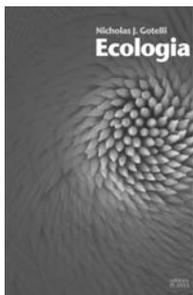


Nicholas J. Gotelli

Ecologia

editora
PLANTA



A CAPA

Palitos de dente. Na natureza, nem sempre a realidade se mostra facilmente. Neste livro, voce encontrará ferramentas para enxergar os padrões verdadeiros da natureza.

Esses padrões são revelados capítulo a capítulo, assim como a ilustração que abre cada um deles.

Copyright © Sinauer Associates

Capa: Visualitá Programação Visual

Diagramação: Marcelo C.Manduca

Revisão: Angela Midori F. Pacheco

Dados de catalogação na Publicação (CIP) Internacional

Gotelli, Nicholas J.

Ecologia/ Nicholas J. Gotelli tradução Gonçalo Ferraz – Londrina:
Editora Planta

Titulo Original:

A Primer of Ecology / Nicholas J. Gotelli – Sinauer Associates

Inclui bibliografia

1.Ecologia 2.Modelos Matemáticos 3.Populações 4.Comunidades

CDU 577.486

CDD 639.9

ISBN 85-99144-04-9

Depósito legal na Biblioteca Nacional

Impresso no Brasil Printed in Brazil

2007

Sumário

PREFÁCIO À EDIÇÃO BRASILEIRA	VII
Agradecimentos	VIII
A Organização deste Livro	IX
O Conteúdo deste Livro	X
Precedentes deste Livro	XI
Algumas Idéias para o Professor	XI
AO ALUNO	XIII

CAP 1: CRESCIMENTO EXPONENCIAL 1

PREVISÕES E APRESENTAÇÃO DO MODELO	2
Elementos do Crescimento Populacional	2
Projetando o Tamanho da População	6
Calculando o Tempo de Duplicação	8
PRESSUPOSTOS DO MODELO	9
VARIAÇÕES DO MODELO	11
Crescimento Contínuo versus Crescimento Discreto	11
Estocasticidade Ambiental	14
Estocasticidade Demográfica	16
EXEMPLOS EMPÍRICOS	20
Faisões da Ilha <i>Protection</i>	20
Ursos Pardos do Parque Nacional de <i>Yellowstone</i>	21
PROBLEMAS	24

CAP 2: CRESC. LOGISTICO DE POPULAÇÕES 25

APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO	26
Denso-Dependência	26
Capacidade de Suporte	28

PRESSUPOSTOS DO MODELO	31
VARIAÇÕES DO MODELO	32
Retardos	32
Crescimento Populacional Discreto	34
Variação Aleatória da Capacidade de Suporte	38
Variação Periódica na Capacidade de Suporte	39
EXEMPLOS EMPÍRICOS	40
O Tico-Tico Cantador da Ilha de Mandarte	40
Dinâmica Populacional de Ascídias Subtidais	42
Crescimento Logístico e o Colapso das Populações Pesqueiras	44
PROBLEMAS	48

CAP 3: CRESC. POPULACIONAL ESTRUTURADO ■ 49

APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO	50
Crescimento Exponencial com Estrutura Etária	50
Notação para Idades e Classes Etárias	50
O Perfil de Fecundidade [$b(x)$]	52
O Perfil de Sobrevivência [$l(x)$]	53
Perfis de Fecundidade na Natureza	53
Perfis de Sobrevivência na Natureza	55
Probabilidade de Sobrevivência [$g(x)$]	55
Calculando a Taxa Líquida de Reprodução (R_0)	57
Calculando o tempo de Geração (G)	57
Calculando a Taxa Intrínseca de Crescimento (r)	58
Descrevendo a Estrutura Etária da População	59
Calculando Probabilidades de Sobrevivência para Classes Etárias (P_i)	60
Calculando Fertilidades para Classes Etárias (F_i)	61
A Matriz de Leslie	62
Distribuições Etárias Estáveis e Estacionárias	63
PRESSUPOSTOS DO MODELO	66
VARIAÇÕES DO MODELO	67
Derivação da Equação de Euler	67
Valor Reprodutivo	68
Estratégias de Vida	70
Crescimento Populacional com Estrutura de Tamanhos e de Estados	72
EXEMPLOS EMPÍRICOS	75
Tabelas de Vida para Esquilos-do-Chão	75

Matriz de Projeção de Estados para o Cardo 78

PROBLEMAS 81

CAP 4: METAPOPLAÇÕES 83

APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO 84

Metapopulações e Risco de Extinção 85

Um Modelo de Dinâmica de Metapopulações 87

PRESSUPOSTOS DO MODELO 89

VARIAÇÕES DO MODELO 90

Modelo de Ilha-Continente 90

Colonização Interna 91

O Efeito de Resgate 93

Outras Variações 94

EXEMPLOS EMPÍRICOS 96

A Borboleta-de-São-Francisco 96

Besouros Carabídeos em Brejos da Holanda 97

PROBLEMAS 100

CAP 5: COMPETIÇÃO 101

APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO 102

Interações Competitivas 102

O Modelo de Competição de Lotka-Volterra 103

Coefficientes de Competição 104

Soluções de Equilíbrio 105

O Espaço de Fase 106

Soluções Gráficas para o Modelo de Competição de Lotka-Volterra 110

O Princípio da Exclusão Competitiva 114

PRESSUPOSTOS DO MODELO 117

VARIAÇÕES DO MODELO 117

Predação Intraguilda 117

EXEMPLOS EMPÍRICOS 119

Competição entre invertebrados de areias interdidas 119

A Forma de uma isocline de Gerbil 122

PROBLEMAS 127

CAP 6: PREDACÃO 129

APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO	130
Modelando o Crescimento Populacional das Vítimas	130
Modelando o Crescimento Populacional dos Predadores	131
Soluções de Equilíbrio	132
Soluções Gráficas para o Modelo de Competição de Lotka-Volterra	133
VARIAÇÕES DO MODELO	137
Incorporando uma Capacidade de Suporte para a Vítima	138
Incorporando uma Capacidade de Suporte para a Vítima	138
Modificando a Resposta Funcional	140
O Paradoxo do Enriquecimento	145
Incorporando outros Fatores na Isoclina da Vítima	147
Modificando a Isoclina do Predador	148
EXEMPLOS EMPÍRICOS	151
Ciclos Populacionais de Lebres e Lincês	151
Ciclos Populacionais do Lagópode Escocês	154
PROBLEMAS	158

CAP 7: BIOGEOGRAFIA DE ILHAS 159

PRESSUPOSTOS DO MODELO	138
APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO	160
A Hipótese da Diversidade de Habitat	162
A Relação Espécies-Área	160
O Modelo de Equilíbrio da Biogeografia de Ilhas	163
PRESSUPOSTOS DO MODELO	169
VARIAÇÕES DO MODELO	170
Curvas não-lineares de Imigração e Extinção	170
Efeitos de Área e de Distância	171
O Efeito de Alvo	173
O Efeito de Resgate	172
O Modelo de Amostragem Passiva	173
EXEMPLOS EMPÍRICOS	176
Aves Nidificantes de <i>Eastern Wood</i>	178
Aves Nidificantes nas Ilhas do Lago <i>Pymatuning</i>	178
Insetos em Ilhas de Mangue	176
PROBLEMAS	181

CAP 8: SUCESSÃO 183

APRESENTAÇÃO E PREVISÕES DO MODELO	184
Três Modelos Verbais de Sucessão	184
Definindo os Estados	187
Modelos Matriciais de Sucessão	187
Construindo um vetor de Estados	188
Especificando a Unidade do Tempo	188
Construindo a Matriz de Transição	189
Diagramas de Setas	190
Projetando a Transformação da Comunidade	190
Determinando o Equilíbrio	192
Matrizes de Transição e Vetores de Estados: Duas Interpretações	194
PRESSUPOSTOS DO MODELO	194
VARIAÇÕES DO MODELO	195
Modelo de Facilitação	196
Regresso aos Modelos de Sucessão	196
Modelo de Inibição	198
Modelo de Tolerância	198
Outros Modelos	199
Comparações entre Modelos	199
EXEMPLOS EMPÍRICOS	202
Dinâmica Markoviana na Vegetação de um Deserto	202
Modelos de Sucessão em Recifes de Coral	204
PROBLEMAS	208
APÊNDICE	209
Construindo um Modelo Populacional	209
A Derivada: Velocidade da População	209
Modelando o Crescimento da População	211
Achando a Solução de Equilíbrio	212
Analisando a Estabilidade do Equilíbrio	213
A Integral: Projetando o Crescimento da População	218
GLOSSÁRIO	221
LITERATURA CITADA	243
ÍNDICE REMISSIVO	251

Prefácio à Edição Brasileira

Este livro nasceu do meu desapontamento com os grandes manuais de ecologia – eles são caros para o estudante e sempre têm muito mais material do que eu posso apresentar num curso semestral de ecologia e evolução. Apesar do seu tamanho, a maioria destes livros não consegue ajudar os alunos na tarefa mais difícil dos cursos de ecologia: a compreensão dos modelos matemáticos. Muitos textos modernos excluem ou diluem o material matemático e quantitativo, deixando o aluno com um produto intelectualmente desventrado. Alguns textos (e professores) mais tradicionais, que optam por apresentar os modelos matemáticos também falham ao assumir que os detalhes matemáticos são óbvios, passando por cima das derivações e deixando de apresentar sucinta e explicitamente os pressupostos e as previsões de cada modelo.

