

Crescimento contínuo

Objectivos:

1. Distinguir reprodutores sazonais de contínuos.
2. Reconhecer o crescimento exponencial.
3. Compreender a taxa instantânea de crescimento (r) em reprodutores contínuos e a forma como esta determinam o futuro da população.
5. Compreender as consequências de crescimento independente da densidade (não-regulado)
6. Saber utilizar as equações do crescimento sem regulação para projectar o futuro da população
7. Adquirir a noção de modelo biomatemático, saber distinguir modelos discretos de contínuos, variável de parâmetro.
8. Reconhecer a necessidade de mecanismos de regulação do crescimento populacional e identificar grandes grupos destes mecanismos.
9. Compreender os seguintes conceitos elementares em ecologia teórica: regulação populacional dependente-da-densidade, *carrying capacity* (K), equilíbrio não-trivial, equilíbrio estavel.
10. Compreender os pressupostos e a dedução do crescimento de tipo logístico.
11. Compreender as consequências da introdução do efeito de Allee no modelo logístico.

Sumário:

Factores de regulação da densidade populacional (=autoregulação), incluindo competição intraespecífica. Conceitos de equilíbrio, estabilidade, *carrying capacity* (K). Dedução da equação logística dos reprodutores contínuos. Discussão da geometria da equação. Crescimento *per capita*. Exemplos de crescimento desregulado. Medidas de variação populacional. Reprodutores sazonais e contínuos. Definição de taxas de sobrevivência, mortalidade e natalidade, em reprodutores contínuos. Conceito de variação instantânea e sua representação matemática. Taxa instantânea de crescimento (r). Crescimento exponencial. Consequências do crescimento não-regulado.

Texto principal¹

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.

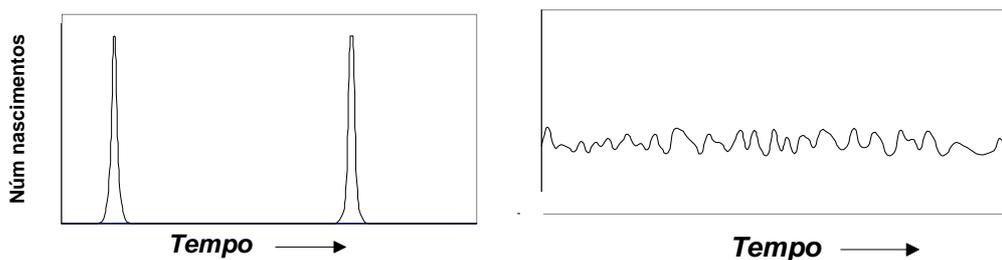


Figura 2.1 Imagem estereotipada do número de nascimentos ao longo do tempo numa população de reprodutores sazonais (esquerda) e de reprodutores contínuos (direita).

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 for 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 for apropriado.

¹ A numeração de figuras, equações, tabelas, etc. neste texto não é contínua, uma vez que o texto foi extraído de um outro mais vasto. O texto presente parece-me contudo auto-suficiente. Em caso de discordância, p.f. notifiquem-me (mcgomes@fc.ul.pt) identificando a pagina/parágrafo onde pareça faltar informação necessária à compreensão.

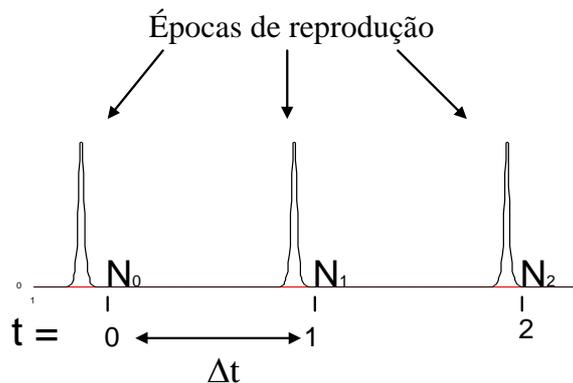


Figura 2.2. O número de indivíduos da população (N_t) é observado em situação pós-reprodução, nos instantes sucessivos $t=0, 1, 2, \dots$ separados pelo intervalo Δt .

