

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS



PAULO DE MARCO JÚNIOR

CONSIDERAÇÕES SOBRE UM MAMÍFERO ESFÉRICO:
MODELOS DE SIMULAÇÃO BASEADOS NO INDIVÍDUO
APLICADOS À DINÂMICA DE METAPOPOPULAÇÕES

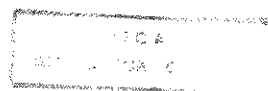
Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato(a)
Paulo De Marco Júnior
[Signature]
e aprovada pela Comissão Julgadora.
25/06/99

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
para obtenção do Título de Doutor em
Ciências Biológicas na área de Ecologia

ORIENTADOR: PROF. DR. MIGUEL PETRERE JÚNIOR

9915094

1999



UNIDADE:	BC
N.º CP:	11/08/99
V.	Ex.
TOMBO BC:	38303
PROC.	229/99
C	☐
PREÇO	R\$ 11,00
DATA:	11/08/99
N.º CPD	

CM-00125529-9

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

Marco Júnior, Paulo de
M333c Considerações sobre um mamífero esférico: modelos de simulação baseados no indivíduo aplicados à dinâmica de metapopulações/Paulo de Marco Júnior. -- Campinas, SP:[s.n.],1999.
144f.:ilus.

Orientador:Miguel Petrere Júnior
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

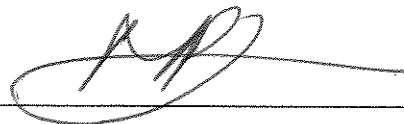
1. Mamíferos-ecologia. 2. Ecologia-matemática. 3. Ecologia-conservação. I. Petrere Júnior, Miguel. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Data da Defesa: 25/06/1999

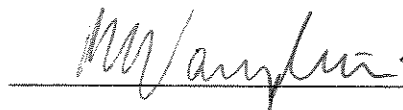
Banca Examinadora

Titulares:

Prof. Dr. Miguel Petrere Júnior (Orientador)



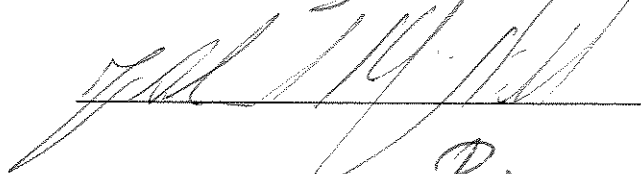
Prof. Dr. Paulo Emílio Vanzolini



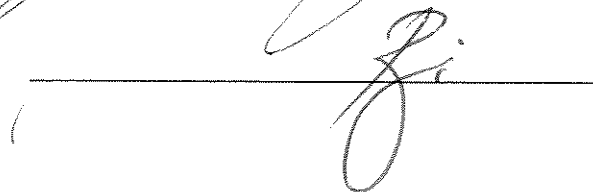
Profa. Dra. Cláudia Maria Jacobi



Prof. Dr. José Alexandre Felizola



Prof. Dr. Rodney Carlos. Bassanezzi



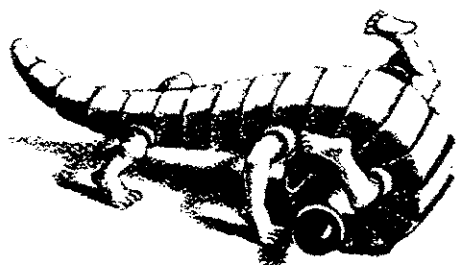
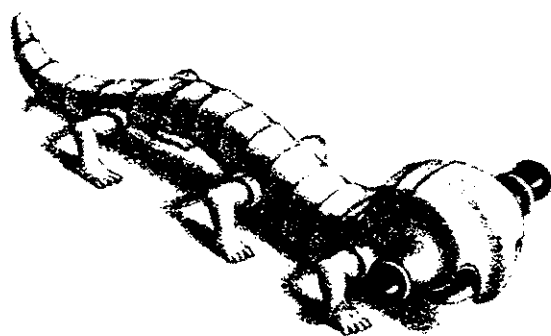
Suplentes:

Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva



Prof. Dr. Flávio Antonio Mães dos Santos





Um “Wentelteefje” de Escher, 1951

Para quem nunca viu um mamífero esférico...

AGRADECIMENTOS

Meu caro leitor: juro a você que não há nada mais excitante em se escrever uma tese do que os agradecimentos. Lá dentro da tese você encontrará uma meia dúzia de certezas (que o futuro revelarão falsas) e uma enxurrada de argumentos e dados que realmente me custaram, e a muitos que me ajudaram na tese, horas de sono. Eu quero, portanto, começar agradecendo a você, caro leitor, que tem a coragem de ler uma tese de doutorado...

Mas eu preciso, mais que tudo, agradecer a aqueles que me ajudaram a fazer esta tese.

É claro que em primeiro lugar está meu orientador, Dr. Miguel Petrere Júnior. Durante todo o tempo que gastei fazendo esta tese, o Miguel foi para mim fonte de tranquilidade e confiança. Nos momentos em que me senti perdido, minutos de conversa com ele me reanimavam e impeliavam para ir adiante em um projeto propositalmente ambicioso. Minha atitude científica e com meus alunos, não há como negar, tem sido inspirada nele, em sua ética, sua confiança na competência, seu espírito crítico, sua paixão pela inteligência. Mais que dedicar minha tese a você, Miguel, eu dedico o fruto de meu trabalho, os alunos que orientei, os trabalhos que produzi, e a confiança que deposito nas soluções que podemos dar à sociedade, à sua mágica de ter indicado para mim, o caminho a seguir.

Os professores da banca da minha tese, Dr. Paulo Vanzolini, Dra. Cláudia Jacobi, Dr. José Alexandre Felizola e Dr. Rodney Bassanezzi, além da pré-banca, Dr. Rogério P. Martins e Dr. Sérgio Lucena Mendes foram extremamente prestativos e suas sugestões valiosas, tendo contribuído para diminuir os defeitos desta tese que, se persistem, são de minha inteira responsabilidade.

Além deles, Daniela Wetzel, Daniela Rezende, Patricia Ferreira, Cláudia Varassim, e Adriano Paglia, que leram as primeiras versões desta tese, deram uma valiosa contribuição.

Eu tenho uma dívida muito grande com meus alunos. A maioria deles discutiu pedaços da minha tese comigo e sua presença e simpatia sempre me alegraram no caminho. Agradeço do fundo do coração a Adriano Paglia, Paulo Farinha, Patricia Ferreira, Anderson Latini, Daniela Rezende, Marcio Tadeu, Daniela Wetzel, Ana Paula Reis, Betina Winkler, Ana Júlia, Márcio Heitor, Thomaz, Márcia Leibowitz, Leandro Scoss, Gabriel Yazbeck e Flávia Vieira. Meus alunos zootecnistas e veterinários Daniela Wetzel, Paulo Farinha e Betina Winkler, ajudaram a interpretar resultados e me ensinaram sobre metabolismo, crescimento compensatório (vá lá saber o que é isto...) e saúde de mamíferos. Além destes todos, meus amigos de Viçosa Georgina, Gisele, Juvenal, Mariana, Lizandra e Ana estão sempre lá quando se precisa deles...

Minha formação como Ecólogo, minhas idéias, e muito do que me aconteceu de bom são fruto da pós-graduação em Ecologia da UNICAMP. Não posso deixar de agradecer a todos vocês, dos funcionários que sempre me trataram com estima à todos os professores que sempre me ajudaram. Um agradecimento especial à Fosca, Joãozinho e Luiz Duarte, coordenadores da pós enquanto estive no doutorado, pela paciência que tiveram comigo...

A idéia desta tese surgiu em um engarrafamento de tráfego, seguido de uma agradável cerveja na companhia do Dr. Frederico B. Santos Lopes. Seu gosto pela discussão e sua amizade são uma dádiva. Além dele, eu queria agradecer a muitos de meus colegas que admiro e que tenho o prazer de privar da amizade. Dentre eles está o Fernando Fernandez, Wagner Pedro, Fernando Passos, Marcelo Tabarelli, Adriano Paglia, Rogério P. Martins, Sérgio Lucena Mendes, Lúcio Campos, Efraim Rodrigues, Alexandre Felizola, Mauro Ribeiro e Valério Andrade.

O Dr. Lúcio Campos tem sido a principal razão de que eu me mantenha professor em Viçosa. O que temos em comum (e incomum...) tem me permitido ver novas paisagens em nosso ambiente universitário. Sem o ZDA é possível que esta tese demorasse mais... Minha admiração pela sua preocupação com os alunos e sua orientação também são uma inspiração para meu próprio trabalho.

Ao terminar o doutorado, não posso deixar de dizer uma coisa. Muito mais capaz de empreender uma carreira científica, meu pai teve que abdicar dos estudos para me sustentar. Meu gosto pelas matemáticas veio deste senhor meio sizudo, interessado na teoria estatística de Erlang para a telefonia, e que sempre teve uns sapatos muito surrados, muito furados, para que eu pudesse ir à aula com um tênis pelo menos limpo. A ele, minha mãe e minha irmã, que sempre me amaram, divido tudo que de bom vier de meu trabalho.

E agora? O leitor já está quase se desinteressando da prosa... Não desista, leitor, agora vêm o mais importante: Minha amada esposa Tania Santos (-DeMarco). Você sabe, leitor, a definição da felicidade? Pois eu te digo: plantar morangos, aos sábados, no quintal de casa, com alguém que se ama...

ÍNDICE

RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
CAPÍTULO 1: UM MODELO DE HISTORIA DE VIDA PARA MAMÍFEROS EUTHERIA TERRESTRES.....	3
INTRODUÇÃO	3
METODOLOGIA.....	7
CONSIDERAÇÕES GERAIS.....	7
AJUSTE A MODELOS PARA ALOMETRIA.....	7
FORMA DA CURVA DE CRESCIMENTO	8
CARACTERÍSTICAS BIONÔMICAS.....	10
CURVA DE SOBREVIVÊNCIA.....	10
RESULTADOS	12
FORMA DA CURVA DE CRESCIMENTO	12
CARACTERÍSTICAS BIONÔMICAS.....	16
CURVAS DE SOBREVIVÊNCIA	24
DISCUSSÃO	32
FORMA DA CURVA DE CRESCIMENTO	32
CARACTERÍSTICAS BIONÔMICAS.....	33
CURVA DE SOBREVIVÊNCIA.....	35
COMPETIÇÃO INTRA-ESPECÍFICA	39
COMO A ABUNDÂNCIA AFETA O TAMANHO CORPORAL INDIVIDUAL E A REPRODUÇÃO.....	40
COMO PODE-SE DEFINIR UM LIMITE À BIOMASSA EM UMA POPULAÇÃO LOCAL.....	44
RESUMO GERAL DAS CARACTERÍSTICAS INDIVIDUAIS E POPULACIONAIS PARA O MODELO	47

CAPÍTULO 2. TAMANHO CORPORAL COMO DETERMINANTE DA PERSISTÊNCIA DA POPULAÇÃO EM UM MODELO BASEADO NO INDIVÍDUO PARA DINÂMICA DE METAPOPLAÇÕES	49
INTRODUÇÃO	49
MODELOS MATEMÁTICOS EM ECOLOGIA	49
UMA CLASSIFICAÇÃO DE MODELOS APLICADOS NO ESTUDO DE FRAGMENTAÇÃO.....	50
DINÂMICA DE METAPOPLAÇÕES PARA UMA ESPÉCIE	52
MODELOS PARA ANÁLISE DE VIABILIDADE POPULACIONAL.....	55
OBJETIVOS.....	57
METODOLOGIA.....	59
EXPERIMENTO COM O MODELO BASEADO NO INDIVÍDUO	59
O AMBIENTE.....	64
EXPERIMENTOS NO VORTEX.....	65
RESULTADOS.....	67
DINÂMICA DE POPULAÇÕES ISOLADAS – EFEITO DA POLIGINIA.....	67
DINÂMICA EM POPULAÇÕES ISOLADAS – DISPERSÃO PARA VERTEDOUROS (“SINK”).....	71
DINÂMICA DE POPULAÇÕES ISOLADAS – EFEITO DA POLIGINIA E DISPERSÃO PARA VERTEDOUROS PELO VORTEX.....	76
DISPERSÃO EM UM SISTEMA CONTINENTE-ILHA - MBI.....	78
DISPERSÃO EM SISTEMAS CONTINENTE-ILHA - VORTEX	89
DISCUSSÃO	94
DISPERSÃO EM MAMÍFEROS.....	95
ENDOGAMIA, SISTEMA DE ACASALAMENTO E TENDÊNCIAS NA DISPERSÃO	95
CARACTERÍSTICAS DEMOGRÁFICAS DA DISPERSÃO	97
POPULAÇÕES ISOLADAS E DISPERSÃO PARA AMBIENTES-VERTEDOURO.....	99
DISPERSÃO NO SISTEMA CONTINENTE-ILHA	103
CONSIDERAÇÕES FINAIS	104
CONCLUSÕES.....	109
LITERATURA CITADA.....	111
APENDICE I – LINEARIZAÇÃO DE MODELOS BASEADOS NA FUNÇÃO POTÊNCIA OU HIPERBOLE QUADRADA.....	123
APENDICE II – PROGRAMAS DESENVOLVIDOS PARA O MODELO DE VIABILIDADE POPULACIONAL BASEADO NO INDIVÍDUO.....	127

RESUMO

Neste trabalho apresento uma síntese sobre relações alométricas de características populacionais e individual de mamíferos Eutheria e construo um modelo de simulação baseado no indivíduo (MBI) para estudo de sua dinâmica de metapopulações. Relações alométricas simples descreveram bem a maioria das relações entre os parâmetros ajustados das curvas de crescimento e as características da história de vida com o tamanho corporal em mamíferos eutérios. Primates e Chiroptera não seguem o modelo geral e foram excluídos das análises. As curvas de sobrevivência de mamíferos se ajustaram bem a um modelo com uma fase de mortalidade linear seguido de uma fase exponencial. Nenhuma relação alométrica pode ser encontrada entre os parâmetros ajustados destas curvas de sobrevivência e o tamanho corporal. Isto foi interpretado como uma influência prevalente de fatores ambientais locais. A partir destas relações alométricas e de informações adicionais da literatura, construí um modelo de simulação baseado no indivíduo (MBI) para análise da viabilidade populacional de três espécies virtuais de mamíferos com tamanho corporal de 2, 20 e 200 Kg. No modelo proposto foi analisado a dinâmica de metapopulações em sistema do tipo “continente-ilha” e “fonte-vertedouro” e seus resultados comparados com os obtidos a partir do modelo VORTEX, que tem sido o mais usado para análise de viabilidade de populações de animais ameaçados de extinção. O MBI é mais flexível que o VORTEX em incluir informações detalhadas sobre a história natural das espécies. O tempo gasto nas operações é, no entanto, muito superior ao VORTEX. A principal recomendação final é a coleta de informações básicas sobre tabela de vida de mamíferos, para melhorar as previsões sobre persistência e permitir o uso de modelos mais eficientes na análise da viabilidade de populações ameaçadas de extinção.