Após alguns anos de ensino, eu decidi transformar minha apostila de ecologia num texto que resolvesse estes problemas. Eu não sou matemático, nem recebi treinamento formal em estatística ou modelagem. Este livro representa minha tentativa “autodidata” de entender a matéria, de forma a poder explicá-la mais claramente aos meus alunos. Desde a publicação original em 1995, o livro passou por três edições e foi usado por milhares de estudantes em centenas de faculdades e universidades. Tenho a maior satisfação na publicação desta edição em Português e espero que o livro encontre uma audiência receptiva entre os estudantes e cientistas de língua Portuguesa no Brasil e em outras partes do mundo.

O título original deste livro, em Inglês, é “*A Primer of Ecology*”, que significa literalmente “Uma Cartilha de Ecologia”. Tanto o Inglês ‘*primer*’ como o Português “cartilha” designam um texto simples e elementar, apropriado para o ensino de material básico a crianças. Pode parecer estranho aplicar este título a um livro cheio de fórmulas matemáticas, mas na verdade o nome é bem apropriado. Este texto apresenta os elementos centrais da ecologia e explica os fundamentos matemáticos desses elementos de forma simples e em linguagem direta.

Embora a população mundial de humanos e de cientistas continue aumentando exponencialmente, a comunidade global de ecólogos é surpreendentemente pequena. Por isso, existe uma boa chance de nossos caminhos se cruzarem um dia. Se isso acontecer, eu gostaria muito de conhecer você. Gostaria de conversar sobre a sua pesquisa e suas aulas e até talvez de tomar com você a minha primeira vitamina ! (veja Capítulo 5, página 102)

Agradecimentos

Primeiro, agradeço ao Gonçalo Ferraz por me contactar propondo a tradução desta “cartilha” do seu original em Inglês, para o Português. A boa tradução do Gonçalo preservou tanto o estilo como os detalhes do original, permitindo até que eu corrigisse alguns erros nos problemas do Capítulo 8. O seu trabalho e entusiasmo criaram este livro em bem menos tempo do que eu imaginei possível. Estou grato a todos os alunos e professores que testaram a “cartilha” e me enviaram sugestões e comentários ao longo dos últimos 10 anos. Peter Bayley, Stewart Berlocher, Carol Boggs, e Sharon Strauss compartilharam comigo as reações detalhadas dos seus alunos. Tony Pakes me educou com respeito às sutilezas das equações de crescimento estocástico. Steve Jenkins e Juan Martinez-Gómez encontraram separadamente um erro insidioso na equação do valor reprodutivo.

Gonçalo Ferraz agradece a Angela Midori F. Pacheco pela incansável atenção ao detalhe na revisão do texto em Português. Jerry Penha foi o primeiro colega brasileiro a sugerir a necessidade desta tradução. O entusiasmo do Jerry e dos seus colegas na Universidade Federal de Mato Grosso convenceram o Gonçalo da viabilidade de uma edição brasileira. Efraim Rodrigues, da Editora Planta, acolheu a idéia logo após o primeiro contato e conduziu eficazmente todos os procedimentos necessários para a publicação do livro. Vários colegas do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, em Manaus, responderam a freqüentes consultas sobre detalhes de tradução, em particular, Henrique Nascimento, Tiago Izzo e Ana Andrade. José Luis Camargo e André Levy revisaram a tradução do glossário, numa tentativa de uniformizar a terminologia ecológica de Portugal e do Brasil.

Cada capítulo do original beneficiou de revisões detalhadas por um número de colegas, incluindo Hal Caswell, Rob Colwell, Andy Dobson, Lev Ginzburg, Bob Holt, Steve Jenkins, Mark Lomolino, Bob May, Janice Moore, Craig Osenberg, Mary Price, Bob Ricklefs, Joe Schall, Peter Stiling, Nick Waser e Guiyan Yan. O Capítulo 5 deve particularmente a Rob Colwell. A organização deste capítulo, a reformulação do princípio de exclusão competitiva e a “analogia da vitamina” vieram todos dos meus apontamentos da disciplina de ecologia de comunidades lecionada por Colwell na graduação da Universidade da Califórnia, em Berkeley (Inverno de 1980). Shahid Naeem desenhou as ilustrações da capa e dos cabeçalhos dos capítulos na edição norte-americana; Neil Buckley corrigiu

minha gramática e detectou atentamente vários erros de digitação nas edições em Inglês. Agradeço a Gary Entsminger pelas extensas conversas sobre a natureza dos modelos ecológicos, conselhos práticos de programação e todas as firulas de guitarra que eu roubei dele ao longo dos anos. Acima de tudo, agradeço à minha esposa, Maryanne Kampmann, pelo seu amor e apoio, e por cuidar do jardim em frente à minha janela enquanto eu escrevia.

A Organização Deste Livro

Neste livro, eu tento fazer uma apresentação concisa, mas detalhada dos principais modelos matemáticos da ecologia de populações e de comunidades. Todos os capítulos seguem o mesmo formato:

Apresentação e Previsões do Modelo deriva os modelos com base em princípios básicos para que os alunos possam entender de onde vêm as equações. As equações essenciais são assinaladas a sombreado, mas também se apresentam algumas expressões algébricas intermediárias que servem apenas para mostrar ao leitor como se chega do ponto A ao ponto B. Depois de esclarecer as equações, partimos para a explicação das previsões do modelo. Eu me baseei principalmente em métodos gráficos porque estes tendem a ser mais didáticos que as soluções algébricas das equações. Embora a maioria dos modelos deste livro utilize equações diferenciais contínuas, o aluno não precisa integrar nem diferenciar equações para poder acompanhar o material. Em vez disso, eu coloquei ênfase na interpretação biológica das variáveis do modelo e em como as previsões mudam em função das alterações nestas variáveis. O material apresentado nesta seção, em cada capítulo, aparece de uma forma ou de outra em quase todos os cursos introdutórios de ecologia.

Pressupostos do Modelo lista os pressupostos matemáticos e biológicos subjacentes às equações. Este material é apresentado em quase todos os livros de texto, mas normalmente aparece espalhado ou escondido no meio do texto.

Variações do Modelo explica modelos relacionados que normalmente se podem derivar a partir do levantamento de um ou mais pressupostos básicos. Nesta seção, eu incluí tópicos apropriados para cursos avançados ou de graduação, incluindo modelos de estocasticidade ambiental e demográfica, modelo de crescimento populacional com estrutura de estados, isoclinas predador-presa não lineares, predação intraguilda e amostragem passiva.

Exemplos Empíricos inclui dois ou três estudos de campo que ilustram a utilidade dos modelos. Os exemplos se restringem a estudos de campo que realmente medem parâmetros relevantes para os modelos, embora em alguns casos tenha sido muito difícil encontrar exemplos apropriados. Normalmente, os estudos em que os modelos não conseguem prever os padrões observados na natureza são mais instrutivos que aquele que tem um sucesso aparente.

Problemas dão ao aluno a oportunidade de trabalhar com as equações e entender o seu comportamento através da introdução de valores numéricos. Os exercícios consistem em “histórias empíricas” altamente simplificadas que, no entanto, ensinam o aluno a aplicar os conceitos do modelo a dados empíricos e permitem uma compreensão mais intuitiva das equações. Apresentam-se também soluções detalhadas de cada conjunto de problemas. Os problemas avançados, correspondentes ao material em “Variações do Modelo”, aparecem marcados com um asterisco.

