Se uma população tiver uma taxa de incremento de apenas $\lambda=1.05$ por ano, então:

$$n = \frac{\ln 2}{\ln 1.05} = \frac{0.693}{0.049} = 14.2$$

Isto é, de 14.2 em 14.2 anos, duplica o seu número.

Exemplo numérico 2.1

Considere-se uma população de pequenos mamíferos que tem o seu pico reprodutor em Abril, estendendo-se a reprodução habitualmente pelos meses de Março a Maio. A tabela seguinte apresenta recenseamentos do total de indivíduos (todos os estádios do ciclo de vida incluídos), em 1999 e 2000, contados pouco antes do início da época de reprodução, em Fevereiro:

		Número de animais
1999	Fevereiro	2350
2000	Fevereiro	3100

Assumindo que os fenómenos migratórios são negligíveis, a variação observada no efectivo populacional deve-se ao saldo natural. A quantificação da variação da população é feita recorrendo aos instrumentos já apresentados:

Varição absoluta (= saldo natural): $3100-2350 = 750$ indivíduos

Varição média anual: $(3100-2350)/1 \text{ ano} = 750$ indivíduos por ano, ou
 $(3100-2350)/12 \text{ meses} = 62.5$ indivíduos por mês

Varição média, relativa a Fevereiro de 1999, numa base anual:

$$(1/2350) (3100-2350)/(1 \text{ ano}) = 0.319 \text{ ano}^{-1} = 31.9\% \text{ de aumento}$$

Varição média, relativa a Fevereiro de 1999, numa base mensal:

$$(1/2350) (3100-2350)/(12 \text{ meses}) = 0.027 \text{ mês}^{-1} = 2.7\% \text{ de aumento}$$

Pode-se também calcular a taxa finita de incremento (eq. [2.9]), anual, entre os meses de Fevereiro: $\lambda = 3100/2350 = 1.319$, um valor que, como seria de esperar é maior que 1, uma vez que a população cresceu durante este período.

Os dados apresentados não permitem o cálculo de taxas de sobrevivência (e de mortalidade) ou de natalidade. Estas requerem o conhecimento dos nascimentos (B_t) ou dos mortos (D_t), em períodos precisos de tempo (conferir eqs. [2.5] e [2.7]). Suponhamos então que o número de mortos ocorridos entre os dois meses de Fevereiro foi de $D_{1999} = 400$ animais. Sob o pressuposto de migração negligível, a equação [2.3] permite calcular o número de nascimentos ocorridos em 1999:

$$B_{1999} = N_{2000} - N_{1999} + D_{1999} \quad \text{isto é, } B_{1999} = 3100 - 2350 + 400 = 1150$$

A taxa de sobrevivência anual (eq. [2.5]) é:

$$S_{1999} = \frac{N_{2000}}{N_{1999} + B_{1999}} = \frac{3100}{2350 + 1150} = 0.886 = 88.6\%$$

indicando que sobreviveu 88.6% da população total em risco (isto é $N_{1999} + B_{1999}$) entre as duas épocas de reprodução. A taxa de mortalidade foi de,

$$1 - S_{1999} = 1 - 0.886 = 0.114 = 11.4\%$$

e pode ser interpretada como a probabilidade de que um indivíduo vivo, aquando da época de reprodução de 1999, morra antes no recenseamento de Fevereiro de 2000. A taxa de natalidade, dada por [2.7] é,

$$b_{1999} = \frac{B_{1999}}{N_{1999}} = \frac{1150}{2350} = 0.489$$

e indica que *por cada indivíduo* presente em Fevereiro de 1999, foram “produzidos”, em média, 0.489 indivíduos *viáveis* no espaço de 1 ano. Viáveis significa que sobreviveram o tempo suficiente para surgirem no recenseamento imediatamente a seguir, neste caso Fevereiro de 2000.

Se os recenseamentos forem efectuados imediatamente após a reprodução, por exemplo em fins de Maio, os cálculos da variação da população decorrem da mesma forma. As taxas vitais podem também ser calculadas, usando as equações [2.4] e [2.6], desde que seja conhecido o número de mortos ocorridos entre Maio de 1999 e Maio de 2000 ou, em alternativa, o número de nascimentos na época de 2000.

2.2 Reprodutores contínuos

Nas populações de reprodutores contínuos, como é o caso da população humana, não há épocas de reprodução delimitadas: os nascimentos podem ocorrer em qualquer altura do ano (Fig. 2.5).