ABSTRACT

In this work, I present a synthesis about allometric relations of population and individual characteristics of eutherian mammals and build a simulation model based on the individual (IBM) to study their metapopulation dynamics. Simple allometric relations described fairly well the majority of the relationship between adjusted parameters of growth curves and life history traits with body size in eutherian mammals. Primates and Chiroptera do not follow the general model and were discarded. Survival curves of mammals had a good agreement to a model with a phase of linear mortality followed by a exponential phase. No allometric relationship could be demonstrated between the adjusted parameters of the survival curve and body size. It was interpreted as a prevalent influence of the local environment factors. From these allometric relations and also additional information from the literature, I build a simulation model based on the individual to the population viability analysis of three virtual species of mammals with 2, 20 and 200Kg of body size. In the proposed model the metapopulation dynamics in a mainland-island and source-sink systems were analyzed and compared to the results of the VORTEX model, which was intensely used in recent years. IBM was more flexible than VORTEX to include the detailed information based on life history of the species. The time spent in the simulations is, on the contrary, much higher than the VORTEX. The main final recommendation is the search for basic information about life-table analysis of the mammals, to improve the persistence prediction and the to allow the use of more efficient models to the population viability analysis of threatened species.

CONSIDERAÇÕES SOBRE UM MAMÍFERO ESFÉRICO: MODELOS DE SIMULAÇÃO BASEADOS NO INDIVÍDUO APLICADOS À DINÂMICA DE METAPOPULAÇÕES

"While I have no desire to throw out the many excellent existing theoretical babies on the bathwater of my discontent, but I do believe that some intellectual housecleaning is in order"

Charles A. S. Hall

INTRODUÇÃO GERAL

O título desta tese foi inspirado no artigo de O'Connor & Spotila (1992) "Consider a spherical lizard: animals, models and approximations" que trata da modelagem de fenômenos fisiológicos ligados à termoregulação. Os autores desse artigo manifestam a mesma preocupação que originou esta tese e que diz respeito às simplificações necessárias para construir determinados modelos e suas consequências.

Nesta tese vou tratar do problema das simplificações em modelos teóricos, mas no contexto dos fenômenos relativos à fragmentação de habitats. Pretendo discutir aspectos da dinâmica populacional de espécies vivendo numa paisagem fragmentada, com o principal objetivo de produzir modelos teóricos que envolvam, o mais profundamente possível, os dados da biologia das espécies.

É freqüente a crítica aos modelos teóricos em Ecologia, baseada no divórcio que representam da realidade biológica das espécies que visam descrever (Hall & DeAngelis, 1985; Hall, 1988a, b). Isto se deve principalmente ao fato, ressaltado por Levins (1968), de que modelos muito realistas perdem em generalidade, por serem muito específicos ou matematicamente intratáveis (DeAngelis, D. L., 1988; Hall, 1988a).

Procurei solucionar este problema com o uso de modelos de simulação com uma ferramenta de modelagem orientada ao indivíduo (Hall, 1988a). Esta técnica tem se tornado de uso corrente em modelos teóricos a partir do final da década de 80 (Huston *et al.*, 1988; Rose *et al.*, 1993) e apresenta a possibilidade de relacionar os conhecimentos de história

natural e biologia evolutiva que têm se desenvolvido no nível do indivíduo com as grandes generalizações da ecologia de comunidades.

No primeiro capítulo procuro apresentar algumas generalizações sobre a história de vida de mamíferos, baseado em relações alométricas. Estas relações são resultado de uma meta-análise para várias características da história de vida, recolhidas da literatura. A partir destas relações construo três “espécies virtuais” de mamíferos que servirão para as análises do capítulo 2.

No segundo capítulo procuro, através destas espécies, apresentar alguns padrões sobre dinâmica populacional em sistemas fragmentados, em especial quanto ao tamanho populacional mínimo, variabilidade populacional, e efeito do tamanho do corpo sobre a probabilidade de extinção em um sistema do tipo “continente-ilha”. Estas análises são feitas principalmente em relação aos resultados sob um outro modelo de viabilidade populacional muito utilizado atualmente: o VORTEX.

CAPÍTULO 1: UM MODELO DE HISTORIA DE VIDA PARA MAMÍFEROS EUTHERIA TERRESTRES

INTRODUÇÃO

Há uma interessante piada sobre a tentativa de melhorar o rendimento de cavalos de corrida. As várias propostas vêm de um veterinário, um engenheiro civil e um físico. O físico inicia seu argumento com a frase "considere um cavalo esférico...".

Cavalos não são esféricos. Os mamíferos não são esféricos. Assim, argumentos lógicos, por mais brilhantes que possam parecer, não são a certeza de conclusões verdadeiras se forem baseados em falsas premissas.

Como, então, construir um modelo de organismo que represente a dimensionalidade e complexidade de um mamífero sem simplificações excessivas? E como apresentar um modelo da realidade, que seja ao menos compreensível, sem abusar de simplificações?

Uma saída é procurar algum fator que esteja correlacionado com grande parte das características da história de vida do organismo, e usá-lo para construir um modelo para a correlação dessas variáveis que possa ser resumido em um pequeno conjunto de equações. Este procedimento, conquanto não reproduza fielmente a realidade, pode ser avaliado pela quantidade de variação ecológica nas espécies por ele explicado.

Um breve levantamento da literatura revela que a variável com este poder preditivo, capaz de ligar grande parte das características ecológicas de mamíferos, é o tamanho corporal (Harestad & Bunnell, 1979; Southwood, 1981; Elgar *et al.*, 1988; McNab, 1988; Charnov, 1991; Agrell *et al.*, 1992; Brown *et al.*, 1993). Desde as primeiras análises sobre alometria é evidente o alto poder preditivo do tamanho corporal para

características fisiológicas, morfológicas, comportamentais e ecológicas em uma grande quantidade de organismos (Peters, 1987).

Nesta tese o termo alometria segue a definição de Gould (1966), encarado no seu sentido mais amplo de “mudanças nas taxas ou características correlacionadas com o tamanho corporal”.

Para construir um modelo de dinâmica populacional local, baseado em cada indivíduo e extensível para uma metapopulação, vou primeiro considerar os processos demográficos que determinam o tamanho populacional local. Estes processos são a taxa de natalidade, a taxa de mortalidade e a migração (emigração e imigração). Para servir de base para determinarmos que fatores serão essenciais neste tipo de modelo, a Tabela 1.1 apresenta um resumo dos principais fatores a nível do indivíduo e da população que são vitais para um modelo populacional baseado em indivíduos. É importante lembrar que cada um destes fatores pode ser afetado por fatores ambientais (*e.g.* a curva de sobrevivência é afetada por variações na disponibilidade de recursos e da intensidade de predação).

Neste estudo vou considerar as características bionômicas como fixas para cada espécie, sofrendo uma variação entre indivíduos principalmente devido ao ambiente (incluindo competição intra-específica). As diferenças entre espécies serão modeladas como função apenas do tamanho corporal e da diferenciação dentro de clados definidos.

Tabela 1.1 Propriedades das espécies que afetam os processos demográficos em mamíferos, classificadas de acordo com a escala em que estão definidas.

Nível	Processos demográficos		
	Taxa de Natalidade	Taxa de Mortalidade	Migração
Individual	Idade de maturação sexual	Longevidade máxima	Sistema de acasalamento
	Fecundidade média		Territorialidade
	Intervalo entre ninhadas		Dispersão de um só sexo
	Sistema de acasalamento		
	Razão sexual		
Populacional	Distribuição etária	Distribuição etária	Distribuição etária
		Curva de sobrevivência	

A vida de um mamífero pode ser dividida em 5 eventos:

- a) Fertilização do óvulo;
- b) Nascimento;
- c) Desmame
- d) Maturidade Sexual
- e) Morte

Durante o decorrer destas fases, o organismo cresce em tamanho e, consequentemente, em peso. O peso será a medida de tamanho corporal, assim como em muitas outras análises sobre alometria de características bionômicas e populacionais (e.g. Millar, 1977; Promislow, 1991; Blackburn & Lawton, 1994; Silva & Downing, 1995). A duração de cada uma destas fases pode estar relacionada com o tamanho corporal da espécie quando se analisa este fenômeno em um clado definido. Da mesma forma, o tamanho corporal do indivíduo quando chega a cada uma das fases também pode ser predito através de relações alométricas.

A existência de alometria da história de vida de mamíferos e de outros animais é há muito conhecida (Taylor, C. S., 1965, 1968; Case, 1978; Tuomi, 1980; Bekoff *et al.*, 1981). Se as características da história de vida destes mamíferos são em grande parte função do tamanho é razoável supor que por mera alteração do tamanho se poderia levar a alterações dos padrões de história de vida de uma espécie, sem que a seleção natural agisse *diretamente* sobre este fator.

Considere, como exemplo, a invasão de mamíferos durante a grande troca intercontinental do Pleistoceno na América do Sul (Reig, 1984; Vrba, 1992). Organismos de grande tamanho de corpo, oriundos de áreas temperadas, menos eficientes em termoregular-se em climas tropicais, por sua relação superfície/volume (Peters, 1987), seriam selecionados levando ao aparecimento de estoques de menor tamanho.

Sob este ponto de vista, são nos desvios do modelo que podemos encontrar adaptações de história de vida a alguma condição especial da história evolutiva do grupo.

Para analisar estes processos dividi o tema nas seguintes seções: a) Forma de crescimento corporal; b) História de vida como função do peso corporal; c) Curva de sobrevivência e d) Competição intra-específica. Com esta divisão procuro envolver os tópicos analisados pela teoria de variação de história de vida de Charnov (1991) e incluir alguns temas ali negligenciados. Definidas as relações entre cada um destes fatores e o tamanho corporal dentro da classe Mammalia ou um padrão consistente de variação que possa ser modelado, o próximo passo será criar as “espécies virtuais” que serão a base das simulações do próximo capítulo.

METODOLOGIA

Considerações Gerais

As preocupações principais durante um estudo de meta-análise (estudos que reúnem informações de vários trabalhos em busca de uma generalização ou teste de uma hipótese de forma mais completa) são os critérios utilizados para a seleção dos dados da literatura. Nesta seção eu apresento estes critérios para cada uma das principais análises deste capítulo, além da forma como serão tratados os dados.

Em todos os casos os dados obtidos para cada tipo de informação sobre a história de vida foram analisados com relação ao tamanho corporal através do ajuste a modelos para alometria.

Ajuste a modelos para alometria

O modelo para a relação entre as diversas características da história de vida e o tamanho foi a função potência:

$$Y = aW^b \quad (\text{Eq. 1.1})$$

onde Y é a variável da história de vida; a e b parâmetros da regressão e W o peso do indivíduo (de acordo com Peters, 1987). Esta equação também é conhecida como hipérbole equilátera quando $b < 0$. O nome “função potência” foi preservado pelo resto do texto apenas por ser o mais usual na literatura, tendo sido usado mesmo nas situações em que matematicamente o modelo ajustado era uma hipérbole.

Fiz todas as análises de regressão no módulo de estimação não-linear do programa STATISTICA utilizando o método quasi-Newton e função de perda dos mínimos quadrados ou no módulo de regressão múltipla do mesmo programa.

Como o principal objetivo deste capítulo é apresentar um modelo preditivo eficiente, mais importante que um teste estatístico (que invariavelmente é significativo nestas análises) me interessa a magnitude e a direção dos desvios ao redor da curva. Muitos trabalhos nesta área utilizam a regressão linear com as variáveis log-transformadas (Zullinger *et al.*, 1984; Promislow, 1991). Por isso, no Apêndice 1, procurei avaliar o uso da regressão linear nas variáveis log-transformadas e da não-linear estimando os resíduos de cada regressão e os utilizando como critério de qualidade dos ajustes.

Forma da curva de crescimento

Pelo menos três modelos (von Bertalanffy, Gompertz e Logístico) têm sido ajustados para o dados de crescimento de mamíferos. Zullinger *et al.* (1984) compararam o ajuste destes modelos e seu estudo pode ser considerado ainda a melhor revisão sobre o assunto. Neste estudo, o modelo de von Bertalanffy foi o que apresentou menores resíduos (Tabela 2 de Zullinger *et al.*, 1984, 27 em 49 spp.). Apesar disto, ele sistematicamente superestimou o peso na idade de desname e foi mais eficiente para organismos mais pesados.

Zullinger *et al.* (1984) utilizaram como critério de ajuste a soma de quadrados residuais. Na maioria dos casos o melhor ou o segundo melhor ajuste foi à função de Gompertz. Nas vezes em que o melhor ajuste foi à equação de von Bertalanffy, os testes de qualidade de ajuste não revelaram diferenças com o ajuste à função de Gompertz. A função de Gompertz foi então considerada como o melhor modelo, baseado em um compromisso entre menor soma de quadrados residual e ausência de desvios consistentes na estimativa do

peso máximo e do peso na idade de desmame. O modelo logístico, em média, subestimou o peso máximo e superestimou o peso ao nascimento.

A função de Gompertz tem a seguinte formulação:

$$W_t = W_{\infty} e^{-e^{-k(t-I)}} \quad (\text{Eq. 1.2})$$

onde W_t é o peso no tempo t , W_{∞} é o peso máximo, I representa o ponto de inflexão da curva e k é o coeficiente de crescimento. O ponto de inflexão pode ser compreendido como a idade na qual a concavidade da curva muda, o que, em termos mais biológicos, representa uma diminuição da velocidade com que os indivíduos ganham peso com o tempo (a curva passa de uma concavidade voltada para cima para tê-la voltada para baixo).

No artigo de Zullinger *et al.* o tempo é expresso em dias e mantive esta unidade nas análises deste capítulo. Para todas as interpretações que se seguirão tomei o peso máximo como peso de indivíduos maduros sexualmente.

A relação entre os parâmetros da função de Gompertz estimados para cada espécie por Zullinger *et al.* e o tamanho corporal foi testada de acordo com o modelo alométrico. Para comparar essas curvas entre as diferentes ordem de mamíferos que apresentam um número maior de espécies, utilizei de análise de covariância (ANCOVA) a partir do modelo linearizado.

Características bionômicas

Com base nas informações sobre história de vida de mamíferos atuais estabeleci as correlações entre as características ecológicas e o tamanho corporal a fim de prever, para dado tamanho de corpo, todas as características que podem afetar seu sucesso reprodutivo.

As informações sobre o tempo de gestação, o número de filhotes em uma ninhada, a idade de abertura de olhos, a idade de desmame do filhote, o intervalo entre ninhadas, o tamanho dos filhotes ao nascimento, a idade da maturidade sexual e o tamanho do adulto foram retirados do trabalho de Promislow (1991) e as referências ali encontradas. Os dados foram conferidos com relação aos artigos originais, e algumas informações adicionais foram inseridas ou corrigidas. Esses dados são mais relacionados à fauna africana, com ausência de dados da fauna da América do Sul.