Os símbolos e os nomes das variáveis são uma causa freqüente de confusão entre os alunos. Eu tentei utilizar os símbolos que aparecem na maioria dos livros de ecologia, mas introduzi algumas alterações que me pareciam mais claras. Por consistência, o texto em Português utiliza exatamente os mesmos símbolos e nomes de variáveis da edição original. Este livro inclui muito poucas referências à literatura, que aparecem apenas como uma ligação às fontes das equações e dos exemplos. Novos termos são introduzidos em **negrito** e explicados com maior detalhe no Glossário. O Apêndice apresenta uma breve explicação de como (e por que) as equações diferenciais são utilizadas em ecologia.

O CONTEÚDO DESTE LIVRO

Os Capítulos 1-4 apresentam modelos de uma só espécie, enquanto os Capítulos 5-7 apresentam modelos de duas ou mais espécies. No Capítulo 1, o modelo de crescimento exponencial é desenvolvido cuidadosamente a partir de princípios básicos. Os tópicos avançados incluem a estocasticidade ambiental e demográfica. No Capítulo 2, aparece o modelo de crescimento logístico, desenvolvido como uma extensão do modelo de crescimento exponencial que incorpora densidade-dependência nas taxas de natalidade e mortalidade. Também se descreve o crescimento discreto com caos, assim como variações aleatórias e periódicas na capacidade de suporte. O Capítulo 3 cobre o crescimento exponencial em populações com estrutura etária. Neste caso, os tópicos avançados incluem a derivação da equação de Euler, o valor reprodutivo e os modelos matriciais com estrutura de estados.

O Capítulo 4 reflete meu próprio interesse nos modelos de metapopulação. Estes modelos levantam o pressuposto irrealista da ausência de migração de indivíduos, e apresentam as equações mais simples para populações abertas. Existe uma analogia estreita entre os nascimentos e mortes de indivíduos numa população local e a colonização e extinção de populações numa metapopulação. Também existe uma forte ligação conceitual entre os modelos monoespecíficos de metapopulação e o modelo de biogeografia de ilhas de MacArthur-Wilson, que é desenvolvido no Capítulo 7. Embora os modelos de metapopulação estejam apenas começando a aparecer nos livros de texto, eles são uma ferramenta importante no estudo da dinâmica de populações em paisagens fragmentadas e podem ter aplicações na biologia de conservação.

Os Capítulos 5 e 6 fazem a apresentação corrente dos modelos de competição e predação com duas espécies, e incluem algumas variações mais complexas com isoclinas não-lineares. O Capítulo 5 desenvolve um modelo de predação intra-guilda, onde uma espécie atua simultaneamente como predador e competidor. O Capítulo 6 inclui uma discussão de modelos de parasita-hospedeiro e toca brevemente no problema dos ciclos populacionais. Ambos os capítulos colocam ênfase na utilização de diagramas de espaço de fase como uma importante ferramenta gráfica da modelagem em ecologia. O Capítulo 7 apresenta o modelo de equilíbrio de MacArthur-Wilson como uma possível explicação para a relação espécies-área. Os modelos de diversidade de habitat e de amostragem passiva são também apresentados como hipóteses alternativas.

O Capítulo 8 apresenta um modelo de Markov da sucessão ecológica. Este modelo fornece uma estrutura simples para entender como as comunidades mudam ao longo do tempo e pode ser relacionado com descrições anteriores de facilitação, inibição e tolerância. Ele assenta nas técnicas de multiplicação de matrizes que foram introduzidas no Capítulo 3, no contexto da matriz de Leslie.

PRECEDENTES DESTE LIVRO

Este livro foi inspirado por dois textos de ecologia anteriores. O primeiro foi “*A Primer of Population Biology*” de E. O. Wilson e W. H. Bossert. Este livro notável, publicado originalmente em 1971, tem sido usado por milhares de estudantes. A sua prosa concisa, tamanho modesto e problemas quantitativos introduziram uma geração de estudantes aos aspectos matemáticos da ecologia e da genética de populações. O segundo foi “*Theoretical Ecology*”, editado por R. M. May. Os capítulos de revisão escritos por May forneceram uma estrutura concisa para os Capítulos 1, 2, 5, e 6 deste livro, que apresentam praticamente o mesmo material, de uma forma expandida.

Sob o risco de repetir o óbvio, esta “cartilha” não substitui um livro de texto extensivo. Pela sua brevidade, ela ignora completamente muitos tópicos importantes da ecologia, que não são facilmente resumíveis em modelos matemáticos simples. Eu espero que o seu formato conciso e o preço modesto justifiquem o seu uso como um texto suplementar. Se esta “cartilha” ajudar os estudantes a entender o desenvolvimento, aplicação e limitações dos modelos matemáticos em ecologia, então eu terei atingido o meu objetivo.

ALGUMAS IDÉIAS PARA O PROFESSOR

Esta “cartilha” foi planejada tendo em mente dois tipos de disciplina. Primeiro, ela pode servir como um texto suplementar em grandes disciplinas introdutórias de ecologia para alunos da graduação. O material incluído em “Apresentação e Previsões do Modelo” e “Pressupostos do modelo” assume que os alunos tiveram apenas o equivalente a um semestre de cálculo e que provavelmente já

esqueceram quase tudo o que aprenderam. Na minha disciplina introdutória na Universidade de Vermont (> 100 alunos), eu ensino todo o material básico dos Capítulos 1, 2, 3, 5, 6, e 7. Embora eu não explique as equações do Capítulo 4, eu incluo os princípios básicos de metapopulações e alguns exemplos empíricos. Todos os problemas sem asterisco, em qualquer dos capítulos, são apropriados para uma disciplina introdutória.

Eu também uso este livro numa disciplina de ecologia de comunidades (< 25 alunos), com alunos avançados da graduação e alunos do primeiro ano da pós-graduação. Nesta disciplina, eu trato o material introdutório como uma revisão concisa e gasto mais tempo desenvolvendo os tópicos em “Variações do Modelo”. Este material mais avançado assume um conhecimento mínimo de cálculo e algum nível de contato com conceitos básicos de probabilidades e estatística, médias e variâncias. Alguns conhecimentos de álgebra de matrizes são úteis, mas não indispensáveis, para a compreensão dos tópicos avançados no Capítulo 3. Neste nível podem-se utilizar os problemas com e sem asterisco.

Minha esperança é de que este livro seja útil para dois tipos de professores. Aqueles que preferem uma abordagem quantitativa como eu, podem usar o livro como um guia para aulas onde se desenvolvem modelos de ecologia a partir de princípios básicos. A resolução de problemas é essencial para um curso deste tipo e a maioria dos problemas no final dos capítulos funciona bem como pergunta de exame.

Outros professores podem preferir não gastar tanto tempo com modelos. Quando assim for, o livro pode servir como um manual para os alunos aprenderem os detalhes dos modelos por conta própria. Neste caso, talvez o professor prefira dar mais importância aos pressupostos dos modelos e aos exemplos empíricos, deixando de lado a resolução de problemas.

Os manuais de ecologia continuam se tornando cada vez maiores e mais caros, dificultando a justificação de um texto suplementar. Todavia, por melhores que sejam os manuais convencionais, nenhum deles trata os modelos matemáticos com a atenção e o detalhe que eles merecem. Eu espero que este livro facilite o seu ensino e ajude seus alunos a entender melhor os modelos ecológicos. Para mim esta foi sempre a parte mais estimulante e mais grata do ensino da ecologia.

Ao Aluno

A pergunta mais freqüente que me é colocada pelos alunos de iniciação à ecologia é, “Porque precisamos usar tanta matemática para estudar ecologia?” Muitos alunos se matriculam na minha disciplina esperando ouvir falar de baleias, aquecimento global e destruição das florestas tropicais. Em vez disso, eles se deparam com o crescimento exponencial, tempo de duplicação e taxas de crescimento per capita. As duas listas de tópicos não são desconectadas. Mas para poder começar a resolver os problemas ecológicos complexos, precisamos entender as bases. Tal como um engenheiro mecânico precisa entender os princípios da física para construir uma represa, um biólogo da conservação precisa entender os princípios da ecologia para salvar uma espécie.