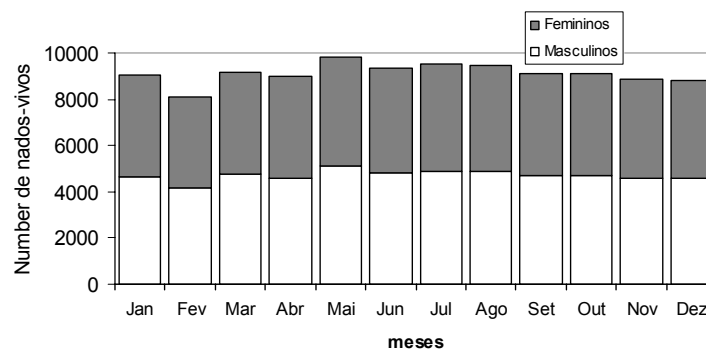


Figura 2.5. Número de nados-vivos (isto é, recém-nascidos que vivem pelo menos 24h independentes da mãe) masculinos e femininos, em Portugal, por mês, durante o ano de 1994 (INE, 1994)

Se a população for bastante grande, o mais provável é que ocorram nascimentos e mortos em qualquer instante de tempo, quer dizer, a população está *continuamente* a variar. O estudo do crescimento da população, delimitando intervalos de tempo Δt como se fez nos reprodutores sazonais, é, neste caso, um procedimento arbitrário e pouco natural. O que faz sentido biológico é utilizar medidas de

sobrevivência (ou de mortalidade) e de natalidade, que não se refiram a um intervalo discreto particular, mas sim a um *instante* de tempo. É assim que nasce a ideia de trabalhar com *taxas instantâneas*. Vejamos em seguida como é que se pode formalizar esta ideia em termos exactos.

Se N varia continuamente, a realidade é melhor representada se se pensar no que acontece num instante de tempo, quer dizer, num intervalo de tempo muito pequeno, infinitamente pequeno. Examine-se então o que se passa com a equação [2.1] quando $\Delta t \rightarrow 0$ (onde \rightarrow se lê “tende para”). A equação toma a forma de uma variação *instantânea* do número de indivíduos. Note-se que isto é exactamente o conceito de derivada do número de indivíduos em ordem ao tempo. Por outras palavras,

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{dN}{dt} \quad [2.11]$$

quantidade esta que se designa por **variação instantânea** do número de indivíduos. Ao contrário da variação média (eq. [2.1]), a taxa instantânea é uma abstracção matemática que tem de ser calculada a partir de uma regra; na prática não pode ser medida rigorosamente. Contudo, ao contrário da variação média, que só é válida para um intervalo de tempo *como um todo*, a variação instantânea pode ser calculada para qualquer *instante* t . Uma propriedade importante das variações instantâneas é que o efeito conjunto de dois ou mais factores capazes de provocar variação em N , pode ser tido em conta muito facilmente, bastando para isso adicioná-los (cf. eq. [2.12]). Note-se também que a variação instantânea é expressa em indivíduos por unidade de tempo (as mesmas unidades de [2.1]).

Num determinado instante de tempo, a variação instantânea de N é, evidentemente, igual à diferença entre o número de nascimentos (B_t) e o número de mortos (D_t) que ocorrem nesse mesmo instante (assumindo que não há migração):

$$\frac{dN}{dt} = B_t - D_t \quad [2.12]$$

A equação [2.12] tem uma variável dependente, N , e uma variável independente, o tempo t . Na mesma equação, está representada a derivada da variável dependente em ordem à dependente (dN/dt). Uma equação com estas características designa-se por *equação diferencial*, o instrumento matemático apropriado para lidar com variações instantâneas.

Mas tanto o número de nascimentos como o de mortos devem ser, eles próprios, proporcionais à dimensão da população no instante de tempo t , isto é N_t . A forma mais simples de conceber esta relação de proporcionalidade é,

$$B_t = N_t b \quad \text{e} \quad D_t = N_t d$$

sendo b e d as constantes de proporcionalidade que se designam, respectivamente, por **taxas instantâneas de natalidade e de mortalidade da população**. A sua definição é, respectivamente,

$$b = B_t / N_t \quad \text{e} \quad d = D_t / N_t \quad [2.13]$$

Estas definições das taxas vitais correspondem às definições já dadas anteriormente a propósito de populações de reprodutores sazonais, mas aqui não faz sentido distinguir a situação do recenseamento relativamente a uma (inexistente) época de reprodução. As taxas aqui referem-se a instantes de tempo e designam-se por isso taxas instantâneas.