Transformei todos os dados de tempo para frações de ano (dias/365) e todas as medidas de peso para Kg para as análises estatísticas que se seguirão. O tempo de atividade reprodutiva ou tempo pós-maturação sexual foi calculado como longevidade máxima subtraída a idade de maturação.

Para as análises de alometria testei especificamente a hipótese de que as inclinações das curvas para cada atributo de história de vida em relação ao tamanho corporal não diferem de 0,25. A razão disto é que diversos autores (Taylor, C. S., 1965, 1968; Lindstedt & Calder, 1981; Peters, 1987) sugerem uma mesma inclinação entre os atributos com este valor, como resultado de restrições evolutivas.

Curva de sobrevivência

Os dados para ajuste a um modelo geral para sobrevivência em mamíferos referem-se a 93 curvas de sobrevivência. Cerca de 43% dos dados referem-se a espécies norte-

americanas, 34% a africanas e 21% a européias. Nenhuma espécie foi estudada na América do Sul, apesar de algumas delas apresentarem distribuição que inclui este continente. Das espécies estudadas na América do Norte há uma concentração de roedores e em especial os Sciuromorpha (gêneros *Tamias*, *Sciurus* e *Spermophilus*), ao passo que os dados da África são na sua quase totalidade de Artiodactyla.

Com base na discussão sobre sobrevivência em mamíferos (Caughley, 1966; Hutchinson, 1981) e na análise de algumas curvas de sobrevivência, construí um modelo geral que busca descrever as curvas de sobrevivência no grupo. Este modelo é assim descrito:

$$q_x = I_{x < p} (m_o + ax) + I_{x \geq p} (m_o + ap) e^{s(x-p)} \quad (\text{Eq. 1.3})$$

Onde x é a idade do indivíduo, q_x é a probabilidade de sobrevivência, m_o é a taxa de mortalidade no recém nascido, p é o tempo no qual a forma da curva muda entre linear e exponencial, a é a taxa de mortalidade na fase linear. s é a taxa de aumento da mortalidade com o tempo ou coeficiente de senescência e $I_{x < p}$ e $I_{x \geq p}$ são variáveis indicadoras de intervalos definidos.

Este modelo é, na verdade, a união de um modelo linear de mortalidade no período de tempo entre o nascimento e o tempo p , com um modelo exponencial de mortalidade deste ponto até a longevidade máxima da espécie.

Como nos outros casos desta tese, o ajuste ao modelo foi feito utilizando-se de técnicas não-lineares pelo método quasi-Newton. Existem vários problemas para se ajustar este tipo de equação. É possível que o procedimento para estimar os parâmetros encontre mais de um conjunto de parâmetros com valores mínimos locais para a função de perda. Nestes casos, o que determinará para qual conjunto irá convergir o processo são os valores iniciais. Desta forma, determinei que para todos os mamíferos com mais de 1 Kg o valor inicial para a variável p fosse 2. Para as espécies com peso menor que 1 Kg o valor inicial

de p foi 0,2. Os valores iniciais para os outros parâmetros foram sempre zero. Em todos os casos, estes parâmetros iniciais representavam o segundo ou terceiro dado de sobrevivência para a espécie, sendo portanto comparáveis. Para avaliar a consistência destas opções, variei os valores iniciais no ajuste e apenas em poucos casos (que são marcados nas tabelas) a convergência não tendia sempre para o mesmo ponto. Nestes casos, escolhi aquela que apresentou o menor valor de resíduo da regressão.

A razão para mudanças na estimativa inicial é a grande discrepância entre as escalas nos quais os dados foram coletados. Para a maioria dos mamíferos com mais de 2 Kg os intervalos de coleta são anuais, enquanto para organismos menores é comum análises quinzenais ou mesmo semanais. Estas diferenças se mostraram importantes no ajuste ao modelo.

RESULTADOS

Forma da curva de crescimento

É geralmente bem conhecida a relação inversa entre taxa de crescimento e o tamanho corporal em mamíferos (Figura 1.1). Menos estudada tem sido a relação positiva entre o ponto de inflexão da curva de crescimento e o tamanho corporal (Figura 1.2). É evidente que um grupo de espécies pertencentes à ordem Primates são os que mais se afastam do padrão geral, apresentando taxas de crescimento e ponto de inflexão muito menor do que o esperado para o seu peso corporal. Os Chiroptera e o único Proboscidea estudado também apresentam um ponto de inflexão menor que o esperado.

Os ajustes à função potência foram obtidos utilizando-se a regressão não-linear sem linearização por logaritmo. Esta não é a opção mais comum na literatura, mas uma

comparação dos resultados deste tipo de análise com o modelo linearizado mostrou vícios consistentes neste último modelo (ver Apêndice 1 para uma explicação detalhada). É importante lembrar que o ajuste não-linear, por se utilizar de um método iterativo, não implica que a soma dos resíduos seja zero (Tabelas 1.2 e 1.3).

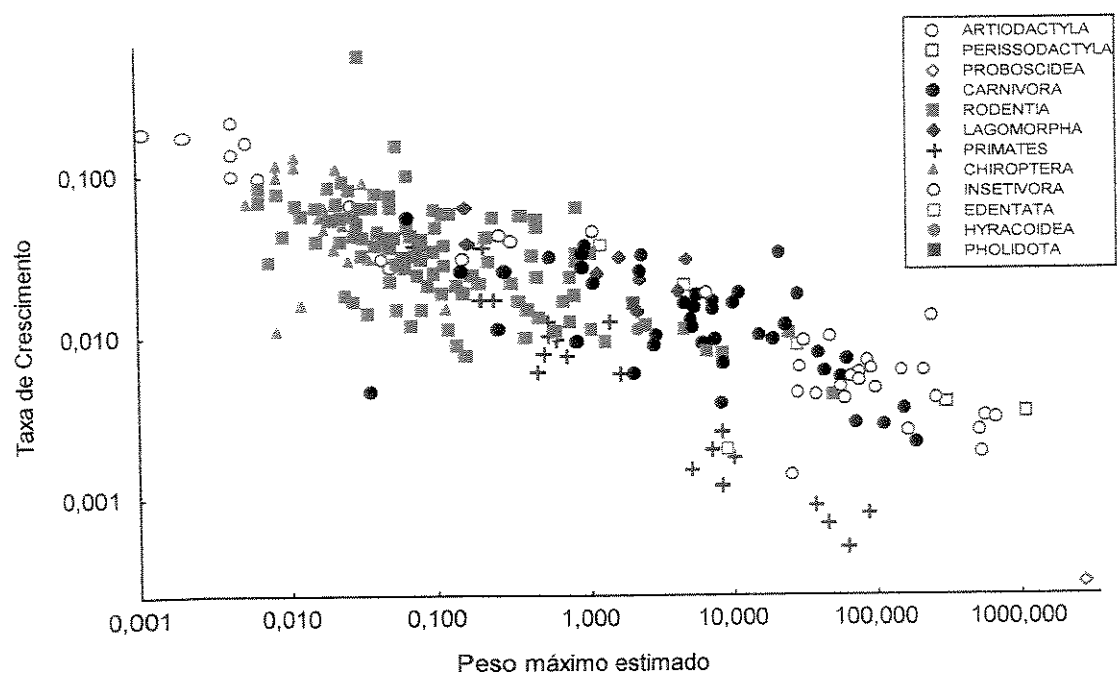


Figura 1.1. Taxa de crescimento corporal em função do peso máximo para 313 espécies de mamíferos à partir do ajuste à função de Gompertz. A escala log-log foi escolhida para facilitar a visualização.

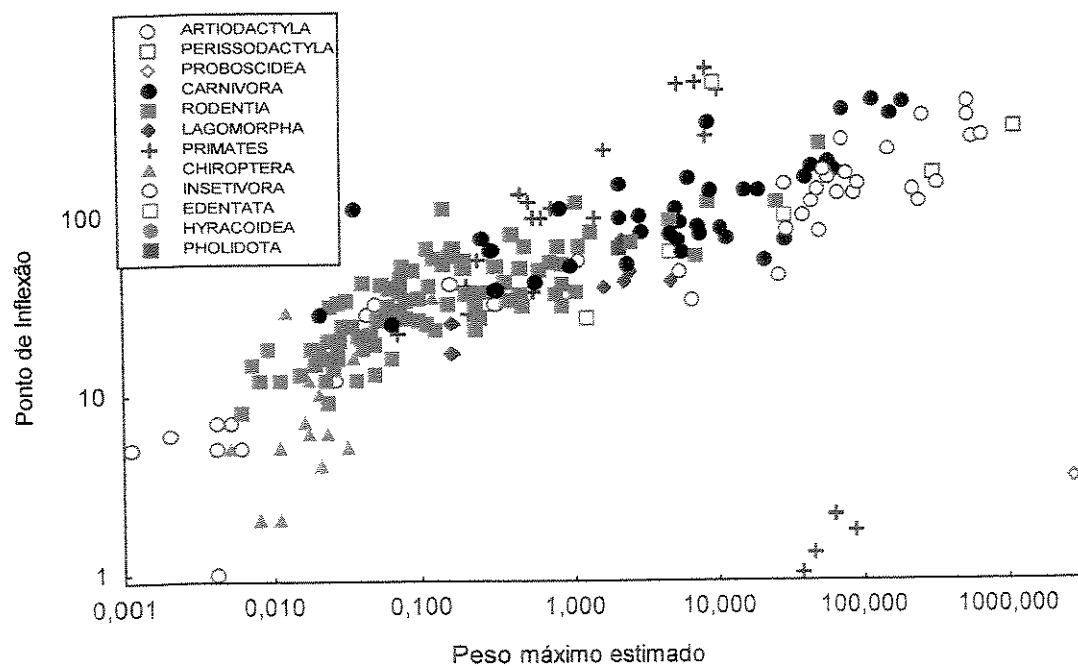


Figura 1.2. Ponto de inflexão da curva de crescimento corporal em função do peso máximo para 313 espécies de mamíferos a partir do ajuste à função de Gompertz.

Tabela 1.2. Ajuste através de regressão não-linear à função potência da relação entre a taxa de crescimento (k) e o tamanho corporal (W_{∞}) para diferentes ordens de mamíferos. (a e b são os parâmetros estimados; Resíduo é a soma dos resíduos em cada modelo ajustado; n é número de amostras; Q_{mres} é a soma do quadrado dos resíduos).

Ordem	a	B	n	Resíduo	Q_{mres}
Primates	0,00758	-0,60825	21	-0,00117	0,000348
Rodentia	0,01989	-0,24340	157	0,00462	0,038490
Carnivora	0,01895	-0,14665	51	-0,00732	0,003898
Insectivora	0,02278	-0,34274	15	-0,001496	0,020133
Arctiodatila	0,02658	-0,34167	32	0,001232	0,000217

Tabela 1.3. Ajuste através de regressão não-linear à função potencia da relação entre o ponto de inflexão (I) e o tamanho corporal (W_{∞}) para diferentes ordens de mamíferos. (a e b são os parâmetros estimados; Resíduo é a soma dos resíduos; n é número de amostras; Q_{mres} é a soma do quadrado dos resíduos).

Ordem	a	b	n	Resíduo	Q_{mres}
Primates	162,5842	0,071005	21	-28,4140	858716,7
Rodentia	64,14389	0,297710	157	1,9029	36487,1
Carnivora	47,73468	0,409293	51	310,3630	158935,3
Insectivora	57,46923	0,358757	15	-9,0548	584,4
Arctiodactyla	33,02343	0,355565	32	-17,9470	102087,1
Lagomorpha	40,63077	0,225209	9	-1,4842	1110,7

Os ajustes nas Tabelas 1.2 e 1.3 mostram uma maior discrepância para Primates, principalmente com relação ao ponto de inflexão. Isto sugere que as relações entre os parâmetros estimados da curva de sobrevivência e o tamanho corporal neste grupo são muito diferentes das dos outros e, possivelmente, não seguem uma função potência.

Apesar da deficiência do modelo linearizado, eu o utilizei em uma ANCOVA para testar se existem diferenças de inclinação na relação entre taxa de crescimento e tamanho corporal para as sete ordens com maior número de espécies na amostra (Artiodactyla, Carnivora, Chiroptera, Insectivora, Marsupialia, Primates e Rodentia). As diferenças foram estatisticamente significativas ($F_{6,300}=6,163$; $p<0,001$). Quando se retira os Primates as retas podem ser consideradas como de mesma inclinação ($F_{5,280}=0,602$; $p=0,698$).

Usando apenas os dados onde se pode ajustar o modelo com 3 parâmetros as inclinações continuam diferentes entre as sete ordens ($F_{6,300}=2,287$; $p=0,037$) e iguais quando se retiram os Primates ($F_{5,280}=0,365$; $p=0,872$).

A Tabela 1.4 apresenta o ajuste final dos parâmetros da função de Gompertz em relação ao tamanho corporal e que será utilizado nas simulações do capítulo 2, excluindo Chiroptera e Primates. A razão para a retirada dos Chiroptera está nas discrepâncias consistentes encontradas em outros aspectos de sua história de vida (e.g. Longevidade) analisados no próximo tópico.

Tabela 1.4. Ajuste através de regressão não-linear à função potência da relação entre o ponto de inflexão (I) e taxa de crescimento (K) com o tamanho corporal para mamíferos Eutheria terrestres excluindo Primates e Chiroptera. EP é o erro padrão da estimativa.