Suponhamos que a abundância duma população de reprodutores sazonais é recenseada² em duas épocas sucessivas t e $t+\Delta t$, separadas por Δt . Sejam N_t e $N_{t+\Delta t}$ 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 $\Delta N = N_{t+\Delta t} - N_t$. 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.

² **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

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). 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.

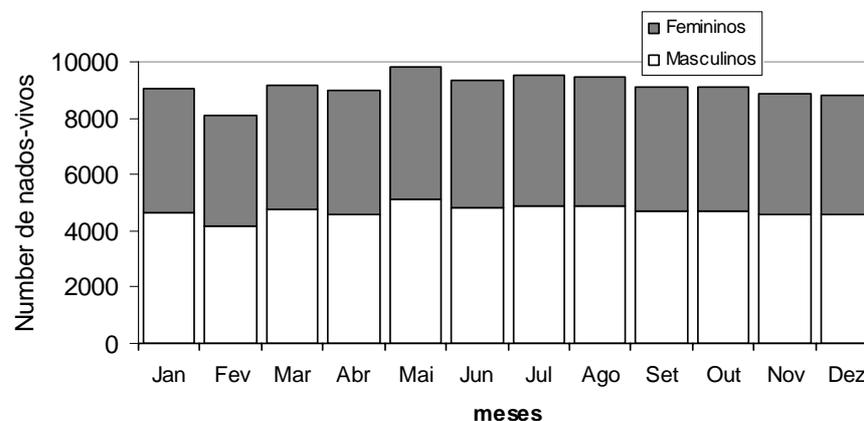


Figura 2.5. Número de nascidos-vivos (isto é, recém-nascidos que vivem pelo menos 24h independentes da mãe) masculinos e femininos, em Portugal, por mês, durante o ano de 1994 (INE, 1994)

Se 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,

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

da qual é estimada a abundância total da população.

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 a variação instantânea do número de nascimentos (B_t) e do 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:

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

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).

A descrição do crescimento da população de reprodutores contínuos (eq. [2.17]) prevê quantos indivíduos existem ao fim do intervalo Δt , dado um número inicial de indivíduos, concluindo-se que a população tem potencial para crescimento *exponencial* (se $r > 0$), portanto um extraordinário potencial para crescer. 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 $r > 0$, não podem permanecer indefinidamente verdadeiros pois, se tal acontecesse, a população atapetava o planeta. O assunto é importante e será abordado mais adiante.

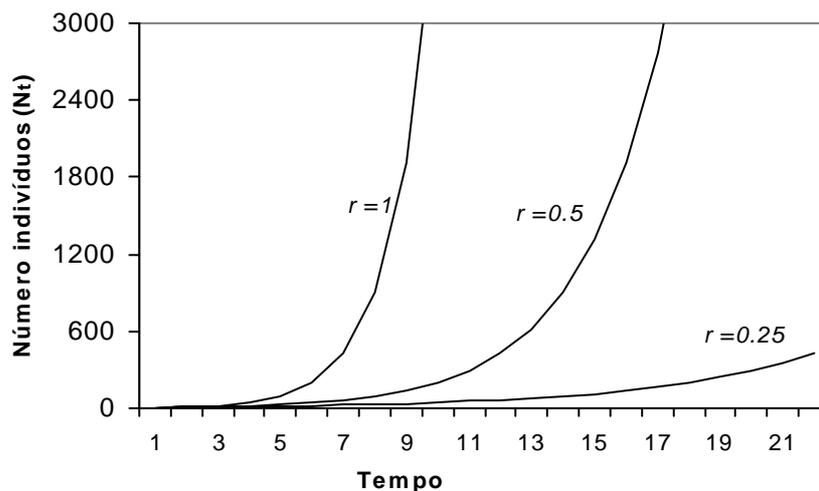


Figura 2.6. Curvas exponenciais de crescimento populacional em função do tempo: $N_t = N_0 e^{rt}$, onde $N_0 = 10$ é o número inicial de indivíduos e $r = 0.25, 0.5$ e 1 .

Exemplo numérico

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.