A ecologia é a ciência que estuda a distribuição e a abundância. Em outras palavras, estamos interessados em prever onde os organismos ocorrem (distribuição), e o tamanho das suas populações (abundância). Os estudos de ecologia dependem de medições da distribuição e abundância na natureza, portanto precisamos da matemática e da estatística como ferramentas para sintetizar e interpretar estas medições.

Mas porque precisamos dos modelos matemáticos? Uma resposta é que precisamos de modelos para fazer frente à complexidade da natureza. Podemos gastar uma vida inteira medindo diferentes componentes da distribuição e abundância sem que isso nos leve a uma compreensão particularmente clara da ecologia. Os modelos matemáticos funcionam como um ‘mapa rodoviário’ simplificado que nos ajuda a direcionar a atenção e a escolher exatamente o que medir na natureza.

Os modelos também geram previsões testáveis. Ao tentar verificar ou refutar estas previsões, nosso conhecimento da natureza avança muito mais rápido do que se tentarmos medir tudo e mais alguma coisa sem seguir um plano. Os modelos acentuam a distinção entre os *padrões* que observamos na natureza e os diferentes *mecanismos* que podem causar esses padrões.

Existem dois perigos inerentes à utilização de modelos matemáticos em ecologia. O primeiro perigo é que a gente construa modelos complexos demais.

Quando isto acontece, os modelos podem incluir muitas variáveis que nunca conseguiremos medir na natureza e as soluções matemáticas podem ser complexas demais. Por isso, os modelos ecológicos mais úteis são normalmente os mais simples, e foram eles que receberam mais atenção neste livro.

O segundo perigo é que a gente esqueça que os modelos são representações abstratas da natureza. Não importa quão lógico um modelo possa parecer, nada indica que a natureza seja obrigada a seguir as suas regras. Enfocando cuidadosamente os pressupostos do modelo, poderemos conseguir identificar os aspectos em que ele pode se distanciar mais da realidade. Como você poderá ver nos exemplos deste livro, frequentemente os modelos nos ensinam mais sobre a natureza quando as suas previsões não se ajustam às nossas observações de campo.

Esta “cartilha” pretende desmistificar os modelos matemáticos usados na ecologia. Muitas das equações deste livro aparecerão também num livro de texto. No entanto, o livro de texto apresentará pouca ou nenhuma informação sobre a proveniência das equações, enquanto a “cartilha” as desenvolve passo a passo. Eu espero que este livro possa ajudar você a entender os modelos matemáticos e a apreciar melhor os seus atrativos e limitações.

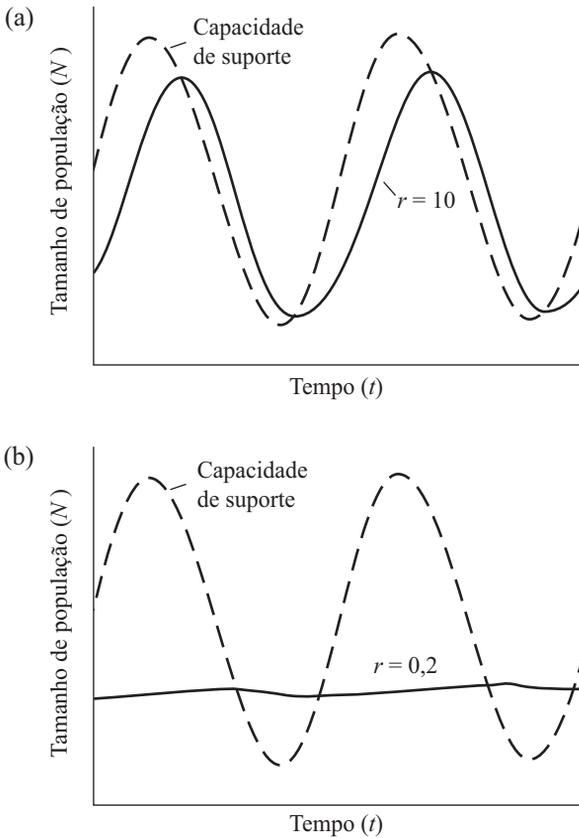
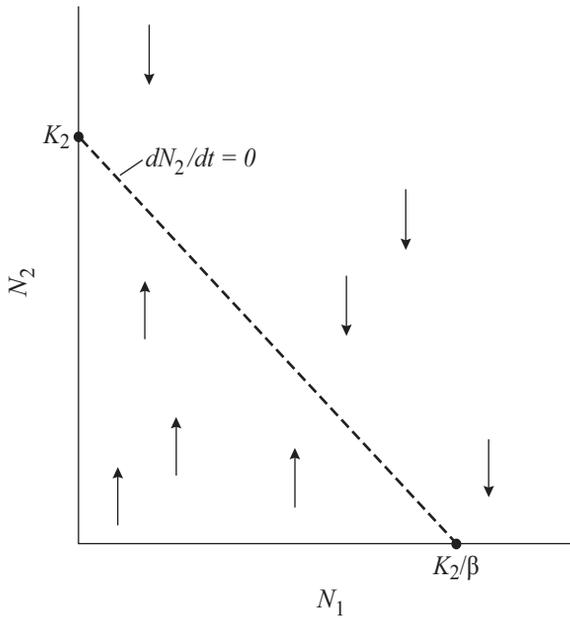


Figura 2.9 Crescimento logístico com variação periódica na capacidade de suporte. A capacidade de suporte do ambiente varia de acordo com uma função co-seno. Tal como na variação aleatória, a população com taxa de crescimento alta ($r = 10$) tende a acompanhar a variação (a), e a população com taxa de 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



SOLUÇÕES GRÁFICAS PARA O MODELO DE COMPETIÇÃO DE LOTKA-VOLTERRA

Cenário 1: A espécie 1 vence a competição. A Figura 5.5 mostra uma configuração possível das isoclinas no espaço de fase: a isoclinha da espécie 1 está inteiramente acima da isoclinha da espécie 2. Neste caso, o espaço de fase está dividido em três regiões. Na região de baixo, à esquerda, estamos sob as isoclinas de ambas as espécies e ambas as espécies podem aumentar. Isto é representado por duas setas unidas na base, uma horizontal e a outra vertical. O deslocamento conjunto das duas populações é representado pelo vetor soma, uma seta que aponta para o canto superior direito do gráfico. Inversamente, se estivermos na parte superior direita do espaço de fase, estaremos acima das isoclinas de ambas as espécies. Ambas as populações diminuirão e o vetor soma apontará para a origem do gráfico.

A situação fica mais interessante na região entre as isoclinas. Aqui, estamos *abaixo* da isoclinha da espécie 1, logo a sua população aumenta de tamanho e a seta horizontal aponta para a direita. No entanto, estamos *acima* da isoclinha da espécie 2, por isso a sua população diminui e a seta vertical aponta para baixo. O vetor soma aponta para baixo e para a direita, o que leva a população em di

Índice Remissivo

- AIDS, vírus da, 157
- Alelopatia, 102
- Alimentação máxima, taxa de (k), 142
- Allee, efeito de
 - numa população de ascídias (fig.), 44-45
 - tamanho da população de vítimas e, 145
- Allee, Warder C., 225
- Ambrosia*, em comunidades de deserto, 201-204
- Amostragem passiva, modelo de, 173-176, 178-180
- Amplitude, de ciclo populacional, 32-34
- Anchova, rendimento ótimo (fig.), 44-46
- Área (A), número de espécies e, 160-163
- Área relativa, 173-174
- Área, efeito da, 162
 - modelo de equilíbrio e (fig.), 171-172
- Árvores
 - modelo com estrutura de tamanhos, 73-75
 - respostas denso-dependentes, 33-34
 - tempo de duplicação, 8-9
- Ascidia mentula*, flutuações populacionais (fig.), 41-45
- Ascídias, 84
 - flutuações populacionais (fig.), 41-45
- Autômato celular, 199-201
- Aves
 - estudo de imigração/extinção, 177-180
 - estudo de riqueza de espécies (fig.), 178-180
 - flutuações populacionais (fig.), 40-44
 - relação espécies-área (fig.), 160-163
- Avicennia marina*, tempo de duplicação, 8-9
- Bactéria, tempo de duplicação, 8-9
- Bacteriófago T, tempo de duplicação, 8-9
- Banco de sementes, 4-5
- Besouros carabídeos, estudo de metapopulação (fig.), 97-99
- Besouros da farinha. *ver Tribolium*
- Besouros, estudo de metapopulação (fig.), 97-99
- Biogeografia de ilhas
 - hipótese da diversidade de habitat, 160-163
 - modelo de equilíbrio da (fig.), 163-169
 - relação espécies-área e (fig.), 160-163
- Bismark, relações espécies-área no arquipélago de (fig.), 160-163
- Borboleta de São Francisco, estudo de metapopulação (fig.), 95-98
- Borboleta-de-São-Francisco, estudo de metapopulação (fig.), 95-98
- Bos taurus*, 8-9
- Calathus melanocephalus*, estudo de metapopulação (fig.), 97-99
- Caos, flutuação populacional, 34-36
 - divergência de trajetórias populacionais (fig.), 36
- Capacidade de suporte (K), 26-32
 - da população de predadores (fig.), 148-153
 - da população de vítimas (fig.), 138-140
 - no modelo de competição de Lotka-Volterra, 104, 107-109, 116-117
 - rendimento ótimo e, 44-46
 - retardos e, 35-36
 - variação da (fig.), 38-41
- Caraíbas, relação espécies-área em aves das (fig.), 160-163