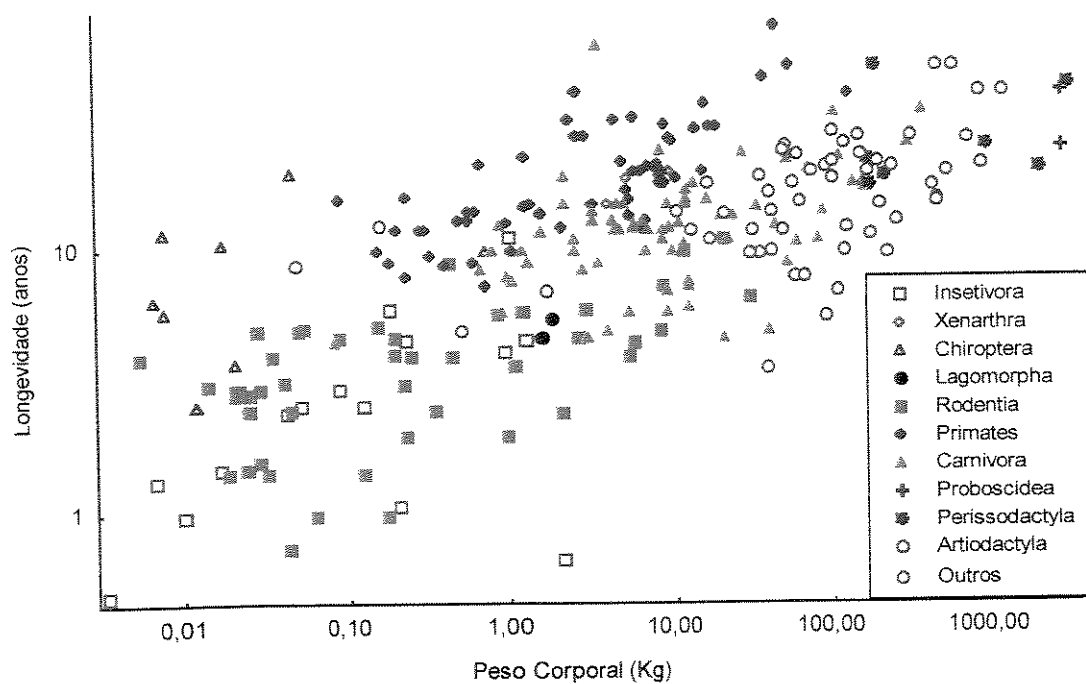
Parâmetro	Intercepto (EP)	Inclinação (EP)
K	0,01441 (0,01469)	-0,37390 (0,02520)
I	66,54745 (3,71103)	0,21980 (0,01138)

Características bionômicas

Através da inspeção visual das figuras é possível observar que os morcegos apresentam maior longevidade (Figura 1.3A), tempo de gestação (Figura 1.3B), idade de

desmame (Figura 1.4A), idade da maturação sexual (Figura 1.4B), período de atividade reprodutiva (Figura 1.5) e um menor número de filhotes por ninhada (Figura 1.6A) que o esperado dado seu tamanho corporal. O intervalo entre ninhadas varia muito para indivíduos de peso corporal semelhante (Figura 1.6), mas, mesmo assim, é possível considerar os morcegos como tendo intervalos maiores que o esperado.

A)



B)

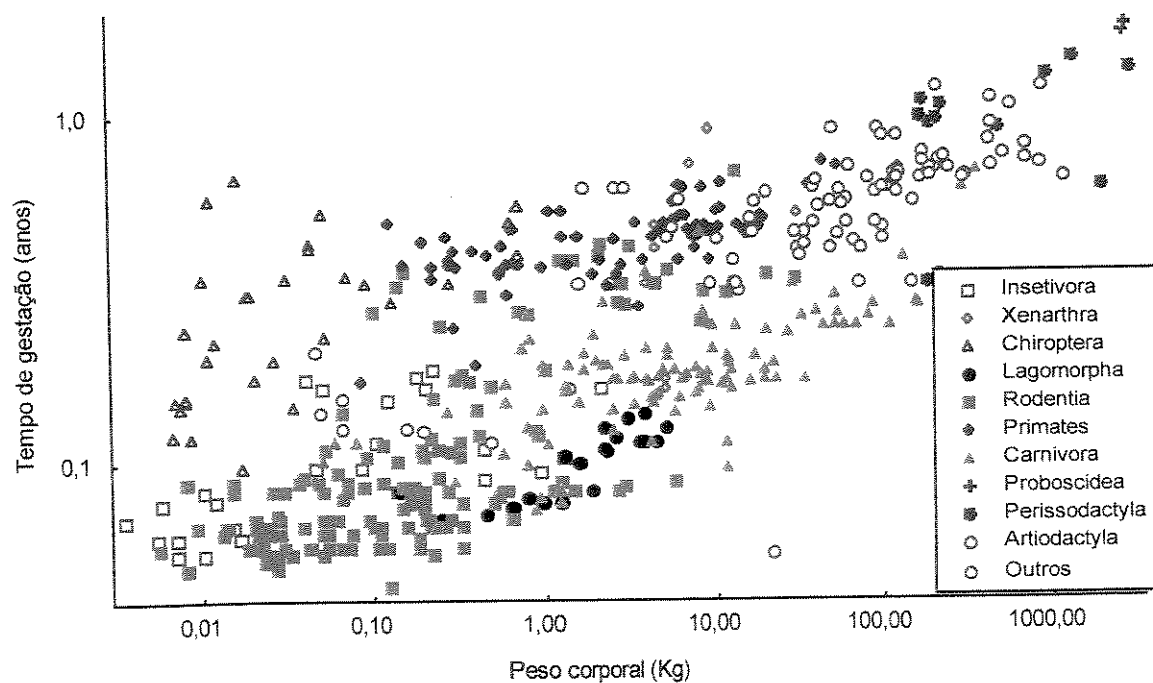
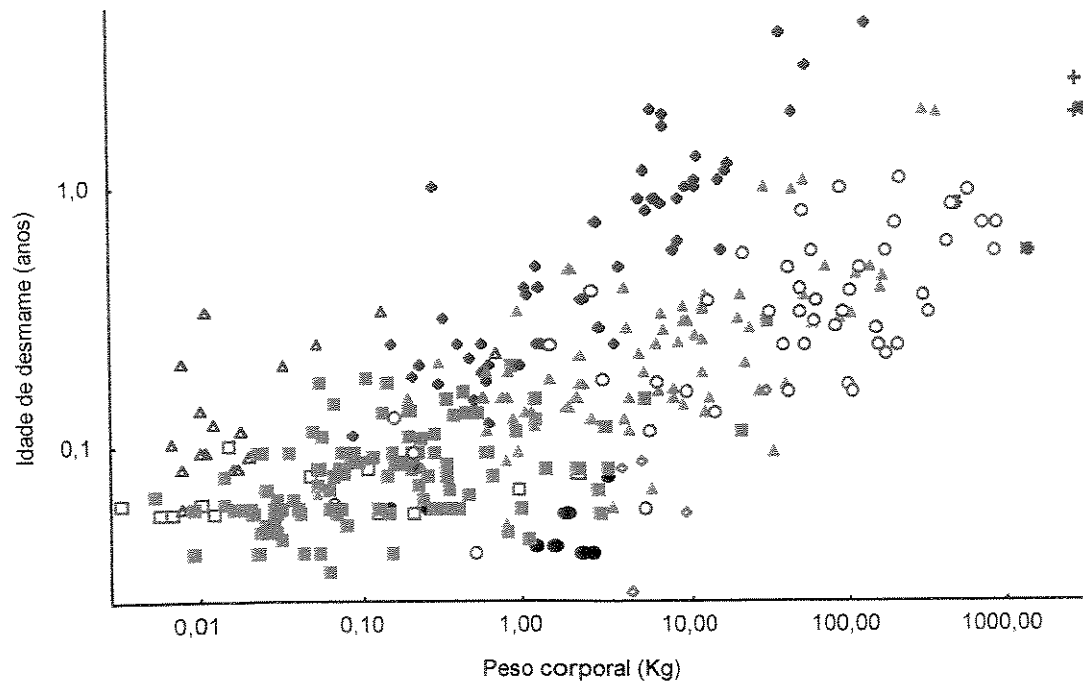


Figura 1.3. Longevidade (A) e tempo de gestação (B) como função do peso corporal para diversas ordens de mamíferos Eutheria.

A)



B)

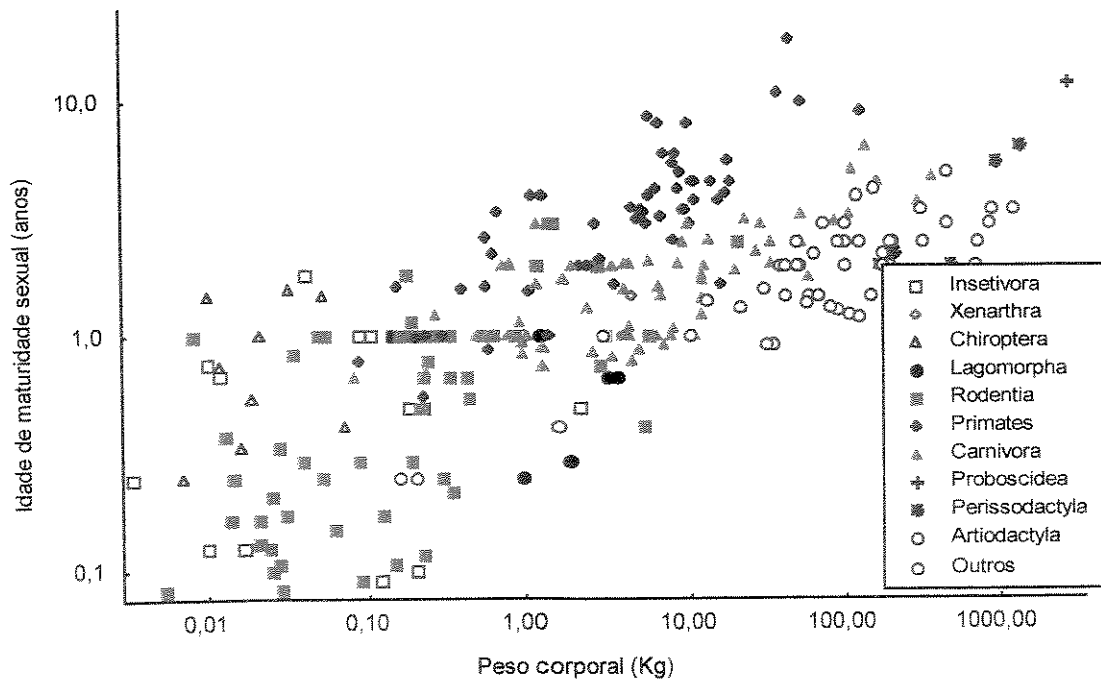


Figura 1.4. Idade de desmame (A) e da maturação sexual (B) como função do peso corporal para diversas ordens de mamíferos Eutheria.

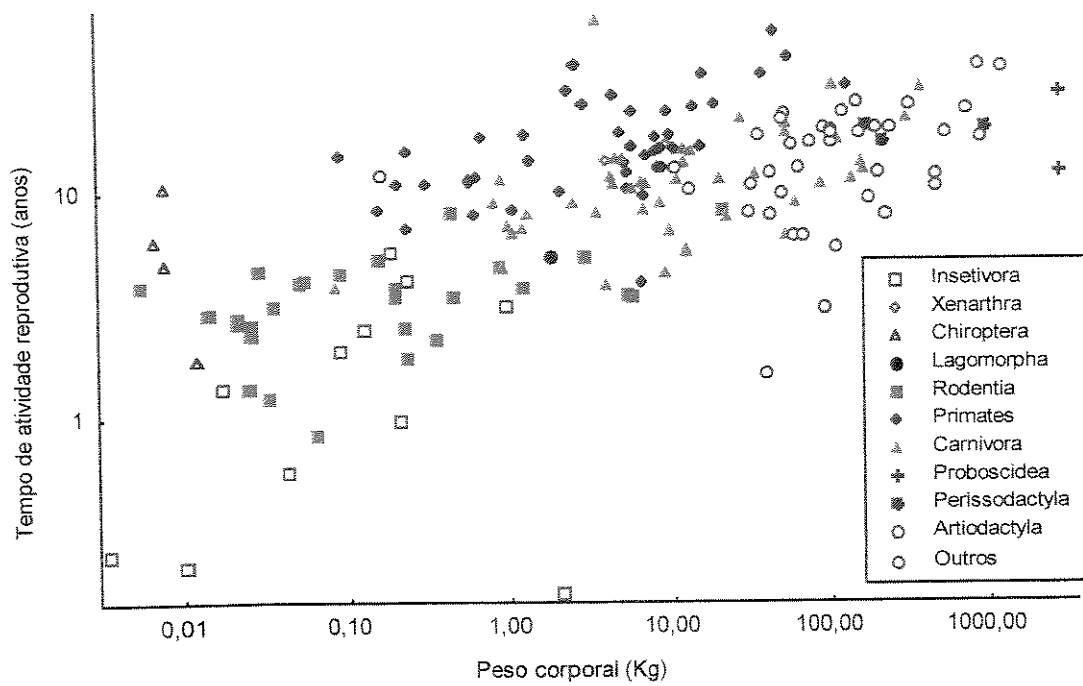


Figura 1.5. Período de atividade reprodutiva como função do peso corporal para diversas ordens de mamíferos Eutheria.

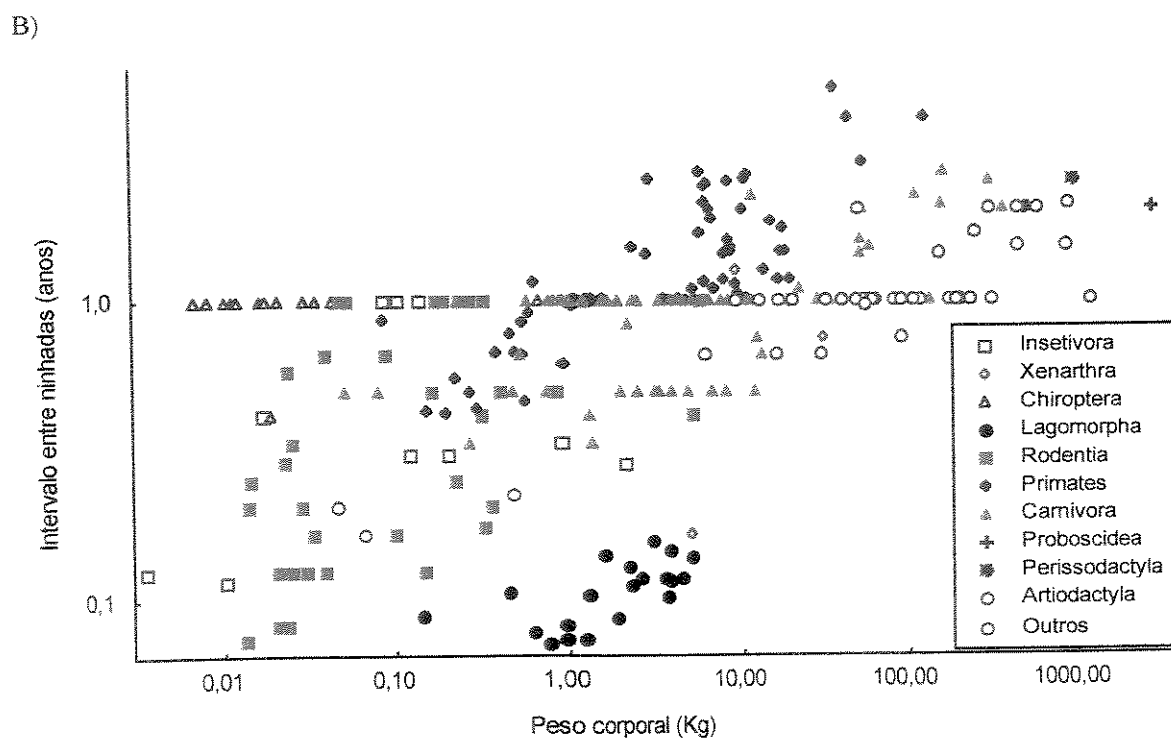
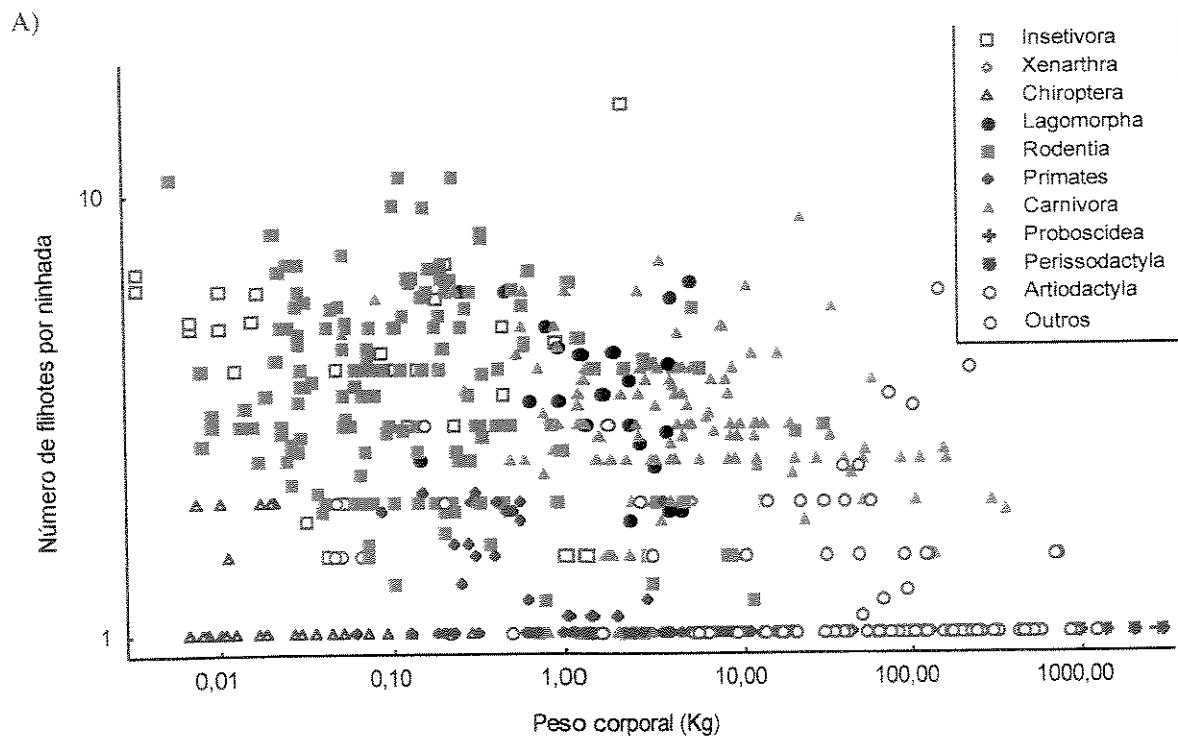