Em vez de trabalhar directamente com os números absolutos de nascimentos e mortos, é preferível trabalhar directamente com N_t e as respectivas taxas. Substituindo [2.13] em [2.12], obtém-se,

$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N_t \quad [2.14]$$

É costume representar o balanço entre as taxas de natalidade e mortalidade pela letra r :

$$r = b - d \quad [2.15]$$

Esta taxa tem tido várias designações ao longo da história. Os autores mais inclinados para as ciências sociais, designam r por parâmetro Malthusiano (em 1798 o economista Thomas Malthus utilizou a equação [2.14] para descrever o crescimento da população humana). Em ecologia, é mais frequente encontrar os termos taxa intrínseca de crescimento, taxa específica de crescimento, ou **taxa instantânea de crescimento** para designar r .

A equação [2.14] mostra que a variação instantânea da população (dN/dt) é directamente proporcional à sua própria dimensão (N) e o coeficiente de proporcionalidade é r . Se, em dado instante t , r for positivo, isto é, se a taxa instantânea de natalidade superar a de mortalidade (eq. [2.15]), a variação da população é positiva ($dN/dt > 0$) – i.e., nesse instante a população cresce. Mas se $b < d$, então $r < 0$ e, nesse instante, a população decresce, pois $dN/dt < 0$.

Admita-se agora que a taxa instantânea r permanece constante durante um *intervalo* de tempo Δt . Para que isso aconteça, basta que B_t e D_t sejam sempre uma proporção constante de N_t nesse intervalo, pois assim b e d serão também constantes. Se assim for, como é que cresce uma população cuja variação instantânea se define por [2.14]? Por outras palavras, qual o valor de N ao fim do tal intervalo de tempo? Para responder, é necessário obter primeiro a chamada *solução* da equação diferencial [2.14]. Esta solução permite escrever a variável dependente, N , como uma função explícita da variável independente t . A solução permite calcular o número de indivíduos na população ao fim de qualquer intervalo de tempo Δt . A solução obtém-se integrando a equação diferencial,

$$\frac{dN}{dt} = rN_t \quad [2.16]$$

entre o instante inicial t e o instante final $t+\Delta t$. Esta equação tem variáveis separáveis e a sua solução é de fácil obtenção. Separam-se as variáveis e integra-se:

$$\int_t^{t+\Delta t} \frac{dN}{N} = r \int_t^{t+\Delta t} dt \quad \text{donde} \quad \text{Ln } N_{t+\Delta t} - \text{Ln } N_t = r\Delta t$$

deslogaritmizando obtém-se,

$$N_{t+\Delta t} = N_t e^{r\Delta t} \quad [2.17]$$

sendo N_t a grandeza da população no início da contagem do tempo e $N_{t+\Delta t}$ a sua grandeza decorrido o intervalo Δt . Se se souber quantos indivíduos estavam presentes no início e se r fôr conhecido, então [2.17] permite saber quantos indivíduos estão presentes Δt tempo mais tarde. A equação [2.17] mostra que, se r fôr constante durante Δt , a população varia exponencialmente e, a rapidez com que o faz, é medida pela taxa instantânea r (Fig. 2.6).

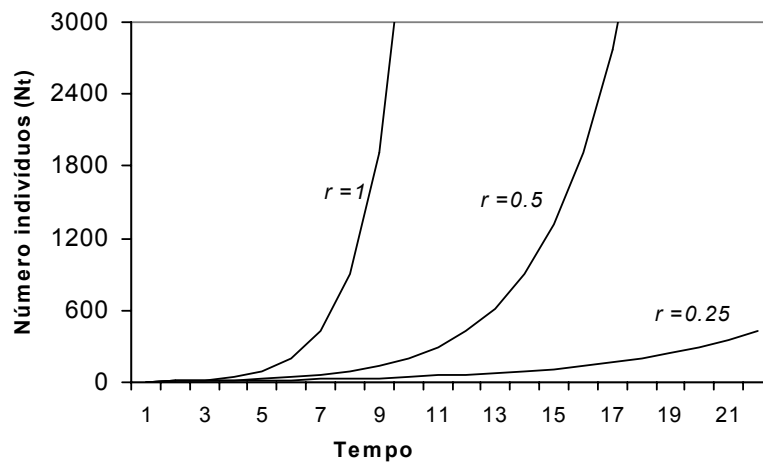


Figura 2.6. Curvas exponenciais de crescimento populacional em função do tempo: $N_t = N_0 e^{rt}$, onde $N_0=10$ é o número inicial de indivíduos e $r = 0.25, 0.5$ e 1 .

Existe um paralelismo entre a descrição do crescimento da população de reprodutores sazonais (eq. [2.9]) e a de reprodutores contínuos (eq. [2.17]). Ambas prevêm quantos indivíduos existem ao fim do intervalo Δt , dado um número inicial de indivíduos. No caso dos reprodutores sazonais, porém, o crescimento foi descrito em termos de *intervalos de tempo discretos*, enquanto nos contínuos foi descrito em termos de *tempo contínuo*. No primeiro caso, concluiu-se que a população tem potencial para

crescimento *geométrico* (se $\lambda > 1$), enquanto no segundo caso conclui-se que tem potencial para crescimento *exponencial* (se $r > 0$). A distinção é quase semântica e pouco importante. O essencial é o extraordinário potencial para crescer de todas as populações naturais.