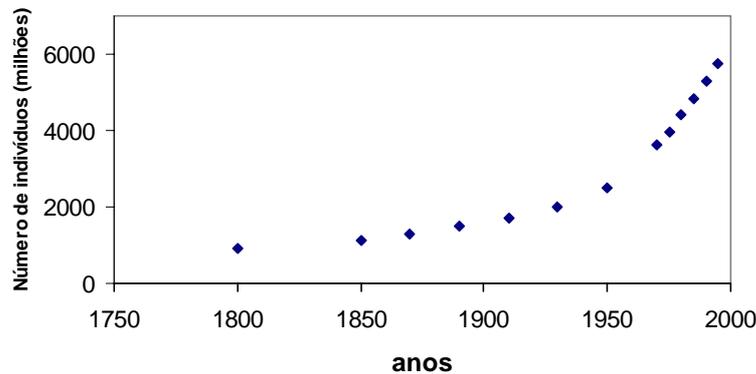


Figura 2.7. Estimativas da população humana (milhões) entre 1800 e 1995 (Pulliam and Haddad, 1994). Compare-se com a forma dos gráficos da Fig. 2.6.

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,

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

$$\ln \frac{5720}{2520} = r \cdot 45$$

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

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”.

2.3 As populações naturais possuem mecanismos de regulação

A matemática do crescimento descontrolado é assustadora. Uma única célula da bactéria E. coli pode, em circunstâncias ideais, dividir-se de 20 em 20 minutos. A coisa pode parecer inofensiva enquanto não se pensa nela a sério. O facto é que a bactéria multiplica-se geometricamente: uma transforma-se em duas, duas em quatro, quatro em oito e assim por diante. Desta forma, pode-se mostrar que num só dia uma célula de E. coli poderia originar uma super-colónia de massa e tamanho idêntico a todo o planeta.

M. Crichton. 1969. The Andromeda Strain. Dell, NY, US.

Alguém viu o filme "A Ameaça de Andrómeda" ? Quantas células de *E. coli* haveria então ao fim do dia ?

O número de indivíduos da grande maioria das populações está sujeito a consideráveis flutuações. Existem populações que flutuam frequentemente, outras que permanecem estáveis por longos períodos de tempo entre duas flutuações, populações que flutuam com padrões regulares e outras que o fazem regularidade aparente. As causas são muito variadas e na maior parte dos casos mal conhecidas. Por vezes é possível identificar um factor particular como a principal causa das flutuações, seja este de natureza abiótica (e.g. acção da temperatura sobre a taxa de mortalidade), biótica e extrínseca à população (e.g. flutuações em outras populações que interactuam com a primeira) ou biótica e intrínseca à própria população. A irregularidade das flutuações de muitas populações pode sugerir a inexistência deste último factor. Com efeito, a subida ou descida do efectivo populacional aparenta por vezes ocorrer de forma aleatória ou, pelo menos, se existem mecanismos regulatórios, estes parecem estar totalmente fora do controle da própria população. Contudo, é pouco provável que assim seja. Se uma população for completamente destituída de mecanismos de regulação da sua própria densidade, nada impede que os seus "altos e baixos" se dirijam predominantemente numa única direcção, mais tarde ou mais cedo levando a população à extinção ou ao esgotamento dos recursos do habitat. A grande maioria das populações reais não faz isto, pelo menos se o seu habitat não for severamente perturbado. Pelo contrário, não obstante evidentes flutuações de geração para geração, as populações tendem a manter um nível de abundância característico, de tal forma que nos habituamos a dizer que a espécie A é "muito abundante" e que a espécie B "é rara". É mesmo frequente que, após perturbações relativamente rápidas que desloquem as populações do seu nível habitual de abundância, algum tempo depois estas tendam a retornar ao nível em que estavam antes da perturbação.

É provável portanto que todas as populações possuam mecanismos próprios de regulação da sua densidade populacional. É possível que estes mecanismos actuem apenas fora de uma certa gama de valores da densidade populacional. Dentro dessa gama as flutuações da população serão principalmente determinadas por factores extrínsecos, porém, logo que o efectivo da população diminui perigosamente ou aumenta para níveis incontroláveis, fazem-se sentir os efeitos correctores dos mecanismos de regulação. Nenhuma população pode portanto crescer ou decrescer indefinidamente, segundo as leis definidas no capítulo anterior com parâmetros constantes (equação [2.16], Fig. 2.6). Se a população cresce ($r > 1$) mais tarde ou mais cedo limitações de espaço e/ou de alimento obrigam ao despoletar de processos de auto-regulação. A teoria clássica da Dinâmica Populacional ensina que a densidade das populações naturais tende, aumentando ou diminuindo, para uma densidade equilibrada máxima (K) (nos textos anglo-saxónicos usa-se o termo "carrying capacity" para designar K), em que os recursos espaciais e energéticos do meio equilibram exactamente a população nessa densidade. Se num dado instante a densidade for menor que K, a população cresce utilizando o excesso de recursos disponíveis; se for maior, a população diminui, porque os recursos do meio são insuficientes para a manter. Esta tendência, intrínseca à população, de regular a sua própria densidade em função dos recursos do meio, chama-se auto-regulação.