- Cardo, flutuações populacionais (fig.), 77-80
- Censo pós-reprodutivo, 60-61, 222
- Chuva de propágulos, 90-92
efeito de resgate e, 92-94
- Ciclo limite de dois pontos, 34-36
- Ciclo limite estável, 32-34
- Ciclos
em populações de lagópode (fig.), 153-157
em populações de lebre e linco (fig.), 151-154
estabilidade de, 148-149
na capacidade de suporte (fig.), 38-41
no modelo de crescimento logístico (fig.), 29-30, 37-38
no modelo de predação de Lotka-Volterra (fig.), 135-138
no tamanho da população (fig.), 32-36
- Classe etária, 59-60
fertilidade e, 60-63
notação para, 50-52
probabilidade de sobrevivência e, 60-61, 63
- Climax, comunidade, 186-187
- Coefficiente de interação, 118-119
- Coexistência (fig.), 111-113, 115-117
- Coexistência na competição (fig.) 111-113, 115
- Colonização externa, 90-92, 93
- Colonização interna, 90-92
- Colonização local, modelo de metapopulação e, *ver* Colonização, 89-90
- Colonização, 176-178 *ver* Imigração e Colonização interna
efeito de resgate e, 92-94
modelo de equilíbrio e, 170
modelo ilha-continente e (fig.), 90-92
- Competição entre duas espécies. *ver* Lotka-Volterra, modelo de competição
- Competição interespecífica *ver* exclusão competitiva, 103-104
analogia gráfica (fig.) 106, 110-113
- Competição intra-específica, 103-104
- Competição por exclusão, 102
- Competição por exploração, 102
- Competição por interferência, 102
- Competição, coeficientes de (α, β) (fig.), 104-106
no modelo de competição de Lotka-Volterra, 116-117
- Competição, definição, *ver* Lotka-Volterra, modelo de competição, 117-118
gráfico de espaço de fase (fig.), 106-113
inter vs. intra-específica, 103-104, 105
tipos de, 102-104
- Compromissos, 70
- Comunidade climax, 186-187
- Contínuo, crescimento populacional, 11-12
- Coorte, *ver* classe etária, 53-54
número de sobreviventes $[S(x)]$, 53-55
- Coorte, tabela de vida de, 66-67
- Corais, modelo com estrutura de tamanhos, (fig.), 72-75
- Corais, sucessão de comunidades em recifes, 203-206
- Corruíra-de-Zapata, 162-163
- Crescimento contínuo, modelo de, 11-15
- Crescimento discreto, modelo de, 11-15, 20-36
- Crescimento exponencial, modelo de, 2-8
crescimento contínuo vs. crescimento discreto, 11-15
estocasticidade ambiental, 14-17
estocasticidade demográfica, 16-21
estrutura etária e, 50, 63-66
exemplos de, 20-23
modelo de metapopulação e, 87-88
pressupostos, 9-11
taxa de crescimento populacional em função do tamanho da população (fig.), 30-31
teoria da seleção natural e, 11
trajetórias (fig.), 7
vs. modelo de crescimento logístico, 26
- Crescimento populacional
com estrutura de estados ou de idades, 72-74
com estrutura etária, 50
de predadores, 131-133
de vítimas, 137-138
discreto, 11-15
elementos do, 2-8
modelagem de, 211-213
modelo exponencial, 5-12
modelo logístico, 26-33
projetando, 218-220
retardos e, 10
- Crescimento populacional, taxa de (dN/dt) , 3 (fig.) *ver* Taxa de crescimento instantânea (fig.), 3
- Cruza-bico-de-asa-branca, 159, 162-163

- Curva de natalidade, 215
- Curva de sobrevivência tipo I (fig.), 55-57, 224
- Curva de sobrevivência tipo II (fig.), 55-57, 224
- Curva de sobrevivência tipo III (fig.), 55-57, 224
- Curvas
de imigração e de extinção (fig.), 164-165, 167-171
de sobrevivência (fig.), 55-58
- Darlington, regra de, 160
- Darwin, Charles, 11-12
- Dendroica caerulescens*, denso-dependência em, 84
- Densidade de atividade, estudo de competição de gerbis, 122-126
- Densidade populacional. *ver* Capacidade de suporte
de esquilos-do-chão, 74-78
seleção *r-K* e, 71-72
taxa de crescimento e, 26-27
- Densidade, modelo de equilíbrio e, 170
- Densidade, processos independentes da, 26
- Denso-dependência linear, 30-31
- Denso-dependência nas taxas de natalidade e mortalidade, modelo de crescimento logístico (fig.), 29
- Denso-dependência *ver* Densidade populacional
crescimento populacional e, 26-27
em esquilos-do-chão, 74-78
em mariquita-azul-de-garganta-negra, 84
em tico-tico cantador, 42-44
linear, 30-31
migração e, 84
no modelo de competição de Lotka-Volterra, 117-118
numa população de ascídias (fig.), 44-45
- Denso-dependente, modelo, 5, 232
- Denso-dependente, retardos e resposta, 33-34
- Deriva genética, 17
- Derivada (fig.), 208-211
- Deserto de Sonora, comunidade de plantas, 201-204
- Deserto do Negev, estudos de competição, 122-124
- Determinístico, modelo, 14-15
- Diagramas de setas, 73-75
cardo (fig.), 79
modelos de sucessão (fig.), 189-191, 197-200
- Disponibilidade de habitat, estudos de competição, 125-126
- Distância, efeito da, 162
modelo de equilíbrio (fig.), 168-169
- Distribuição de estados estável
em cardos (fig.), 80
em esquilos-do-chão (fig.), 77-78
- Distribuição etária estacionária (fig.), 63-66, 225
- Distribuição do valor reprodutivo, 65-66
em cardos, 80
em esquilos-do-chão, 77-78
- Distribuição etária (fig.), 63-66
- Distribuição etária estável [$c(x)$] (fig.), 63-66
- Diversidade de habitat, hipótese da, 160-163
- Dipsacus sylvestris*, flutuações populacionais (fig.), 77-80
- Eastern Wood, estudo de imigração/extinção (fig.), 177-180
- Ecologia de Comunidades
de plantas do deserto (fig.), 201-204
de recifes de coral (fig.), 203-206
sucessão em, 184-207
- Efeito de alvo (fig.), 173-174, 225
- Efeito de resgate, 92-94
modelo de equilíbrio e (fig.), 172-173
- Eficiência de captura, 131
- Eficiência de conversão (b), 226
ciclos populacionais e, 137-138
da população de predadores, 132-133
- Elton, Charles, 151
- Emigração, 2
- Emigrantes, número de (E), 2-3
- Engraulis ringens*, rendimento ótimo (fig.), 44-46
- Equação de diferença discreta, 11-12, 226
- Equação de Euler, 58-59
derivada de, 66-68
no cálculo do valor reprodutivo, 67-71
- Equação diferencial com retardo, 32-34
- Equação diferencial contínua (dN/dt), 3
- Equação diferencial estocástica, 15-16
- Equação diferencial *ver* Equação diferencial contínua
- Equação dos discos, 142
- Equações recursivas, 12
- Equilíbrio
achando a solução de, 212-213