Figura 1.6. Número de indivíduos por ninhada (A) e intervalo entre ninhadas (B) como função do peso corporal para diversas ordens de mamíferos Eutheria.

Os Primates apresentaram desvios consistentes em relação à reta de regressão, com uma maior longevidade (Figura 1.3A), maior idade de desmame (Figura 4A) e maior idade de maturidade sexual (Figura 1.5B).

Os Primates e Chiroptera foram excluídos das análises de regressão que seguem.

Tabela 1.5. Ajuste através de regressão não-linear à função potência da relação entre vários atributos da história de vida de mamíferos com o tamanho corporal (peso em Kg), com dados de 616 espécies. *t* representa o teste t-student para a hipótese nula dos coeficientes *b* serem iguais a 0,25. *p* é o nível de significância atingido.

Atributo	<i>a</i> ± se	<i>b</i> ± se	<i>r</i> ²	<i>T</i>	<i>p</i>
Longevidade	7,3854 ± 0,5688	0,1976 ± 0,0148	0,529	-3,533	<0,001
Tempo de gestação	0,1568 ± 0,0746	0,2758 ± 0,0871	0,753	0,296	0,616
Idade de desmame	0,0937 ± 0,0116	0,3680 ± 0,0198	0,670	5,954	<0,001
Idade de maturação	0,7888 ± 0,0929	0,2666 ± 0,0213	0,658	0,779	0,781
Período de ativ. Reprod.	6,9581 ± 0,7101	0,1696 ± 0,0201	0,587	-4,006	<0,001
No. Filhotes por ninhada	3,1291 ± 0,0852	-0,0980 ± 0,0091	0,228	-38,249	<0,001
Intervalo entre ninhadas	0,5773 ± 0,0342	0,1719 ± 0,0130	0,516	-6,013	<0,001

O tamanho corporal dos adultos teve um poder preditivo variável para as características da história de vida dos mamíferos estudados (Tabela 1.5). Enquanto para longevidade, tempo de gestação, idade de desmame, idade de maturação sexual, período de atividade reprodutiva e intervalo entre ninhadas o tamanho corporal explicou sempre mais que 50% da variação, para o número de filhotes por ninhada sua contribuição foi de apenas 23% da variação. Neste caso existem muitas espécies em todos os grupos que ou apenas produzem um filhote por ninhada ou apresentam apenas uma ninhada por ano (Figura 1.6). Existem vários padrões que podem ser atribuídos a efeitos filogenéticos e efeito de tamanho corporal (*e.g.* os Lagomorpha sempre têm mais de um filhote e sempre têm intervalos menores que um ano, Figura 1.6). No entanto, é interessante notar que as ninhadas com apenas um filhote ocorrem em quase todas as ordens (exceção a Lagomorpha e Insectivora dentre aquelas que pude analisar mais de 5 espécies).

Valores para o coeficiente de alometria estatisticamente iguais a 0,25 só foram encontrados para tempo de gestação e idade de maturação sexual

Curvas de sobrevivência

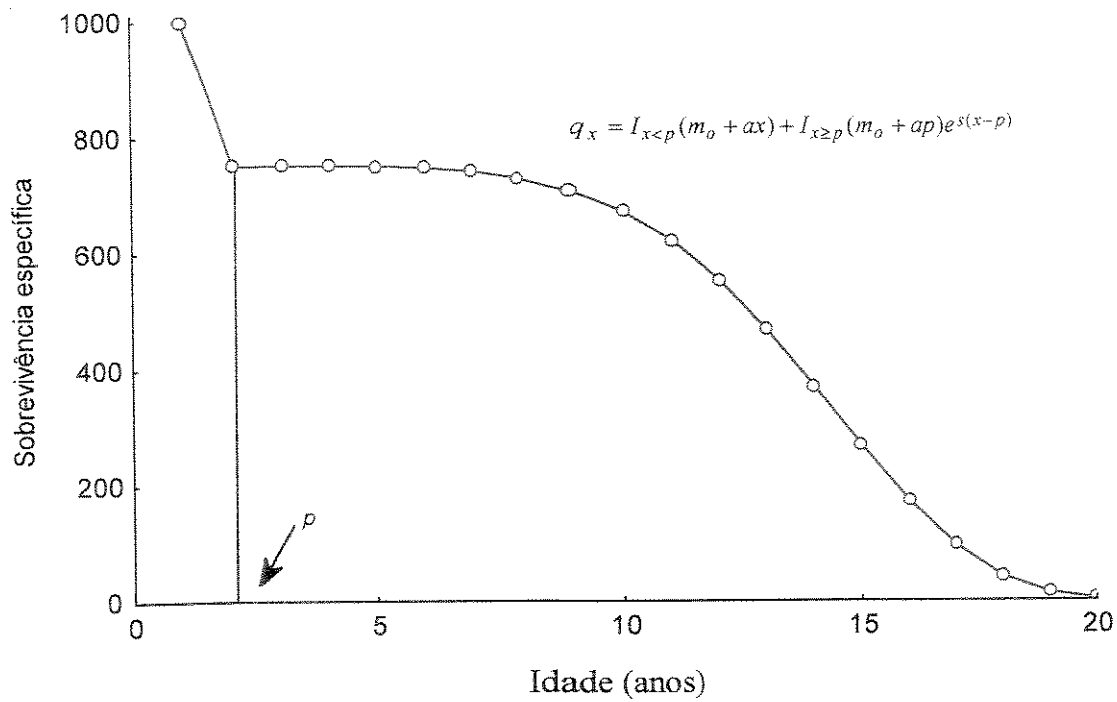
A Figura 1.7 mostra uma simulação da forma da curva de sobrevivência e de mortalidade específica baseada na equação 1.3. Esta simulação foi feita baseada no esperado para um mamífero com longevidade de 20 anos e mortalidade inicial de 50% (*e.g.* um *Artiodactyla*).

A primeira fase da curva tem a restrição de que há um decréscimo da mortalidade real até atingir uma mortalidade mínima nas vizinhanças do ponto p (Figura 1.7), e a segunda fase a restrição de que a mortalidade de 100% é atingida no ponto da longevidade máxima.

Na maioria dos ajustes, a proporção de variação explicada foi superior a 0,70 (Tabelas 1.6 a 1.9). Isto, por si só não garante a qualidade do ajuste. No entanto, a análise dos resíduos para cada curva não mostrou desvios consistentes.

Em alguns poucos casos, existem dados de estudos independentes para a mesma espécie, mas na maioria das vezes em que há duas entradas para a mesma espécie nas tabelas 1.6 a 1.9 estas representam análises separadas para os sexos dentro do mesmo conjunto amostral. Estes casos estão identificados nas tabelas. Os estudos independentes para a mesma espécie são mais comuns em roedores *Sciuromorpha* (Tabela 1.9).

A)



B)

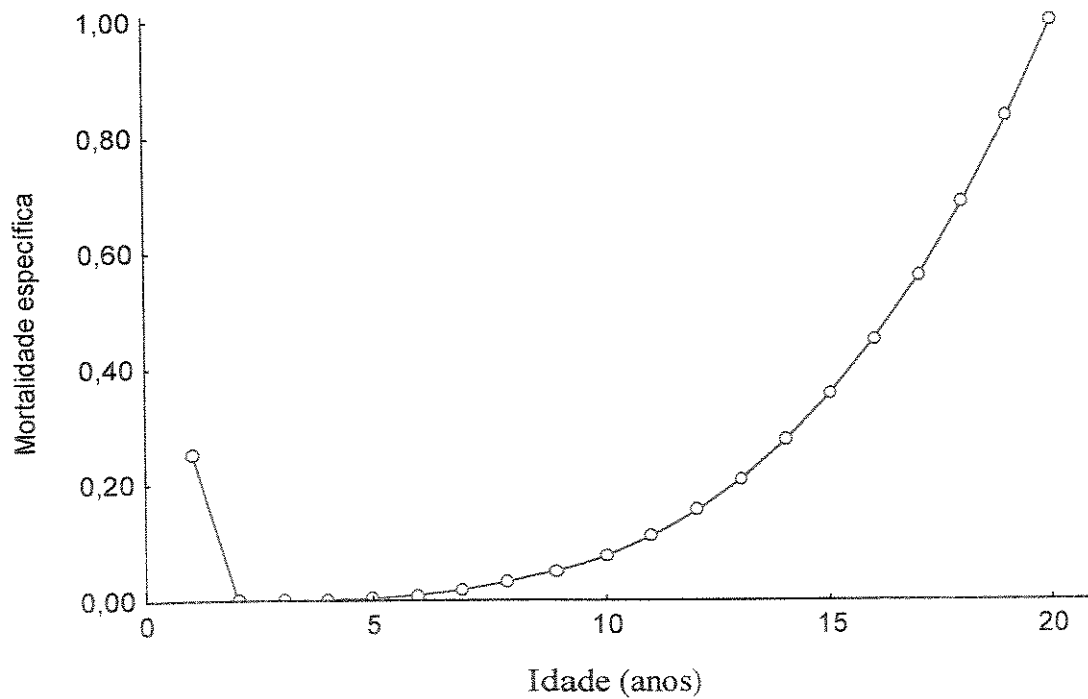


Figura 1.7. Simulação da sobrevivência (A) e mortalidade específica (B) de acordo com o modelo da Equação 1.3.

Tabela 1.6. Análise de curvas de sobrevivência de espécies de mamíferos da ordem Artiodactyla. Os símbolos para os coeficientes seguem a equação 1.3. Resíduo é o somatório dos desvios quadráticos em relação ao esperado e R^2 é o coeficiente de determinação. As letras (m) e (f) indicam análises separadas para os sexos. Referências detalhadas a cada um destes artigos estão em Promislow (1991).

Espécie	p	m_o	a	s	Resíduo	R^2
<i>Aepyceros melampus</i> (f)	0,9789	0,1983	-0,0934	0,1793	0,0828	0,723
<i>Aepyceros melampus</i> (m)	7,3846	0,2260	0,0452	-0,4407	0,4803	0,278
<i>Connochaetes gnou</i>	0,9493	0,3407	-0,3588	0,5028	0,6063	0,429
<i>Damaliscus korrigum</i>	0,9994	0,5000	-0,3081	0,3349	0,0324	0,943
<i>Damaliscus lunatus</i>	0,9972	0,5000	-0,2979	0,3271	0,0340	0,941
<i>Hemitragus jemlahicus</i>	0,9996	0,5317	-0,4943	0,2792	0,1207	0,845
<i>Kobus defassa</i>	1,0374	0,5000	-0,4697	0,4811	0,1565	0,841
<i>Kobus kob</i>	0,9929	0,5000	-0,3722	0,3300	0,0272	0,951
<i>Ovis dalli</i> (f)	1,1231	0,5109	-0,4421	0,3400	0,1354	0,826
<i>Ovis dalli</i> (m)	1,1507	0,4191	-0,3477	0,3664	0,0043	0,996
<i>Ovis dalli</i> (m+f)	1,9078	0,8608	-0,4418	0,3635	0,0064	0,994
<i>Ovis aries</i>	2,6129	0,4142	-0,1203	0,2186	0,2443	0,796
<i>Rupicapra rupicapra</i>	0,9975	0,2105	-0,0790	0,2503	0,0645	0,922
<i>Syncerus caffer</i> (m)	1,0551	0,5000	-0,4570	0,1760	0,2892	0,740
<i>Syncerus caffer</i> (f)	0,9976	0,5000	-0,3921	0,0855	0,8792	0,234
<i>Alces alces</i> (m+f)	-0,1104	0,3402	-0,0487	-0,0882	0,0040	0,951
<i>Alces alces</i> (f)	1,1449	0,1484	-0,1105	0,2346	0,0843	0,931
<i>Capreolus capreolus</i>	4,0654	0,4101	-0,0655	0,3876	0,0910	0,856
<i>Cervus elaphus</i> (m+f)	1,8631	0,1732	-0,0461	0,1452	0,5174	0,458
<i>Cervus elaphus</i> (f)	0,2135	0,0527	-0,2466	1,1544	0,0877	0,897
<i>Odocoileus virginianus</i>	13,0002	0,3418	-0,0233	3,2650	0,2483	0,968
<i>Rangifer tarandus</i>	1,1305	0,1538	-0,1084	0,2764	0,1083	0,857
<i>Hippopotamus amphibius</i>	5,3834	0,0603	-0,0082	0,1089	0,0286	0,986
<i>Hippopotamus amphibius</i>	1,4853	0,3301	-0,2215	0,1676	0,3769	0,658
<i>Phacocheorus aethiopicus</i>	0,9617	0,5000	-0,2888	0,0247	0,8752	0,063
<i>Phacocheorus aethiopicus</i>	2,7364	0,7085	-0,2519	0,4103	0,2350	0,701
<i>Phacocheorus aethiopicus</i>	1,9809	0,7445	-0,2445	0,0134	0,3287	0,052
<i>Sus scrofa</i>	4,3998	0,6952	-0,0866	0,2405	0,1193	0,714

Tabela 1.7. Análise de curvas de sobrevivência de espécies de mamíferos da ordem Carnívora. Os símbolos para os coeficientes seguem a equação 1.3. Resíduo é o somatório dos desvios quadráticos em relação ao esperado e R^2 é o coeficiente de determinação. As letras (m) e (f) indicam análises separadas para os sexos. Referências detalhadas a cada um destes artigos estão em Promislow (1991).