A constatação deste facto, explica a concentração de esforços dispendidos pelos ecologistas na compreensão dos factores que, na natureza, impedem o crescimento exponencial descontrolado das populações. Os pressupostos subjacentes, nomeadamente, $\lambda > 1$ ou $r > 0$, não podem permanecer indefinidamente verdadeiros pois, se tal acontecesse, a população atapetava o planeta. O assunto é importante e será abordado mais adiante. De momento, concentremo-nos em esclarecer um pouco melhor a relação entre as taxas definidas para reprodutores sazonais e para reprodutores contínuos, com vista a conseguir uma unificação da representação matemática dos dois tipos de populações.

Comparando as equações [2.9] e [2.17], verifica-se que,

$$e^{r\Delta t} = \lambda \quad [2.18]$$

para o intervalo básico Δt , comum às duas equações. Se adoptarmos este intervalo como unidade de contagem de tempo, $\Delta t = 1$, então a relação entre a taxa instantânea r e a taxa de incremento λ fica ainda mais simples (ver também [2.8]):

$$e^r = \lambda = (1 + b_t)S_t \quad [2.19]$$

sendo b_t e S_t as taxas de natalidade e sobrevivência referentes ao intervalo Δt .

Exemplo numérico 2.2

Embora o modelo exponencial de crescimento seja muito simples, provavelmente não é desadequado para descrever o crescimento da população humana (!) (Fig. 2.7). Neste exemplo vai-se estimar o valor de r da segunda metade do séc. XX.

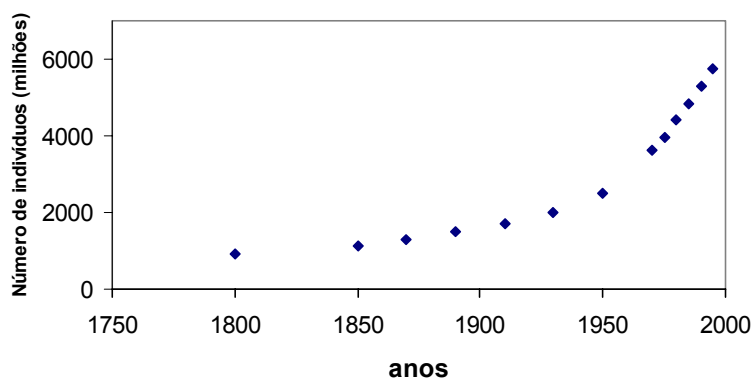


Figura 2.7. Estimativas da população humana (milhões) entre 1800 e 1995 (Pulliam and Haddad, 1994). Compare-se com a forma dos gráficos da Fig. 2.6.

Em 1950, a população mundial total foi estimada em 2520 milhões de indivíduos e, 45 anos depois, em 1995, foi estimada em 5720 milhões. Em termos do modelo [2.17], pode-se escrever,

$$5720 = 2520 e^{r \cdot 45}$$

$$\text{Ln} \frac{5720}{2520} = r \cdot 45$$

$$r = \text{Ln} \frac{5720}{2520} \frac{1}{45} = 0.018 \text{ ano}^{-1}$$

Ou seja, entre 1950 e 1995, cada indivíduo, em média, deu origem a 0.018 indivíduos por ano. Note-se que a divisão por 45 anos torna as unidades de r em “por ano”. Tomando o ano como unidade de tempo, Δt , a equação [2.19] permite calcular a taxa de incremento anual,

$$\lambda = e^{0.0184} = 1.01859$$

a qual sugere um aumento anual de 1.01859 vezes, ou seja, 1.859% por ano. Quanto tempo leva a população a duplicar com uma taxa destas? Voltando à equação já encontrada na Secção 2.1:

$$n = \frac{\text{Ln} 2}{\text{Ln} 1.01859} = 37.6 \text{ anos}$$

O que faz prever que por volta do ano 2033 (=1995+37.6) a população mundial seja o dobro do que era em 1995.

Literatura Citada

Andrewartha, H.G. and L.C. Birch. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

INE. 1994. *Estatísticas Demográficas*, Instituto Nacional de Estatística, Lisboa.

Pulliam, H.R. and N.M. Haddad. 1994. Human population growth and the carrying capacity concept. *Bulletin of the Ecological Society of America* **75**:141-157.