Estudam-se em seguida as possíveis consequências dos mecanismos de auto-regulação numa população de reprodutores contínuos. A pergunta central que aqui se procura responder é uma das mais

simples possíveis em Dinâmica Populacional: *que tipo de comportamento pode exibir uma população num ambiente com recursos limitados?* A título ilustrativo, pense-se por exemplo num microrganismo limitado pelo espaço de uma caixa de meio de cultura e pela taxa de renovação do próprio meio de cultura. Esta limitação de recursos exclui desde logo a possibilidade de crescimento ilimitado e impõe a entrada em acção dos mecanismos de auto-regulação. Por muito simples que sejam estes mecanismos, a sua representação nos modelos matemáticos de crescimento da população transforma estes modelos em equações *não-lineares*.

4.2 A equação logística de Verhulst-Pearl

Quarenta anos após o ensaio de Malthus, Verhulst (1838) apresentou pela primeira vez a equação logística no seu trabalho "*Notice sur la loi que la population suite dans son accroissement*", a segunda grande contribuição para o desenvolvimento da Dinâmica Populacional. Para que a população não cresça exageradamente nem se extinga, a taxa de natalidade e/ou a taxa de mortalidade devem poder variar em função da própria densidade populacional. Se a densidade subir acima de níveis sustentáveis pelo meio ambiente, deve ocorrer uma retroacção negativa que incida sobre a taxa de natalidade, diminuindo-a, e/ou sobre a taxa de mortalidade, aumentando-a. Em termos biológicos, isto resulta de que quanto maior for a densidade populacional, maior é a interferência dos indivíduos uns com os outros: por exemplo reduzindo o espaço disponível, cometendo actos de canibalismo, ou esgotando nutrientes limitados. Inversamente, quando a população está em níveis abaixo da capacidade de sustentação do meio, a taxa de natalidade deve aumentar e/ou a taxa de mortalidade deve diminuir.

A forma analítica mais simples de exprimir estas ideias é admitir que b_t e d_t são funções lineares, respectivamente decrescente e crescente de N_t :

$$\begin{aligned} b_t &= b_0 - p N_t \\ d_t &= d_0 + q N_t \end{aligned} \tag{4.7}$$

em que b_0 e d_0 são as taxas de natalidade e de mortalidade que se observam quando a densidade populacional for tão baixa que os indivíduos não interfiram nocivamente uns com os outros (teoricamente quando $N_t \approx 0$). Os parâmetros b_0 e d_0 são portanto, respectivamente, a taxa de natalidade máxima e a taxa de mortalidade mínima, específicas da espécie para cada conjunto de circunstâncias ambientais. A sua diferença ($b_0 - d_0$) simboliza-se por r , a taxa intrínseca de crescimento populacional ou parâmetro malthusiano. É evidente que na natureza r deve ser sempre positivo, ou a população extingue-se.

Os símbolos p e q representam os declives das rectas [4.7] e medem a rapidez com que natalidade e mortalidade, respectivamente, diminuem e aumentam à medida que a densidade populacional cresce.

Substituindo [4.7] em [2.14], obtém-se a equação diferencial

$$\frac{d N_t}{d t} = (b_0 - d_0) N_t - (p + q) N_t^2 \quad [4.8]$$

EXERCÍCIO. Demonstrar [4.8].