- analisando a estabilidade do (fig.), 213-218
 capacidade de suporte e, 29
 efeito da rotação das isoclinas da vítima e do predador sobre (fig.), 149
 em modelos de Markov (fig.), 191-192
 espécies, 162-163
 estável e instável (fig.), 111-115
 modelo de competição de Lotka-Volterra, 106-107
- Equilíbrio da biogeografia de ilhas, modelo de (fig.), 163-169
 curvas de extinção e de imigração não-lineares, 170-171
 efeito de alvo (fig.), 173
 efeito de resgate (fig.), 172-173
 efeitos da área e da distância (fig.), 171-172
 em aves (fig.), 177-180
 insetos em ilhas de mangue e (fig.), 173-176
 modelo de amostragem passiva, 173-176
 pressupostos, 168-170
- Equilíbrio estável, 29
 coexistência em (fig.), 111-113
- Equilíbrio instável, 213, 217, 227
 exclusão competitiva em (fig.), 111-115
- Equilíbrio neutro, 93-95
- Equilíbrio zero, ponto de, 215
- Ergodicidade, 188, 235, 192
- Escherichia coli*, tempo de duplicação, 8-9
- Espaço de fase, gráfico de, 191-194, 106-110
 competição em invertebrados marinhos (fig.), 119-122
 experimentos de competição de gerbis (fig.), 123
 modelo de competição de Lotka-Volterra (fig.), 107-115
 modelo de predação de Lotka-Volterra (fig.), 133-138
- Espécies, densidade de, 170
- Espécies, introdução de, 20-22
- Espécies, número de (S)
 equilíbrio, 162-163
 relação espécies-área, 102-104
- Esquilos, análise de tabela de vida (fig.), 74-78
- Esquilos-do-chão, análise de tabela de vida (fig.), 74-78
- Estabilidade, de ciclos populacionais, 213
- Estocasticidade ambiental (fig.), 228
 crescimento populacional e, 14-17
 numa população de ursos pardos, 22-23
- Estocasticidade demográfica (fig.), 228, 16-21
 modelo de equilíbrio e, 167
- Estocasticidade, efeito de resgate e, *ver* Estocasticidade demográfica; Estocasticidade ambiental; Variação aleatória, 92-94
- Estratégias de vida, 70-72
 diagramas de setas (fig.), 79, 73-74
- Estrutura de estados, modelo de crescimento com, 72-74
- Estrutura de tamanhos, modelo de crescimento com, 72-74
- Estrutura de tamanhos, no modelo de crescimento exponencial, 11
- Estrutura etária (n), 59-61
- Estrutura etária, modelo de crescimento com
 crescimento exponencial com estrutura etária, 50
 distribuições de idades estável e estacionária (fig.), 63-66
 em esquilos-do-chão (fig.), 74-78
 fertilidade, 59-60, 62
 horizontal vs. vertical, 66-67
 matriz de Leslie (fig.), 61-63
 no cardo (fig.), 77-80
 plano de fecundidade, 52-54, 66-67
 pressupostos, 66-67
 probabilidades de sobrevivência, 54-55, 60-61
 sobrevivência, 53-57
 tabela com cálculos básicos, 52-53
 taxa intrínseca de crescimento, 58-60
 taxa líquida de reprodução, 55-57
 tempo de geração, 57-58
- Estrutura etária, variações do modelo de crescimento com
 derivação da equação de Euler, 66-68
 estratégias de vida, 70-72
 modelos com estrutura de estados e de tamanhos, 72-74
 valor reprodutivo, 67-71
- Euler, Leonhard, 58-59
- Euphydryas editha bayensis*, estudo de metapopulação (fig.), 95-98
- Exclusão competitiva, 114-117
 cenário 1 (fig.), 109-111
 cenário 2 (fig.), 110-113

- cenário 3 (fig.), 111-115
 predação intraguildd e, 119
- Extinção
 colonização interna e, 92-94
 denso-dependência e, 41
 efeito de Allee e, 27-28
 efeito de resgate e, 95
 em ursos pardos, 23
 estocasticidade ambiental e, 16-17
 estocasticidade demográfica e, 19-20
 local vs. regional, (fig.), 85-87
 metapopulações e risco de, 85-87, 90
 modelo de equilíbrio e, 163-171
 predação intraguildd e, 118-119
- Extinção local *ver* Extinção, 85-86
- Extinção máxima, taxa de (E), 165
- Extinção regional *ver* Extinção, 85-86
- Extinção, curva de (fig.)
- Extinção, probabilidade de *ver* Probabilidade
- Extinção, taxa de (E, μ_s) (fig.), 163-169
 efeito da área e, 165
 efeito de resgate e, 172
 em aves da Eastern Wood, 178
 modelo de equilíbrio e, 85-87
 modelo de metapopulação e, 85-87
 não-linear (fig.), 170-171
- Facilitação, modelo de, 184-187, 195-201
- Faisões, crescimento populacional (fig.), 20-22
- Fator de crescimento discreto (r_d), 11-12, (40-41)
- Fecundidade, coeficiente de (F_i), 51-52
- Fecundidade, plano de [$b(x)$], 52-54, 234
 cálculos para tabela de vida, 55-57
 estratégias de vida e, 70
 matriz de Leslie e, 61-63
- Ferminia cervaerai*, 162-163
- Fertilidade (F), 59-60
 de classes etárias i (F_i), 60-63
- Fisher, Ronald A., 227
- Florida Keys, experimentos de colonização de ilhas, 173-176
- Fração de lugares ocupados (f), 85-86, 88-89
- Gerações discretas, 11
- Gerbis (*Gerbillus allenbyi*, *G. pyramidum*), estudo de competição (fig.), 122-126
- Great Barrier Reef, comunidades de recife de coral, 203-206
- Gunnarside (Inglaterra), ciclos populacionais de lagópode (fig.)
- Gupis, histórias de vida, 71-73
- HIV, 157
- Hobsonia florida*, estudo de competição (fig.)
- Holanda, estudos de metapopulação, 97-99
- Homogeneidade, em modelos matriciais, 192
- Hutchinson, G. Evelyn, 122-124
- Hydra, tempo de duplicação, 8-9
- Idade, 229
 notação para, 50-52
- Ilha de Mandarte, população de Tico-ticos, 40-44
- Imigração, 2
 modelo de equilíbrio e, 163-169
 não-linear (fig.), 170-171
 no modelo de crescimento exponencial, 5-8
- Imigração máxima, taxa de (I), 164
- Imigração não-linear, curva de (fig.), 170-171
- Imigração, taxa de ($I; \lambda_s$) (fig.)
 efeito de alvo e, 173
 efeito de resgate e, 172
 efeitos da distância e, 168-169
 em aves da Eastern Wood, 178
 modelo de equilíbrio e, 86-88
 modelo de metapopulação e, 86-88
 não-linear, 170-171
- Imigrantes, número de (I), 2-3
- Inibição, modelo de, 186-187, 197-201
- Insetos
 crescimento populacional com estrutura de estados, (fig.), 72-75
 experimentos de colonização (fig.), 173-176
- Integral, 218-220
- Interações competitivas, 102-104
- Intervalo de tempo ($t, t+1$), modelo de Markov, 188-189
- Invertebrados de areias intertidais, estudo de competição (fig.), 118-123
- Isoclina (fig.), *ver* Gráfico de espaço de fase dos gerbis (fig.), 107
 da população de predadores (fig.), 133-135, 148-153
 da população de vítimas (fig.), 145-148
 modelo de competição de Lotka-Volterra e (fig.), 109-110, 114-115
 predação intraguildd e (fig.), 119-122
- Isoclina da vítima (fig.), 145-148
- Isoclina do predador (fig.), 133-135