Espécie	p	m_o	a	s	Resíduo	R^2
<i>Alopex lagopus</i>	0,1132	0,6090	-1,0114	-0,0851	0,0861	0,292
<i>Canis lupus</i>	2,5000	0,6725	-0,1656	0,1916	0,6501	0,152
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	5,0522	0,6271	-0,0946	0,5442	0,0205	0,956
<i>Vulpes vulpes</i>	0,9932	0,5556	-0,3681	0,3239	0,0447	0,901
<i>Vulpes sp</i>	2,4914	0,9532	-0,2938	0,2351	0,1193	0,759
<i>Felis catus</i>	0,9970	0,7310	-0,4352	0,1532	0,3546	0,326
<i>Felis catus</i>	1,1725	0,6826	-0,4185	0,4051	0,1787	0,594
<i>Lynx lynx</i>	1,1621	0,2414	0,1223	-0,0434	1,0558	0,010
<i>Lynx rufus</i>	10,5421	0,5237	-0,0253	0,6931	0,1801	0,704
<i>Lynx rufus</i> (m)	6,9588	0,3821	0,0149	0,6931	0,0038	0,988
<i>Lynx rufus</i> (f)	6,6378	0,3483	0,0061	0,6931	0,0165	0,955
<i>Panthera leo</i>	1,4086	0,5110	-0,3597	0,3677	0,0383	0,964
<i>Lutra lutra</i>	1,1616	0,6786	-0,5489	0,4699	0,2843	0,716
<i>Martes zibellina</i>	2,5882	0,8206	-0,3014	0,3245	0,1202	0,865
<i>Meles meles</i>	2,4060	0,3167	-0,1067	0,7647	0,1089	0,796
<i>Mephitis mephitis</i>	2,2179	0,5113	-0,0227	0,2854	0,0050	0,980
<i>Taxidea taxus</i>	9,0048	0,5569	-0,0427	1,7661	0,2096	0,716
<i>Ursus americanus</i>	1,6684	0,5000	-0,2801	0,1768	0,6032	0,375
<i>Ursus arctos</i>	1,3136	0,8689	-0,6614	0,5077	0,5408	0,371
<i>Ursus arctos</i>	1,1616	0,2041	-0,1682	0,1898	0,3052	0,752

Tabela 1.8. Análise de curvas de sobrevivência de espécies de mamíferos das ordens Insectivora, Lagomorpha, Perissodactyla e Primates. Os símbolos para os coeficientes seguem a equação 1.3. Resíduo é o somatório dos desvios quadráticos em relação ao esperado e R^2 é o coeficiente de determinação. As letras (m) e (f) indicam análises separadas para os sexos. Referências detalhadas a cada um destes artigos estão em Promislow (1991).

Espécie	p	m_o	a	s	Resíduo	R^2
<i>Erinaceus europaeus</i>	0,1130	0,1429	0,2747	0,4450	0,0574	0,887
<i>Talpa europaea</i>	2,0000	0,4457	-0,0517	0,5486	0,0409	0,880
<i>Talpa europaea</i>	4,0639	0,6562	-0,0797	1,1770	0,0255	0,916
<i>Lepus americanus</i>	1,3997	0,9316	-0,4712	0,4345	0,0457	0,882
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	0,5889	0,6956	-1,1804	18,3800	0,1306	0,887
<i>Sylvilagus floridanus</i>	4,2849	0,7440	-0,1587	0,0525	1,0587	0,336
<i>Ochotona princeps</i>	2,5885	0,7044	-0,1342	0,2382	0,0704	0,812
<i>Ochotona princeps</i>	1,0876	0,8889	-0,6508	0,3097	0,2585	0,601
<i>Equus burchelli</i> (m)	1,2354	0,1790	-0,1060	0,1037	0,9376	0,264
<i>Equus burchelli</i> (f)	1,6189	0,1960	-0,1140	0,2363	0,5544	0,521
<i>Macaca mulatta</i>	1,1684	0,4004	-0,3427	0,6485	0,6154	0,412
<i>Macaca sinica</i>	7,5490	0,3815	-0,0438	0,1713	0,1143	0,835
<i>Pan troglodytes</i>	14,2026	0,2341	-0,0165	0,7052	0,4619	0,533
<i>Loxodonta africana</i>	1,3997	0,9316	-0,4712	0,4345	0,1359	0,918

Tabela 1.9. Análise de curvas de sobrevivência de espécies de mamíferos da ordem Rodentia. Os símbolos para os coeficientes seguem a equação 1.3. Resíduo é o somatório dos desvios quadráticos em relação ao esperado e R^2 é o coeficiente de determinação. As letras (m) e (f) indicam análises separadas para os sexos. Referências detalhadas a cada um destes artigos estão em Promislow (1991).

Espécie	p	m_o	a	s	Resíduo	R^2
<i>Myocastor coypus</i>	3,0015	0,8354	-0,1874	1,3001	0,1411	0,704
<i>Castor canadensis</i>	9,3807	0,3748	-0,0233	0,1614	0,4653	0,518
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0,4509	0,8198	-1,6936	3,3875	0,1499	0,799
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0,2814	0,4219	-1,0549	1,4605	0,2410	0,667
<i>Microtus agrestis</i>	0,6506	0,0335	1,4947	0,2603	0,8489	0,286
<i>Peromyscus leucopus</i>	0,9000	0,4978	-0,0337	2,5748	0,0094	0,964
<i>Peromyscus maniculatus</i>	-0,0140	0,1278	0,7245	9,6608	0,7247	0,415
<i>Reithrodontomys montanus</i>	0,1447	0,2349	0,1311	1,2274	0,0832	0,865
<i>Reithrodontomys megalotis</i>	0,3747	0,2901	0,2421	1,0699	0,2774	0,587
<i>Reithrodontomys rav rav</i>	0,3744	0,5611	-0,6987	1,2978	0,0151	0,962
<i>Reithrodontomys rav ali</i>	0,3750	0,3042	0,1210	1,4371	0,0237	0,893
<i>Apodemus flavicollis</i>	0,9527	0,2586	-0,0802	2,8163	0,2524	0,701
<i>Tachyoryctes splendens</i>	0,2452	0,7597	-2,0667	0,4576	0,2471	0,654
<i>Marmota flaviventris</i>	4,7172	0,5370	-0,0872	0,9076	0,0262	0,949
<i>Sciurus carolinensis</i>	2,5333	0,7660	-0,2469	0,3899	0,3456	0,479
<i>Sciurus carolinensis</i>	-0,0472	0,2511	-0,0417	0,1142	0,6250	0,141
<i>Sciurus carolinensis</i>	2,5703	0,7648	-0,2435	0,3926	0,3869	0,444
<i>Spermophilus beldingi</i>	7,5075	0,5652	-0,0279	0,6931	0,0147	0,951
<i>Spermophilus lateralis</i>	4,1214	0,7462	-0,1517	0,6931	0,41040	0,471
<i>Spermophilus lateralis</i>	2,4530	0,7404	-0,2555	0,4765	0,18334	0,780
<i>Spermophilus lateralis</i>	4,0167	0,7886	-0,1362	1,4456	0,2361	0,616
<i>Spermophilus lateralis</i>	3,0000	0,8704	-0,2345	0,6217	0,2236	0,766
<i>Spermophilus lateralis</i>	4,7891	0,7068	-0,0672	0,7885	0,0470	0,830
<i>Spermophilus beldingi</i>	0,9854	0,6100	-0,2496	0,0888	0,2913	0,276
<i>Spermophilus beldingi</i>	0,9484	0,6500	-0,1023	0,1389	0,0070	0,941
<i>Tamias striatus</i>	4,3099	0,3833	-0,0508	0,3458	0,2203	0,593
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>	0,9860	0,7384	-0,4512	0,3051	0,0442	0,887
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>	2,1640	0,7712	-0,2697	0,2824	0,1194	0,824
<i>Zapus hudsonicus</i>	0,4693	0,1507	-0,2424	1,4201	0,3466	0,706
<i>Zapus princeps</i>	0,3184	0,6935	-1,1551	0,1429	0,7704	0,144

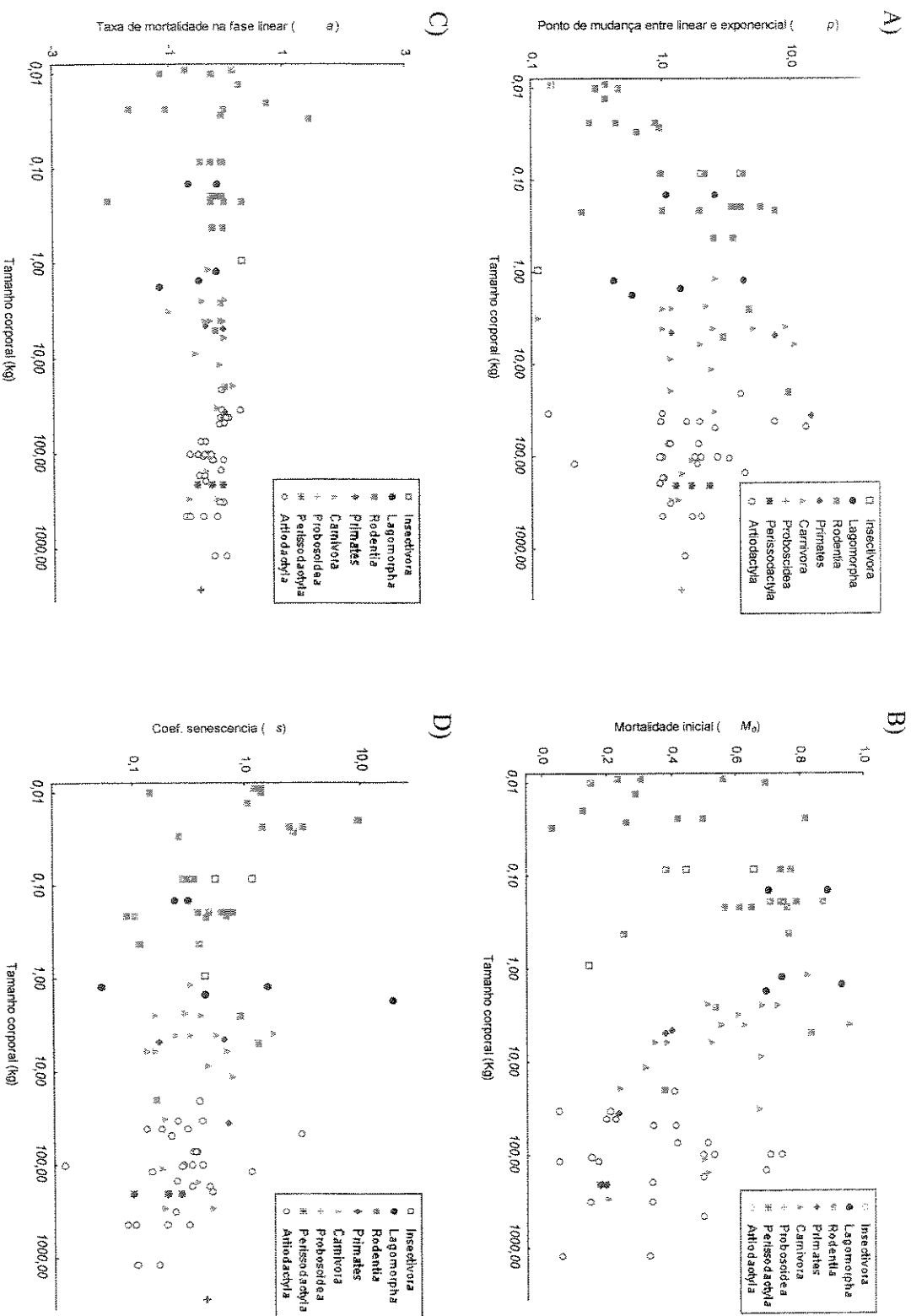


Figura 8. Parâmetros para o modelo de curva de sobrevivência em relação ao tamanho corporal em 93 espécies de mamíferos Eutheria. Os símbolos destes parâmetros estão de acordo com a equação 1.3.

Na Figura 1.8 apresento a relação dos valores estimados dos parâmetros em com o peso corporal. Não é possível observar nenhum padrão nos parâmetros ajustados do modelo que possam ser devidos ao tamanho corporal. Mesmo assim, é possível notar a existência de um período de alta taxa de mortalidade inicial, que, para a maior parte das espécies com mais de 0,10 Kg variou entre 1 e 10 anos (Figura 1.8A). Houve, também, uma grande variação entre espécies no coeficiente de senescência (Figura 1.8D) principalmente entre as de menor peso corporal. Desta forma o coeficiente de senescência não apresentou relação significativa com o tamanho corporal ($t=1,919$; $p=0,058$; $r^2=0,047$; $s=0,936W^{-0,152}$; $n=93$).

De acordo com a Figura 1.9, a mortalidade inicial estimada ajusta-se bem a uma distribuição normal (Teste de Lilliefors $D=0,083$; $p=0,15$) com média 0,495 e desvio padrão de 0,236 (Figura 1.9). Esta mortalidade inicial média será utilizada nas simulações do segundo capítulo.