A equação [4.8] é designada por equação logística de Verhulst-Pearl. No entanto, a sua forma clássica, aquela que mais frequentemente se vê nos livros de ecologia, não é aquela, mas sim uma outra em que a taxa instantânea de crescimento (dN_t/dt) é expressa em função da capacidade de sustentação do meio, K . Para tal, escreva-se [4.8] substituindo $(b_0 - d_0)$ por r e colocando N_t em evidência

$$\frac{d N_t}{d t} = [r - (p + q) N_t] N_t \quad [4.9]$$

o que mostra que a derivada de N_t em ordem ao tempo (i.e. a variação instantânea da densidade) se anula quando $N_t = 0$ e quando $N_t = r/(p + q)$. Este segundo ponto corresponde a uma situação em que a taxa instantânea de crescimento da população é nula e, portanto, a população permanece inalterada à medida que o tempo passa: é, por definição, um ponto de equilíbrio, neste caso um equilíbrio não-trivial, pois $r/(p+q) > 0$. Represente-se este ponto de equilíbrio por K , ($K = r/(p + q)$). Substituindo agora $(p + q)$ por r/K em [4.9], obtém-se

$$\frac{d N_t}{d t} = r N_t - \frac{r}{K} N_t^2 \quad [4.10]$$

ou

$$\frac{d N_t}{d t} = r N_t \frac{K - N_t}{K} \quad [4.11]$$

EXERCÍCIO. Obter as duas formas da logística [4.10] e [4.11].

Escrita na forma [4.11], a equação logística tem os seus dois principais componentes em evidência: O componente $(r N_t)$ que representa o crescimento da população quando os recursos do meio são muito abundantes em relação à densidade populacional, isto é, quando N_t é muito pequeno em relação a K , e o componente $(K - N_t)/K$, representando o efeito regulador de retroacção negativa, é aproximadamente igual a 1. À medida que N_t cresce para K , o componente regulador toma valores sucessivamente mais pequenos, até que se anula (quando $K = N_t$). Nessa altura a população pára de crescer ($dN_t/dt = 0$). Quando N_t é maior do que K , o termo regulador é negativo e portanto o crescimento é também negativo ($dN_t/dt < 0$), a população decresce até atingir K .

EXERCÍCIO. Geometricamente, a forma diferencial da equação logística (eq. [4.11]) é uma parábola (Fig. 4.1). Demonstrar que, segundo o modelo logístico, o crescimento mais rápido ocorre quando $N_t = K/2$.

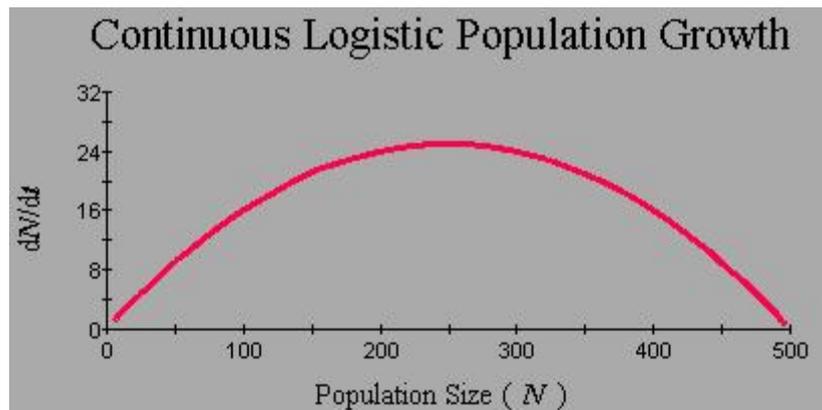


Figura 4.1. Relação entre a taxa de crescimento instantâneo dN_t/dt e a densidade populacional segundo o modelo logístico dos reprodutores contínuos (eq. [4.11]). Notar que $K=500$

As expressões [4.10] e [4.11] representam a equação logística na sua forma diferencial. Para calcular as dimensões da população, N_t , em qualquer instante t , é necessário encontrar a solução da forma diferencial. A solução de [4.11] encontra-se integrando a equação (ver ANEXO abaixo).

O resultado é:

$$N_t = \frac{K N_0}{N_0 + (K - N_0) e^{-rt}} \quad [4.13]$$

Atribuindo valores aos parâmetros K e r , podem-se determinar os sucessivos valores de N_t , à medida que t aumenta, por meio da equação [4.13]. A Figura 4.2 apresenta o resultado deste tipo de exercícios, quer quando a população se inicia com valores acima do equilíbrio ($N_0 > K$) quer quando se inicia abaixo do equilíbrio ($N_0 < K$). Neste último caso, a curva de crescimento tem forma sigmóide: de início exponencial, mas depois inflectindo para uma assíntota em K .