- Lagópode vermelho, ciclos populacionais (fig.), 153-157
- Lagópodes, ciclos populacionais (fig.), 153-157
- Lagopus lagopus scoticus*, ciclos populacionais (fig.), 153-157
- Larrea, em comunidades de deserto, 201-204
- Larvas, ciclos populacionais, 153-157
- Lebre da neve, ciclos populacionais (fig.), 151-154
- Lebre, ciclos populacionais (fig.), 151-154
- Lepus americanus, ciclos populacionais (fig.), 151-154
- Leslie, Matriz de, 61-62
calculando r a partir da, 63-66
crescimento com estrutura etária e, 71-73
descrevendo a distribuição etária, 62-63
valor reprodutivo e, 65-66, 68-71
- Leslie, Patrick H., 61-62
- Lince canadense, ciclos populacionais (fig.), 151-154
- Logaritmo (base 10), *ver* Logaritmo natural, 22, 10
relação espécies-área, 160-161
- Logaritmo natural (ln). *ver* Logaritmo
definição da base e, 6-8
tempo de duplicação e, 6-8, 9
- Logístico, curva de crescimento (fig.), 30-31
- Logístico, equação de crescimento, 28
- Logístico, modelo de crescimento, 215, 231
ascídias e (fig.), 41-45
capacidade de suporte e, 26-30
denso-dependência e, 26-27
pressupostos, 30-33
seleção r - K e, 71-72
taxas de natalidade e mortalidade denso-dependentes (fig.), 29
tico-ticos e (fig.), 40-44
vs. modelo de crescimento exponencial, 26
- Logístico, variações do modelo de crescimento
modelo de crescimento populacional discreto (fig.), 34-36
retardos (fig.), 73-75
variação aleatória na capacidade de suporte (fig.), 38-40
variação periódica na capacidade de suporte (fig.), 38-41
- Lotka, Alfred J., 103-104
- Lotka-Volterra, modelo de competição, 103-104
cenário 1, 109-111
cenário 2, 110-113
cenário 3, 111-113
cenário 4, 111-115
coeficientes de competição (fig.), 104-106
espaço de fase, 106-110
exclusão competitiva (fig.), 112, 111-117
gerbis e (fig.), 122-126
invertebrados intertidais e, 118-123
pressupostos, 116-118
soluções algébricas, 114-117
soluções de equilíbrio, 106-107
soluções gráficas (fig.), 109-110, 114-115
variação de predação intraguilda, 117-123
- Lotka-Volterra, modelo de predação
ciclos (fig.), 135-138
crescimento populacional da vítima, 130-131
crescimento populacional do predador, 131-133
lebre e lince no (fig.), 151-154
pressupostos, 137-138
soluções de equilíbrio, 132-134
soluções gráficas (fig.), 133-138 144-151
- Lotka-Volterra, variações do modelo de predação
capacidade de suporte da vítima (fig.), 138-140
isoclina da vítima (fig.), 145-148
isoclina do predador (fig.), 148-153
paradoxo do enriquecimento (fig.), 145-147
resposta funcional (fig.), 140-145
- Loxia leucoptera, 162-163
- Lugares, fração colonizada por populações (f), 87-97
efeito de resgate, 92-94
modelo de colonização interna, 90-92, (93-94),
modelo de ilha-continente, 90-92
valor de equilíbrio, 89-90
- Lynx canadensis, ciclos populacionais (fig.), 151-154
- MacArthur, Robert H., 162-163

- MacArthur-Wilson, modelo de. *ver* Equilíbrio da biogeografia de ilhas, modelo de
- Malthus, Thomas R., 234
- Manchas solares, efeito sobre ciclos populacionais, 151-154
- Manejo de populações, valor reprodutivo e, *ver* Rendimento ótimo, 70
- Mangue, experimentos de colonização em ilhas, 173-176
- Mangue, tempo de duplicação, 8-9
- Mariquita-azul-de-garganta-negra, denso-dependência na, 84
- Mariquitas, denso-dependência em, 84
- Markov de primeira ordem, modelo de, 205-206
- Markov de segunda ordem, modelo de, 205-206
- Markov, Andrei Andreyevich, 187-188
- Markov, modelo de, *ver* Leslie, matriz de, 187-192
pressupostos, 194-196
tipos de, 205-206
- Maternidade, plano de $[m(x)]$ *ver* Fecundidade, plano de
- Mathematica*, 218
- Matlab*, 218
- Matriz de Leslie. *ver* Leslie, matriz de
- Matriz de transição, 18
de sucessão, *ver* modelo de Markov
- Matriz de transição. *ver* Transição, matriz de
- Matriz *ver* Leslie, matriz de
- Média, 14-16
- Média do tamanho populacional, 15-16
- Meia-saturação, constante de, 142
- Melospiza melodia, flutuações populacionais (fig.), 40-44
- Metapopulação, 84
- Metapopulação, modelo de, 84-86, 166
besouros carabídeos e (fig.), 97-99
borboleta-de-São-Francisco e (fig.), 95-98
dinâmica, 86-90
pressupostos, 89-90
risco de extinção e, 85-87
- Metapopulação, variações do modelo de colonização interna, 90-92, 94-96
efeito de resgate, 92-94
modelo ilha-continente (fig.), 90-92
tabela de modelos, 94-95
- Migração, no modelo de crescimento exponencial, 5-8
- Modelo de Markov. *ver* Markov, modelo de
- Modelo de tolerância, 186-187, 196-201
- Modelo ilha-continente (fig.), 95-97, 90-92
vs. modelo de equilíbrio, 166
- Modelo populacional, construção de um, 209
- Modelo robusto, 10
- Modelos de indivíduos, 201-202
- Modelos estocásticos, 14-21
- Mogno, retardos em, 33-34
- Morgan Hill, estudos de metapopulação (fig.), 95-98
- Mortalidade, curva de, 215
- Mortalidade, taxa de, 2, 4
denso-dependência e, (fig.), 26-27, 29
equilíbrio da população de predadores e, 131-133
equilíbrio estável e (fig.), 29
estrutura etária e, 50
no modelo com estocasticidade demográfica, 19-20
no modelo de crescimento exponencial, 5-8, 10
- Mortalidade. *ver* Mortalidade, taxa de denso-dependente vs. independente da densidade, 40-45
taxa líquida de reprodução, 57-58
- Mortes, número de (D , q), 2-5
- Mutualismo, definição, 117-118
- Nascimentos em fluxo, modelo de, 60-61
- Nascimentos em pulso, modelo de, 60-61
- Nascimentos, número de (B), 2-5
na equação de Euler, 66-68
- Natalidade, curva de, 215
- Natalidade, taxa de (b), 2, 4
densidade populacional e, 26-27
denso-dependência e, (fig.), 26-27, 29
equilíbrio estável e, 29
estratégias de vida e, 70-72
no modelo com estocasticidade demográfica, 19-20
no modelo de crescimento exponencial, 5-8, 10
plano de fecundidade $[b(x)]$, 52-54, 55-63
- Nematódeos, ciclos populacionais de vermes (fig.), 153-157
- Neutralmente estáveis, ciclos, 135-137
- Neutralmente estável, equilíbrio, 214-218
- Nothofagus fusca*, tempo de duplicação, 8-9

- Nova Guiné, 163
 Número dimensional, 14
 Oligoquetas, estudos de competição em vermes (fig.), 118-123
 Organismo modular, análise com estrutura de tamanhos, 72-74
 Oscilações amortecidas (fig.), 32-36
 Oscilações, em crescimento populacional (fig.), 33-36
 Paradoxo do enriquecimento (fig.), 144-147, 233
Paramecium caudatum, tempo de duplicação, 8-9
 Parâmetro malthusiano, 234 *ver* taxa de crescimento instantânea
 Parasitismo, 117-118
 Parasitas, ciclos populacionais (fig.), 153-157
 Per capita, 4-5
 Per capita, taxa de crescimento populacional $[(1/N)(dN/dt)]$ (fig.), 31-33
 Período, de ciclo populacional, 32-34
 Persistência de uma população, 85-87
 Persistência, dinâmica de metapopulação e, 84-87
 Pesca comercial, 44-46
 Pesca industrial, rendimento ótimo da (fig.), 44-46
Phasianus colchicus torquatus, crescimento populacional (fig.), 20-21
 PIG *ver* Predação intraguilddia
 Pioneiras, espécies, 185-186
Platano erecta, borboleta-de-São-Francisco e, 95-97
 Plantas anuais, 53-54
 Plantas perenes, 53-54
 Policarpia, reprodução por, 53-54
 População estocástica, 36
 População fechada, 3, 9, 84-85
 População, 234 *ver* Metapopulação; predador, população de vítima cíclica, 35-36 *ver* Ciclos
 definição, 2
 estrutura etária, 59-60
 fechada, 3
 fonte *vs.* sumidouro, 99
 migração e, 84
 persistência de, 85-90
 Populações ameaçadas
 modelagem de, 23
 ursos pardos, 7
 Populações fonte, 99
 Populações sumidouro, 99
 Porção não-utilizada da capacidade de suporte $(1-N/K)$, 234-235
 Predação intraguilddia, 117-123
 Predação *ver* também Lotka-Volterra, modelo de predação
 definição, 117-118
 efeito da predação sobre, 71-73
 Predador, população de (P)
 ciclos (fig.), 145-146
 crescimento, 131-133
 parasitas, 153-157
 Presa, população de *ver* Vítima, população de
 Princípio da exclusão competitiva, 114-117
 Princípios de ecologia animal, 225
 Probabilidade (P)
 de colonização local (p_i), 88-89
 de extinção local (p_e), 85-86
 de persistência (P_n), 85-87
 de persistência regional (P_x), 86-88
 de sobrevivência até à idade x [$g(x)$], 52-55
 de sobrevivência através da classe etária i (P_i), 60-61, 63
 estocasticidade demográfica e, 16-18
 modelo de amostragem passiva e, 173-176
 Protection, faisões da ilha, 20-22
Pterostichus versicolor, estudo de metapopulação (fig.), 97-99
 Pymatuning, Estudo de riqueza de espécies nas ilhas do lago, 178-180
Rattus norvegicus, tempo de duplicação, 8-9
 Razão predador-presa, modelos de, 153
 Recursos
 interações competitivas e, 102
 no modelo de competição de Lotka-Volterra, 116-117
 papel no modelo de crescimento exponencial, 10-12
 populações de presas como, 130-131
 Refúgios, 145-148
 Relação espécies-área, 160-163, 236
 Rendimento máximo sustentado. *ver* Rendimento ótimo
 Rendimento ótimo, 236
 na pesca comercial, 44-46
 valor reprodutivo e, 70
 Reprodução iterópara, 53-54
 Reprodução monócarpica, 53-54
 Reprodução semelpara, 53-54