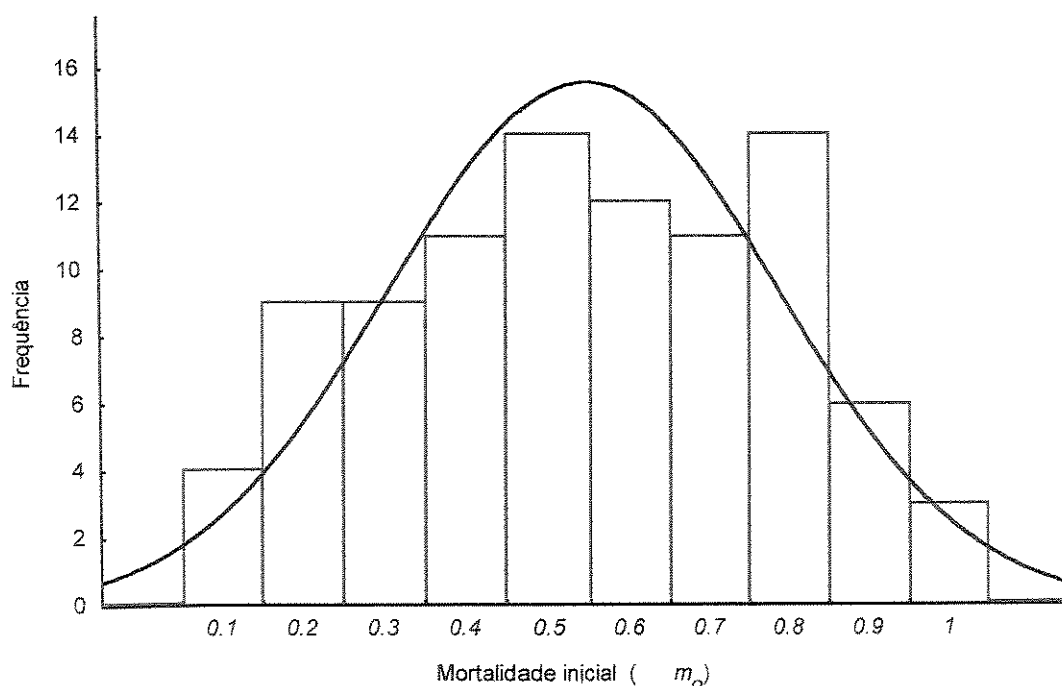


Figura 1.9. Ajuste à distribuição normal para a mortalidade inicial (m_o) em 93 espécies de mamíferos Eutheria.

DISCUSSÃO

Para estabelecer um modelo geral, a partir das análises particulares aqui apresentadas, vou principalmente expor as incongruências e limites à generalização. Deste modo, buscarei determinar as relações entre parâmetros de história de vida e o tamanho corporal que descrevem adequadamente os mamíferos Eutheria terrestres e que poderão ser utilizadas no capítulo seguinte.

Forma da curva de crescimento

Um exemplo de uma adaptação especial ocorre na ordem Primates que apresenta um ponto de inflexão maior que o esperado para seu tamanho corporal. Um maior ponto de inflexão na curva de crescimento indica uma maior proporção do tempo total de vida dispendido na fase pré-reprodutiva. Sugere-se que a evolução de cuidado com a prole tenha favorecido o aumento do ponto de inflexão neste grupo em relação aos demais mamíferos (Zullinger *et al.*, 1984).

Charnov e Berrigan (1993), por outro lado, observam que os Primates apresentam uma vida reprodutiva longa e poucos filhotes por ano comparados aos outros mamíferos. Eles argumentam que isto é um resultado direto das pequenas taxas individuais de crescimento no grupo. Segundo este ponto de vista, as taxas de crescimento é que devem ser explicadas e delas devem derivar outras alterações na história de vida de Primates. As relações relatadas por estes autores também puderam ser observadas no presente estudo, mas acredito ser mais parcimonioso assumir que todos estes fatores se alteraram conjuntamente durante a história evolutiva destas espécies com múltiplas vantagens que

incluem o apredizado de filhotes, estrutura social, maior tempo de atividade reprodutiva nos adultos, e muitas outras.

Baseado no resultado da ANCOVA e nos desvios do modelo alométrico, os grupos de Primates e Chiroptera foram excluídos da concepção deste modelo. Ou eles apresentam uma relação de crescimento própria ou não se ajustam ao modelo alométrico aqui empregado. Os outros grupos apresentaram relativa homogeneidade nas análises utilizadas.

Há problemas adicionais que advêm da covariância entre os parâmetros estimados a partir do ajuste à equação de Gompertz. Alguns dados discrepantes observados podem ser resultado de uma alta covariância entre os parâmetros ajustados. A correlação entre estes parâmetros pode, também, não representar uma realidade biológica estrita, mas conter um componente devido a artifícios do ajuste. Como o objetivo aqui é apenas “construir” um modelo de organismo dentro das limitações observadas na natureza, os procedimentos foram considerados apropriados. No entanto, é importante notar que um estudo posterior da covariância entre estes parâmetros, intra e inter-especificamente, pode lançar luz sobre alguns aspectos inexplorados que conectam o crescimento corporal, a história de vida e a demografia.

Características bionômicas

Os morcegos são os menores mamíferos na amostra aqui apresentada, com uma principal distinção que é a adaptação ao voo, o que deve levar a outras restrições importantes sobre seu tamanho e história de vida. Todas as discrepâncias do esperado para seu peso corporal são consistentes com uma diminuição do número total de filhotes produzidos e de um maior cuidado com a prole.

As características dos Primates estão de acordo com sua curva de crescimento corporal. Com taxa de crescimento mais lenta e ponto de inflexão maior que nos outros

mamíferos eutérios, os Primates forçosamente apresentam maior idade de desmame e de maturidade sexual. Assim, devido a essas discrepâncias, excluí os quirópteros e primatas do modelo a ser construído no capítulo 2 e das análises deste capítulo.

A alta frequência de intervalos anuais entre ninhadas parece ter pelo menos dois componentes biologicamente importantes e analisáveis: i) espécies maiores necessitam de mais tempo para a gestação e amamentação o que determina o intervalo entre ninhadas; ii) um efeito da sazonalidade de recursos no sistema. Este segundo efeito pode ser inicialmente notado no fato que em todas as ordens e tamanhos corporais existem espécies que demoram um ano exato para ter uma nova ninhada. É razoável supor que em ambientes nos quais os recursos vitais para a espécie apresentam uma sazonalidade marcada, haveria uma concentração das oportunidades reprodutivas na época favorável.

Nos casos em que as relações entre traços da história de vida e tamanho corporal se revelaram significativas, os coeficientes de alometria (b) variaram entre 0,16 a 0,36. Em muitos trabalhos a variação destes coeficientes em limites estreitos perto de 0,25 foram interpretados como a existência de uma mesma inclinação para estes diferentes fatores (Peters, 1987). Caso isto seja verdadeiro, teremos que a proporção de tempo gasto pelo indivíduo em cada uma das fases de vida (gestação, desmame, maturação, morte) mantém-se igual para organismos de tamanho corporal diferente. Seus valores absolutos variam apenas por que a longevidade total é função do tamanho.

Valores estatisticamente iguais a 0,25 só foram obtidos para tempo de gestação e idade de maturação sexual. Estes dados representam um conjunto muito maior de espécies que o de outros estudos (Peters, 1987; Wootton, 1987; Promislow, 1991; Berrigan *et al.*, 1993) e devem ser considerados mais completos inclusive com relação ao problema de vícios amostrais (a mastofauna da Europa, América do Norte e África estão super-representadas comparadas com América do Sul e Ásia). A constatação de uma variação maior no valor destes coeficientes de alometria parece descartar a hipótese acima. Da

mesma maneira, as curvas de biogeografia de ilhas (também uma função potência) freqüentemente têm valores próximos a 0,25 mas, uma das mais importantes explicações para este fato é que não passe de uma consequência da Lei dos Grandes Números (May, 1975). Neste caso, nenhum fator biológico explícito precisa ser considerado para a explicação deste fenômeno.

A inexistência de uma mesma inclinação para a relação de diferentes características de história de vida em relação ao tamanho corporal para o conjunto dos Eutheria não significa que ela não seja encontrada para subconjuntos definidos dentro desta amostra. O que se observa é que face às diversificação de cenários evolutivos para os quais convergiram as diferentes ordens aqui estudadas, existem desvios consistentes e uma variação muito maior do que um padrão alométrico simples pode captar.

Curva de sobrevivência

Definida a longevidade máxima, a idade de maturação sexual, o tempo de gestação, a fecundidade e o intervalo entre ninhadas, a estratégia reprodutiva de uma espécie passa a ser função da probabilidade de sobrevivência dependente da idade (q_x na simbologia de tabelas de vida, Stearns, 1993).

Caughley (1966) foi talvez o primeiro a observar a existência de padrões de curva de sobrevivência para vários grupos de mamíferos (em especial para o grupo dos Artiodactyla). Ele sugeriu que estas curvas seguissem a forma de "anzol" com maior mortalidade inicial seguida de um decréscimo linear nos primeiros anos, uma fase de baixa mortalidade e um aumento da probabilidade de morte em idades avançadas. Caughley (1966) sugere também que a generalização das curvas de sobrevivência em três tipos (alta mortalidade infantil ou tipo I, linear ou tipo II e alta mortalidade de velhos ou tipo III) é

inapropriada para descrever as curvas encontradas em mamíferos, e que a explicação para a alta mortalidade inicial seria a incapacidade dos filhotes de fugir de seus predadores.

Muitos trabalhos sustentam a existência deste padrão e demonstram uma alta mortalidade neonatal resultante da predação. Alguns exemplos são: a) *Ovis dalli* estudado no trabalho clássico de Deevey (1947): até dois anos os indivíduos não têm uma musculatura eficiente para fugir dos lobos; b) *Alces alces* têm até 55% de mortalidade neonatal devido a predação por ursos (*Ursos arctos*) (Saether *et al.*, 1996); c) *Odocoileus hemionus* tem sobrevivência de filhotes de 22,4% sendo que a predação por coiotes (*Canis latrans*) pode variar de 46% a 76% (Caughley, 1966).

Uma das principais formas utilizadas na modelagem de curvas de sobrevivência é o ajuste a algum tipo de função de distribuição. Dentre as funções de distribuições usualmente sugeridas estão a Weibull (Pinder *et al.*, 1978; Ricklefs, 1998), Kulasekera-Tonkyn (Kulasekera & Tonkyn, 1992), e a Exponencial. Estas funções tem muito em comum e, como mostrado por Kulasekera & Tonkyn (1992), quando a probabilidade de morte decresce com a idade tempo elas assumem a forma da curva tipo I, quando esta probabilidade é constante a do tipo II e quando é uma função crescente a do tipo III na classificação ecológica.

O ajuste a uma destas funções de distribuição é um método atraente porque permite testar hipóteses claras em comparações entre grupos, mas apresenta um limitado conjunto de possibilidades. Em especial, apesar destas funções de distribuição poderem repetir os padrões de curvas de sobrevivência na classificação ecológica, elas não são capazes de descrever acuradamente os padrões encontrados em curvas de sobrevivência de mamíferos, com uma mortalidade inicial seguindo um padrão absolutamente distinto do resto da curva. Para os objetivos desta tese elas são especialmente inapropriados porque a simplificação ou "suavização" deste padrão inicial nas curvas obscurece um dos fatores biologicamente

fundamentais para a sobrevivência de uma população de mamífero em um fragmento de habitat: a taxa de sobrevivência dos jovens.

Ricklefs (1998) procurou, com os mesmos objetivos deste estudo, analisar as curvas de sobrevivência de 19 espécies de mamíferos. Sua conclusão foi que o modelo de Weibull apresentou melhor ajuste que o modelo Gompertz. Algumas das espécies por ele analisadas (e.g. *Syncerus caffer*, *Ovis dalli*, *Kobus kob*, *Damaliscus korrigum*, *Rangifer tarandulus*, *Hippopotamus amphibius*) apresentam fortes evidência de que a mortalidade inicial apresenta um modelo distinto do resto da curva. Ricklefs (1998) não apresenta nenhuma discussão à respeito dessas possíveis discrepâncias ou os resíduos do ajuste aos modelos por ele empregados, de forma que não foi possível uma comparação com ajuste ao modelo empregado neste estudo.

Ao contrário das outras variáveis de história de vida, analisadas nos outros tópicos, não obtive nenhuma dependência evidente com relação ao peso corporal. Análises anteriores (Promislow, 1991) demonstraram uma relação inversa entre medidas de senescência (definida como aumento da probabilidade de morte com o aumento da idade) e tamanho corporal. No modelo aqui apresentado o parâmetro s está diretamente ligado à esta discussão sendo análogo às medidas de senescência atualmente empregadas para analisar este tipo de dado (Promislow, 1991; Slade, 1995).

Em especial, Promislow (1991) defende que espécies com maior tamanho de cérebro tem maiores taxa de senescência. Como o tamanho do cérebro é positivamente correlacionado com o tamanho corporal, isto implicaria em maiores taxas de senescência em organismos maiores. No presente trabalho essa relação não foi significativa. Os resultados aqui obtidos estão, no entanto, mais próximos da re-análise destes mesmos dados em um trabalho posterior (Gaillard *et al.*, 1994). Neste último estudo fica evidente que as relações com tamanho corporal são fracas e, à semelhança dos dados deste estudo, há uma maior variação no coeficiente de senescência em espécies pequenas e médias. Também é evidente

aqui que determinados grupos (*e.g.* Lagomorpha) apresentaram taxas de senescência muito variáveis. É possível que hajam relações significativas para a relação entre *s* e tamanho corporal para conjuntos menores de espécies, como uma ordem particular. Isto pode inclusive resultar do não cumprimento de alguns dos pressupostos das análises estatísticas nestes casos, como a independência entre espécies que estão filogeneticamente relacionadas (Harvey & Pagel, 1991; Berrigan *et al.*, 1993). O conjunto original de Promislow continha apenas 46 espécies, havendo dados ausentes em muitos casos, em comparação às 93 espécies deste estudo. Isto facilitaria, pelo simples acaso, de recolher dados de espécies mais próximas e se encontrar relações significativas.

Em sua análise do ajuste das curvas de sobrevivência ao modelo de Weibull, Ricklefs (1998) sustenta que a taxa de senescência decresce com a massa corporal. Ele também encontrou uma relação entre a mortalidade inicial e a massa corporal. De acordo com os resultados do presente estudo espera-se que um ajuste à Weibull apresente discrepâncias maiores exatamente na mortalidade inicial estimada, sendo ela uma função linear da idade. Não tendo, o modelo de Weibull, a flexibilidade para se ajustar a um conjunto de dados como os de mamíferos eutérios, os resultados ajustados podem revelar mais a estrutura própria do modelo do que um aspecto objetivo da natureza destes dados.

Não é objetivo deste estudo determinar com profundidade os mecanismos evolutivos ligados a estas variações de parâmetros. No entanto, um efeito taxonômico na relação entre alguns destes e o tamanho corporal pode ser facilmente observado. Por exemplo, o ponto de mudança entre a fase de mortalidade linear para exponencial (*p*) aumentou com o tamanho corporal em Rodentia ($t=5,812$; $p<0.001$, $n=30$, $r^2=0,502$, equação: $p=3,495W^{0,294}$), enquanto a relação incluindo para as demais ordens, é não-significativa ($t=0,845$; $p=0,400$; $r^2=0,089$).

Os ajustes à equação 1.3 corroboram as observações de Caughley (1966) e Hutchinson (1981) de que os mamíferos em geral apresentam um período de alta taxa de mortalidade inicial e de que sua mortalidade inicial é frequentemente em torno de 50%.