Para terminar, dois apontamentos sobre este modelo de crescimento contínuo. Em primeiro lugar, K é um ponto de equilíbrio estável. Uma vez em K , a densidade populacional já de lá não sai, a menos que seja perturbada por factores extrínsecos à população. Mais, é um ponto *globalmente* estável, pois qualquer que seja o valor inicial de N , com o passar do tempo, N tende sempre para K . Em segundo lugar, a população tende a aproximar-se de K *monotonamente*, sem oscilações, qualquer que seja a grandeza inicial da população e qualquer que seja r (note-se na Fig. 4.2 que r apenas influencia a rapidez com que a população tende para K). K é uma assíntota de N_t .

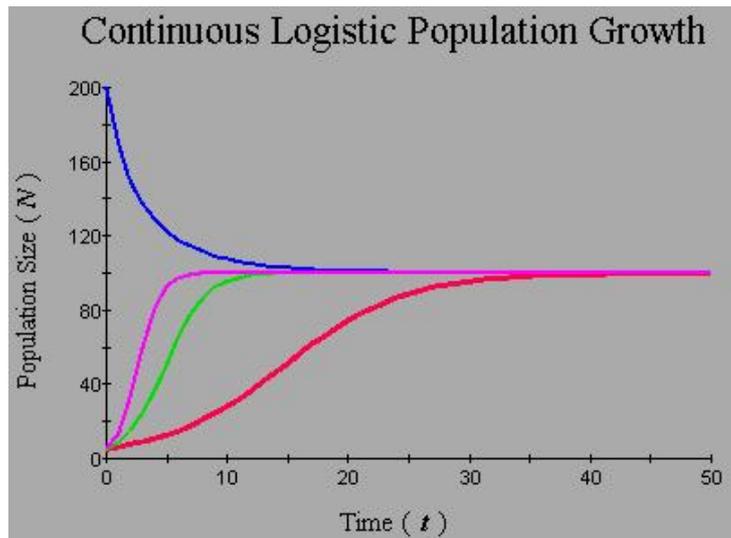


Figura 4.2. Crescimento logístico para diferentes valores de r , usando a forma integral do modelo logístico (eq. [4.13]). O valor de K é sempre 100 e $N_0=5$, excepto na linha azul em que $N_0=200$; na linha azul e vermelha $r=0.2$, na verde $r=0.6$ e na rosa $r=1.1$. Note-se a forma do crescimento quando N_0 se encontra abaixo e acima de K .

4.3 Um modelo contínuo que leva em conta a densidade crítica de rarefacção (O efeito de Allee).

A equação logística, quer no caso dos reprodutores contínuos (eq. [4.11]), quer no caso dos reprodutores sazonais, pressupõe que a população cresce sempre, ainda que tenha densidade muito baixa. De facto, essas são as circunstâncias em que o modelo pressupõe mesmo um crescimento mais rápido, do tipo exponencial (ou do tipo geométrico, no caso dos reprodutores sazonais).

Se bem que *à priori* isto pareça aceitável, uma vez que abundam os recursos para os poucos indivíduos presentes, uma reflexão mais cuidadosa sobre o assunto leva-nos a questionar a legitimidade deste pressuposto. Pelo menos para certas populações, é admissível que haja uma densidade mínima abaixo da qual a probabilidade de encontros efectivos entre indivíduos (ou células reprodutoras) dos dois sexos seja tão baixa que a população não consegue repor a sua densidade no mesmo valor. Pense-se, por exemplo, em populações aquáticas, com reprodução externa, cuja densidade populacional seja muito baixa. Dispersos numa área demasiado grande, indivíduos (ou células) masculinos e femininos, encontram-se demasiado raramente para que sejam deixados para a geração seguinte um número médio mínimo de dois descendentes por casal. Acima dessa densidade, a probabilidade de encontros efectivos é suficiente para fazer a população crescer. Um outro exemplo, é dado por Courchamp *et al* (2000) com o cão selvagem africano (*Lycaon pictus*) (Fig. 4.3). Estes animais vivem e caçam em grupos sociais

organizados, sendo necessária a existência de uma densidade populacional mínima (bastante superior a zero) para os grupos se formarem, as caçadas serem eficazes, os animais sobreviverem e reproduzirem-se.