- Reprodução, tipos de, *ver* Fecundidade, plano de, 53-54
- Reservatório fonte (P), 162-163
- Resposta funcional (αV), 131
 modelo de predação de Lotka-Volterra e (fig.), 140-145
- Resposta funcional tipo I, (fig.), 140-141
- Resposta funcional tipo II (fig.), 140-141
- Resposta funcional tipo III (fig.), 141-144, 236
- Resposta numérica (βV), 132-133
- Restrições, 237
 sobre estratégias de vida, 70-73
- Retardo (t), 4-5
 modelo de crescimento exponencial e, 10
 modelo de metapopulação e, 89-90
 modelo logístico e (fig.), 33-36
- Rhizophora mangle, experimentos de colonização, 176-178
- Santa Clara, plantas herbáceas em solos serpentinados do condado de, 95-98
- Seleção K , 71-73
- Seleção natural, 12
 estratégias de vida e, 70
- Seleção r - K , 71-73
- Semi-Markov, modelo, 205-206
- Senescência, 70
- Simberloff, Daniel, 173-176
- Sobre-exploração, 44-46
- Sobrevivência da coorte [$S(x)$], 53-54, 238
- Sobrevivência, plano de [$l(x)$], 53-55
 cálculos da tabela de vida e, 55-57
 estratégias de vida e, 70
 matriz de Leslie e, 62-63
 tipos de (curvas) (fig.), 55-57
- Sobrevivência, probabilidade de [$g(x), P_i$], 51-52, (59-60)
 até à idade x [$g(x)$], 55-55
 através da classe etária i (P_i), 60-61, 63
- Sobreviventes, número de [$S(x)$], 52, 55
- Solos serpentinados, 95-98
- Soluções de equilíbrio, 106-107
 modelo de predação de Lotka-Volterra e, 132-134
- Spermophilus armatus*, análise de tabela de vida (fig.), 74-78
- Substituição, taxa de (T), 166
- Sucessão, 184-185
 modelo de facilitação, 184-187, 195-201
 modelo de inibição, 186-187, 197-201
 modelo de tolerância, 187-188
 modelos de autômato celular, 199-201
 modelos de indivíduos, 201-202
 modelos matriciais (Markov) de, 187-192, 205-206
 primária vs. secundária, 184-185
- Sucessão primária, definição, 184-185
- Sucessão secundária, 184-185
- Sucessão, trajetórias de (fig.), 192-195
 em comunidades de recife de coral (fig.), 206
- Surrey (Inglaterra), estudo de imigração/extinção, 177-180
- Swietenia mahogani*, retardos em, 33-36
- Tabela de vida estática, 66-67
- Tabela de vida horizontal, 66-67
- Tabela de vida vertical, 66-67
- Tabelas de vida, *ver* Estrutura etária, modelo de crescimento com, 50, 52-53
- Tamanho do corpo
 predação e, 117-118
 taxa intrínseca de crescimento e, 8-9
- Tamanho populacional (N), 2
 Ciclos
 tempo de duplicação, 6-10
 oscilações, 33-36
 projeção, 6-8
 equilíbrio estável ($N=K$), 29
- Taxa de alimentação, 140-142
- Taxa de crescimento (dN/dt)
 isocline, 107
 modelo exponencial, 5-8, 29-32
 modelo logístico, 26-33
 per capita [$(1/N)(dN/dt)$], 30-33
- Taxa de crescimento instantânea (r), 215, 216, 238-239
 em populações de presa, 130-131
 estrutura etária e, 50, 52, 58-61
 gerações discretas e, 11-15
 matriz de Leslie e, 64-66, (74)
 matriz de transição e, 74
 modelo de competição de Lotka-Volterra e, 103-104
 modelo de crescimento exponencial e, 5-10
 modelo logístico e, 34-36
 retardos e (τt), 33-36
 tamanho do corpo e, 8-9
- Taxa de encontro (α)
 aleatório, 137-138
 ciclos populacionais e, 137-138

- no modelo predador-presa, 131
resposta funcional e, 148-153
- Taxa de extinção. *ver* Extinção, taxa de, 163-169
- Taxa de incremento finita (l), 11-15
comparada com taxa líquida de reprodução, 57-58
matriz de Leslie e, 62, 74-75
matriz de transição e, 74
- Taxa de mortalidade instantânea (d), 4-5
- Taxa de natalidade instantânea (b), 4-5
- Taxa de reprodução *ver* Taxa líquida de reprodução
- Taxa intrínseca de crescimento *ver* Taxa de crescimento instantânea
- Taxa líquida de reprodução (R_0), 55-58
- Tempo de duplicação, 6-10
- Tempo de geração (G), 57-58
- Tempo de manuseio (h), 140-141
- Tempo de procura, 140-141
- Territorialidade, flutuações populacionais e, 40-44
- Tico-ticos, flutuações populacionais (fig.), 40-44
- Tragédia dos comuns, 46
- Transição, matriz de, *ver* Leslie, matriz de; Markov, modelo de, 72-75, 79
equilíbrio (fig.), 191-192
estudo do cardo (fig.), 77-80
trajetórias de sucessão e (fig.), 192-195
- Tribolium castaneum*, tempo de duplicação, 8-9
- Tribolium*, predação intraguilda, 117-118
- Trichostrongylus tenuis*, ciclos populacionais, 153-157
- Tunicados, flutuações populacionais em, 41-45
- Uinta, Análise de tabela de vida do Esquilado-chão de (fig.), 74-78
- Ursos arctos horribilis*, flutuações populacionais (fig.), 7
- Ursos pardos, flutuações populacionais (fig.), 7
- Ursos, flutuações populacionais, 7 (20-23)
- Vacas, tempo de duplicação da população, 8-9
- Valor reprodutivo [$v(x)$], 67-71
matriz de transição e, 74
- Varição aleatória, na capacidade de suporte (fig.), 38-40
- Varição periódica da capacidade de suporte (fig.), 38-41
- Variância (σ), 241
da capacidade de suporte (fig.), 38-41
da taxa instantânea de crescimento, 241
do tamanho populacional, 15-16
estocasticidade e, 14-17
- Verhulst, Pierre F., 28
- Vermes
estudos de competição (fig.), 118-123
nematódeos, 153-157
- Vermes intertidais, estudos de competição (fig.), 118-123
- Vermes marinhos, estudos de competição (fig.), 118-123
- Vetor da população, 62-63
- Vetor de abundâncias, 59-60
- Vetor de estados (s), 187-189
comunidades de recife de coral (fig.), 203-206
trajetórias de sucessão (fig.), 192-195
vegetação do deserto (fig.), 201-204
- Vírus, tempo de duplicação, 8-9
- Vítima, população de (V)
capacidade de suporte (fig.), 138-140
ciclos da (fig.), 135-138
crescimento, 130-133, 136-138
efeito de refúgio, 145-148
equilíbrio, 132-134
- Volterra, Vito, 103-104, 130-131
- Wilson, Edward O., 162-163
- Yellowstone, População de ursos pardos do Parque Nacional de, 7