Figura 4.3. O cão selvagem africano (*Lycaon pictus*) (peso individual em adultos: 17-36 Kg, altura do ombro ao solo: 60-78 cm). Estes animais vivem em grupos sociais coesos, com uma dúzia de adultos, além dos juvenis, e são grandes corredores que caçam de forma cooperativa, principalmente herbívoros, como gazelas e zebras. São um dos predadores em maior risco de extinção em África e existe evidência de exibirem efeito de Allee.

Para estas populações, pode existir uma relação de dependência da densidade *inversa* quando a densidade populacional é baixa (em relação a K). A variação líquida dN/dt pode então ser negativa e, portanto, a população pode diminuir ainda mais. Este tipo de relação é conhecida por *efeito de Allee*, em homenagem a Warder Allee, que o descreveu pela primeira vez em 1931. Outras designações para este efeito, comuns na literatura, são efeito depensatório, ou ainda dependência da densidade positiva (Stephens and Sutherland 1999, Morris 2002).

A densidade *mínima* que corresponde a uma variação populacional (dN/dt) que permite a população manter-se exactamente com a mesma densidade (i.e. $dN/dt = 0$), designa-se por densidade mínima crítica (simbolizo-a por E), ou densidade crítica de rarefacção³. É, evidentemente, muito inferior a K . Entre E e K , existe uma gama de densidades intermédias em que a variação da população é positiva ($dN/dt > 0$).

Na densidade mínima crítica, a população é incapaz de crescer ($dN/dt = 0$), mas também não tem necessariamente que se extinguir: permanece em equilíbrio até que agentes perturbadores a desloquem para cima ou para baixo de E . Se a população crescer ligeiramente acima de E , a probabilidade de encontros efectivos entre indivíduos dos dois sexos aumenta e, imediatamente, $dN/dt > 0$. A população começa então a crescer até K . Se a população descer a uma densidade ligeiramente inferior a E , a

³No caso dos reprodutores sazonais, trata-se da densidade mínima correspondente a uma taxa de incremento (R) exactamente igual a 1, quando a população repõe exactamente a sua densidade na geração seguinte.

probabilidade de encontros diminui o suficiente para que $dN/dt < 0$, e a população tende irreversivelmente para a extinção (Fig 4.4).

EXERCÍCIO Que tipo de equilíbrio é E ?

Wilson and Bossert (1971) notaram que a densidade crítica de rarefação, E, pode ser incluída no modelo logístico clássico se, na equação [4.11], se introduzir um termo que faça com que a variação da densidade populacional seja negativa logo que N seja inferior a E:

$$\frac{d N_t}{d t} = r N_t \frac{K - N_t}{K} \frac{N_t - E}{N_t} \quad [4.14]$$

isto é,

$$\frac{d N_t}{d t} = r \frac{K - N_t}{K} (N_t - E) \quad [4.15]$$

A forma integral de [4.15] (equivalente a [4.13]) é:

$$N_t = E + \frac{(N_0 - E)(K - E)}{(N_0 - E) + (K - N_0) e^{-rt}} \quad [4.16]$$

e permite calcular a densidade populacional no instante t.

Que forma geométrica, correspondente à da Fig. 4.1, terá a equação [4.15] ? A Figura 4.4 ilustra a relação dN/dt contra N em [4.15],

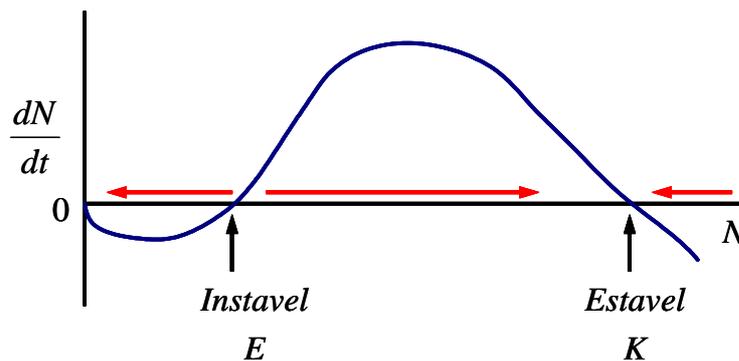


Figura 4.4. Relação entre a taxa de crescimento instantâneo dN_t/dt e N, segundo o modelo logístico que incorpora uma densidade crítica de rarefação (E) (eq. [4.15]). As setas vermelhas indicam a direção de deslocamento de N, para diferentes valores de N. Quando N é superior a E, a densidade populacional tende para o equilíbrio estável K, mas quando N é inferior a E, dN/dt é negativo, ou seja, a variação da população é negativa e, por isso, N diminui ainda mais, tendendo para a extinção de forma irreversível. E é um ponto de equilíbrio instável.

O efeito de Allee é importante porque gera um equilíbrio instável (em E) a baixas densidades populacionais, aumentando a probabilidade de extinção. Explorar comercialmente populações com efeito de Allee, trazendo N para valores muito inferiores a K, pode não conduzir a população a ter maior produtividade, como se assume na Fig. 4.1. A deslocação de N para valores próximos de E é extremamente perigosa, podendo conduzir à extinção de forma irreversível. Mesmo que a exploração da população parasse completamente, depois de N atingir valores inferiores a E, o valor de N não mais pararia de descer (Figura 4.4). Para além da relação entre a densidade populacional actual e K, o sistema de reprodução da espécie em causa e o seu comportamento deve ser tido em consideração. Em princípio, as espécies monógamas devem ser afectadas mais severamente em baixas densidades do que as espécies polígamas.

ANEXO – DEDUÇÃO DA SOLUÇÃO DA EQ. LOGISTICA

Para encontrar a solução integral da equação [4.11] começa-se por separar variáveis, integrando-se em seguida ambos os lados da equação:

$$\frac{d N_t}{N_t dt} = r \left(1 - \frac{N_t}{K} \right)$$

$$\int \frac{d N_t}{N_t \left(1 - \frac{N_t}{K} \right)} = \int r dt$$

$$\int \left(\frac{1}{N_t} + \frac{1}{K} \frac{1}{1 - \frac{N_t}{K}} \right) dN_t = \int r dt$$

Primitivando,

$$\ln N_t - \ln \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) = r t + C$$

Quando $t = 0$, $N_t = N_0$ e portanto a constante de integração C toma os valores presentes no lado esquerdo da equação, substituindo N_t por N_0 :

$$C = \ln N_0 - \ln \left(1 - \frac{N_0}{K} \right)$$

donde,

$$\ln N_t - \ln \left(1 - \frac{N_t}{K} \right) = r t + \ln N_0 - \ln \left(1 - \frac{N_0}{K} \right)$$

multiplicando tudo por -1 e usando a regra da diferença entre logaritmos,

$$\ln \frac{1 - \frac{N_t}{K}}{N_t} = -r t + \ln \frac{1 - \frac{N_0}{K}}{N_0}$$

tirando logaritmos (levantando ambos os lados da equação à base dos logaritmos neperianos) é possível chegar à expressão

$$N_0 \left(1 - \frac{N_t}{K}\right) = \left(1 - \frac{N_0}{K}\right) e^{-rt} N_t$$

multiplicando ambos os lados por K:

$$N_0(K - N_t) = (K - N_0) e^{-rt} N_t$$

A partir desta expressão pode-se explicitar N_t em função de t e pode-se explicitar t em função de N_t :

$$N_t = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0) e^{-rt}} \quad [4.27]$$

$$t = \frac{1}{r} \ln \frac{N_t (K - N_0)}{N_0 (K - N_t)} \quad [4.28]$$

Literatura Citada

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

Courchamp, FT, T Clutton-Brock, and B Grenfell. 2000. Multipack dynamics and the Allee effect in the African wild dog, *Lycaon pictus*. *Animal Conservation* **3**:227-285.

Fowler, CW. 1981. Density dependence as related to life history strategy. *Ecology* **6**:602-610.

Morris, DW. 2002. Measuring the Allee effect: positive density dependence in small mammals. *Ecology* **83**:14-20.

Roughgarden J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. MacMillan Pub., NY.

Stephens, PA, and WJ Sutherland. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:401-405.

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.

Roughgarden J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. MacMillan Pub., NY.

Wilson EO, and WH Bossert. 1971. *A Primer of Population Biology*. Sinauer