Todos os resultados obtidos aqui podem ser interpretados como resultado da predominância de fatores ambientais em relação a fatores intrínsecos na determinação da curva de sobrevivência em mamíferos. Apesar do modelo proposto ajustar-se bem aos dados, não consegui determinar padrões consistentes com características bionômicas, mesmo para parâmetros anteriormente considerados delas dependentes (*e.g.* coeficiente de senescência).

Nestas condições, o ambiente da espécie deve ser considerado como determinante da forma e parâmetros da curva de sobrevivência. Os poucos casos em que há mais de uma curva independentemente amostrada reforçam este padrão. Chamo a atenção para as enormes diferenças encontradas por Bronson (1988) em *Spermophilus lateralis*, mais evidentes ainda nas análises da Tabela 1.7 do presente estudo, além das diferenças encontradas por Dobson & Murie (1987) nas estimativas de mortalidade em várias faixas de idade para diferentes populações de *Spermophilus columbianus*. Diferenças entre anos e entre populações também foram encontradas por Jorgenson *et al.* (1997) para *Ovis canadensis*, mas partindo de estimativas diretas da sobrevivência por classe de idade ao invés de utilizar um modelo geral ou análises de tabela de vida.

Competição intra-específica

A competição por recursos escassos pode ser capaz de determinar o tipo de dinâmica de uma população, porque altera a expressão e a magnitude de vários aspectos bionômicos discutidos acima. Vou explorar alguns dos principais padrões gerais observados

em mamíferos antes de tentar produzir um modelo de como a competição intra-específica vai influenciar a dinâmica de metapopulações para o capítulo 2.

Como a abundância afeta o tamanho corporal individual e a reprodução

A sazonalidade na disponibilidade de recursos tem sido associada à variação no tipo de distribuição espacial, tamanho da área de vida e grau de territorialidade em mamíferos (Ostfeld, 1990; Crawshaw & Quigley, 1991; Bonaventura *et al.*, 1992). O efeito mais forte observado é, no entanto, na fecundidade em função da disponibilidade de recursos que gerou a hipótese de "otimização individual", que sustenta que casais com menor quantidade de recursos produzem menos filhotes, ajustando o tamanho da ninhada à quantidade de recursos. Esta hipótese pode, por exemplo, explicar porque fêmeas de Coypu (*Myocastor coypu*) seletivamente abortam ninhadas pequenas quando em locais onde os recursos são abundantes (Gosling, 1986). Este tipo de hipótese foi testada diretamente em espécies de aves (e.g. Dhondt *et al.*, 1992). No entanto, há uma grande quantidade de estudos que apresentam evidências de que também ocorre em mamíferos.

Uma correlação positiva entre o investimento na reprodução e alguma medida de produtividade do ambiente (na maioria das vezes pluviosidade) tem sido observada em grande número de espécies de mamíferos (Grant *et al.*, 1977; Kenagy & Bartholomew, 1985; Festa-Bianchet & King, 1991; Grenot, 1991; Mihok & Boonstra, 1992; Mills *et al.*, 1992; Henry, 1994; Korpimäki *et al.*, 1994; Leirs *et al.*, 1994; Francisco *et al.*, 1995). Em muitos destes estudos é também observada uma variação individual no investimento reprodutivo (tamanho da ninhada). Fêmeas maiores ou mais bem alimentadas tendem a apresentar maior tamanho de ninhada que fêmeas menores ou que sofreram restrição alimentar (Sauer & Slade, 1987a, b; Saether *et al.*, 1996). Neste contexto, o estudo de Gaillard (1992) com *Capreolus capreolus* (Artiodactyla) é particularmente interessante. Ele

demonstrou que o peso das fêmeas no inverno é um acurado preditor da probabilidade de gravidez em fêmeas jovens. Como consequência disto, a proporção de fêmeas jovens que se reproduzem é dependente da disponibilidade de recursos e apresenta um componente densidade-dependente.

Da mesma forma, experimentos controlados com incremento de recursos alimentares têm demonstrado um efeito direto aumentando a fecundidade em populações seguido ou não de aumento na sobrevivência de adultos. Adler (1998) demonstrou também que este efeito é causado por mudanças demográficas na população no local sem haver nenhum efeito decorrente de mudanças nas taxas de dispersão. Saether *et al.* (1996) mostram que diferenças demográficas entre populações de *Alces alces* podem ser explicadas pelo mesmo tipo de processo.

Em sua revisão sobre alocação de energia e reprodução de mamíferos Gittleman & Thompson (1988) mostram que em uma série de mamíferos de grande porte a reprodução é precedida por um período de estoque de reservas na forma de gordura. Quando este estoque não é eficiente a proporção de fêmeas grávidas diminui.

Há, no entanto, exceções marcantes. Os dados de Packer e Pusey (1995) mostram que os leões, em diferentes locais, com diferentes quantidade de comida, não apresentam diferenças no tamanho da ninhada. A explicação apresentada por aqueles autores é que processos de facilitação social são responsáveis pelo sucesso de ninhadas mesmo onde os recursos são escassos, pela otimização de seu uso. Isto envolve principalmente a criação comunal dos filhotes.

Há dois pontos que precisam ser discutidos sobre o efeito da competição sobre o peso corporal e que afetariam a construção de um modelo de dinâmica de populações baseado no indivíduo: i) a forma com que a diminuição de recursos se relaciona com a abundância de co-específicos e com a perda de peso; ii) a forma com que o peso é recuperado após um período de falta de recursos.

O primeiro ponto deve encontrar sua resposta no fenômeno conhecido na literatura inglesa como “Self Thinning”. Este fenômeno pode ser descrito como as alterações em uma população decorrentes de algum mecanismo competitivo que a levam a manter uma biomassa constante. Se a competição for biomassa-dependente mais que densidade-dependente espera-se que haja restrições ao peso corporal individual além de alterações na sobrevivência dentro da população.

É possível que haja uma relação entre tamanho corporal e tolerância ao jejum. A “Hipótese de tolerância ao Jejum” sustenta que espécies maiores apresentam maior tolerância ao jejum por apresentarem maior proporção de reservas de gordura. Esta hipótese é difícil de testar inter-especificamente devido às complicações decorrentes do fato das taxas metabólicas também apresentarem alometria e porque espécies de tamanhos corporais muito distintos (e.g. ratos e elefantes) perceberem o ambiente e suas mudanças de forma muito distinta, em função da escala (Dunbrack & Ramsay, 1993). Apesar disto, Lindstedt e Boyce (1985) avaliaram este efeito contrastando várias das análises já procedidas para a alometria do metabolismo basal e da quantidade de energia estocada em mamíferos. Eles encontraram suporte para a teoria de tolerância ao jejum e estimaram que o tempo de sobrevivência, na ausência de comida, é proporcional à massa corporal elevado a 0.44. Eles também sugerem que outros fenômenos relativos a variação de tamanho intra-específico (e.g. regra de Bergman) podem decorrer deste tipo de pressão seletiva. Outros trabalhos também demonstram que indivíduos maiores e com maior quantidade de gordura sobrevivem melhor a épocas de stress ou de alta competição durante o ano (Barrett, 1982; White *et al.*, 1987).

A sobrevivência diferencial de roedores de tamanhos diferentes é um fato importante a ser explicado quando se analisa os ciclos populacionais nestas espécies. Boostre e Krebs (1979) mostraram que para *Microtus californicus* e *M. ochrogaster* as vantagens de sobrevivência de indivíduos maiores estão positivamente relacionadas com o

tamanho da população (a diferença na sobrevivência em favor de indivíduos maiores é maior quando as populações são grandes) e negativamente relacionada com a taxa de crescimento da população. Os autores sugerem que estas diferenças de tamanho poderiam ser resultado de diferenças genéticas. No entanto, talvez a hipótese mais parcimoniosa, seria que estas diferenças fossem simplesmente devidas à competição intra-específica acoplada a um mecanismo de “self-thinning”. Os animais diminuem de tamanho corporal e de viabilidade dentro da população, mas de forma não uniforme, em função da escassez de recursos nos momentos de picos populacionais. Este fenômeno explica a diminuição da viabilidade e mudanças demográfica de uma série de outros estudos como por exemplo a resposta de fêmeas de *Spermophilus townsend* à seca e a invernos prolongados.

A segunda questão encontra sua resposta no fenômeno muito estudado pelos zootecnistas dedicados à produção animal conhecido como ganho compensatório (Fox *et al.*, 1972). Após um período de sub-alimentação o animal tende a recuperar massa corporal muito mais rapidamente do que em condições normais. Em alguns casos a taxa de crescimento corporal tende a ser 14 a 30% maior que em animais que não sofreram um período de restrição alimentar (Abdalla *et al.*, 1988). As principais razões para isto são: i) aumento do apetite; ii) a menor necessidade de energia para manutenção durante a fase de massa corporal baixa; e iii) a alta eficiência no uso da energia (Fox *et al.*, 1972). Alguns autores também sustentam que a capacidade de ganho compensatório não é igual em todas as fases de desenvolvimento. Por outro lado, é geralmente aceito que jovens durante a fase de crescimento e que sofreram um período de restrição moderado atingem o mesmo peso ao simultaneamente a aqueles que não tiveram essa restrição (Fox *et al.*, 1972).

A incorporação dos efeitos acima citados nos modelos de viabilidade significaria permitir que apesar de sofrerem restrições alimentares durante períodos de alta densidade, os indivíduos rapidamente atingiriam o peso esperado para sua idade, em função do ganho compensatório.

Um problema adicional para a relação entre abundância e tamanho corporal individual está no fato de que, com o aumento da abundância e a falta de recursos, deve haver uma quantidade mínima de energia necessária para a manutenção dos animais. Abaixo desta quantidade de recursos necessários, espera-se que as taxas de catabolismo excedam às de anabolismo e o animal pereça. Por outro lado, esta é uma variável difícil de estimar e diferente da taxa basal de metabolismo muitas vezes estudada para conjuntos extensos de mamíferos (Elgar & Harvey, 1987; McNab, 1988). Estudos mais detalhados estão novamente para animais que se prestam à produção (Fox *et al.*, 1988). No modelo do segundo capítulo, eu preferi variar o ponto no qual o indivíduo não consegue mais se recuperar para entre 50 e 70% da massa corporal esperada, e com isto avaliar seu efeito.

Como pode-se definir um limite à biomassa em uma população local

Sob todos os aspectos citados anteriormente, é possível depreender que a biomassa total da população deve representar um melhor preditor da exploração de recursos – e consequentemente da competição intra-específica – que a abundância total. Neste sentido, proponho construir modelos nos quais a capacidade suporte de dada área seja função da biomassa total, e não da abundância.

Desta forma eu redefino capacidade suporte, sob condições biologicamente mais apropriadas, como sendo a *biomassa* máxima que o ambiente pode manter a população de uma determinada espécie com um dado tamanho corporal. Assim, por depender da relação entre necessidades energéticas em função do tamanho corporal, o padrão de uso de recursos é menos relacionado ao número de indivíduos do que com a biomassa total da população.

Sob este prisma, é importante agora estabelecer quais as relações empíricas observadas entre o tamanho das populações de mamíferos e seu tamanho corporal. E, a partir disto, estabelecer um valor para a biomassa máxima em dada área para cada espécie.

A lógica é simples. Se há uma relação alométrica entre Abundância (N) e peso (W) da forma $N=aW^b$, e Biomassa total (B) é definida por $B=NW$, então a relação entre biomassa total e tamanho corporal é $B = aW^{b+1}$. Resta, portanto, estabelecer a relação básica entre N e W.

Muitos estudos recentes têm polemizado sobre qual é a forma das relações entre densidade populacional e tamanho corporal (Damuth, 1981, 1987; Peters, 1987; Lawton, 1989; Blackburn *et al.*, 1993a). Damuth (1981, 1987) encontrou que as relações entre abundância e densidade seguem uma inclinação sempre muito próxima de $-0,75$. Já outros trabalhos, envolvendo um maior número de espécies encontraram valores próximos de $-0,90$ (Peters & Wassenberg, 1983; Peters, 1987) ou eram estatisticamente iguais a $1,0$.

A disputa entre estes dois valores para inclinação ($-0,75$ e $1,0$) têm um significado especial já que se esta inclinação for $-0,75$ teríamos $B \propto W^{1-0,75}$, $B \propto W^{0,25}$, ou seja, a biomassa estaria concentrada nas espécies de maior tamanho corporal. Se a inclinação fosse $1,0$, a biomassa seria, em média, igual para espécies de qualquer tamanho corporal.

Todos estes estudos foram realizados a partir da compilação de estimativas de tamanho populacional recolhidas em diferentes estudos com grande variação de área biogeográfica, clima e outros fatores ambientais. Em geral, estes autores apenas distinguem entre grupos taxonômicos ou posição na cadeia trófica para executar as análises.

Um outro conjunto de autores, têm tratado da mesma questão, mas de um ponto de vista distinto (Frank & Slatkin, 1992; Blackburn *et al.*, 1993b; Blackburn, 1994; Blackburn & Lawton, 1994; Cotgreave & Stockley, 1994). Estes autores sugerem que os estudos anteriores, por recolher estimativas de abundâncias na literatura, sofrem de um vício sistemático: os ecólogos tendem a estudar espécies conspícuas e abundantes. Para solucionar este problema estes autores recolheram apenas dados de locais onde um estudo completo da comunidade de mamíferos fora realizado. Ao invés de uma relação alométrica negativa, eles não encontraram relações significativas com o tamanho corporal e

descreveram uma distribuição triangular da densidade populacional em relação à massa corporal (para valores logaritmizados). Neste caso, espécies de tamanho intermediário apresentaram maiores densidades e é possível definir um limite superior para a densidade que é positivamente relacionada com o tamanho, até o tamanho das espécies intermediárias e negativamente relacionado a partir daí.

Assumindo os resultados destes estudos é possível definir que há um limite superior, definido por duas retas, para a densidade populacional, mas o limite inferior não é facilmente detectável. Também podemos admitir que os resultados obtidos com dados recolhidos da literatura poderiam simplesmente expressar a segunda reta por recolher sistematicamente espécies maiores e em locais em que se encontram em maior densidade (Currie, 1993; Blackburn & Lawton, 1994; Smallwood & Schonewald, 1996). Se isto realmente acontece esperamos que a polêmica entre um a inclinação de -0.75 ou 1.0 observada nos estudos com densidades retiradas da literatura, pudesse ser transferida para a inclinação desta segunda reta.

Blackburn *et al.* (1992) desenvolveram um método para estimar a inclinação destas duas retas, baseados em um modelo de simulação. Eles encontraram que, para mamíferos, a segunda reta apresentou inclinação de $-1,020$ (estatisticamente diferente de -0.75 , $p < 0.05$). Sugerem com isto que, pelo menos do ponto de vista das máximas densidades observadas, espécies maiores apresentam maior biomassa que espécies intermediárias.

Além disto, uma re-análise das regressões feitas anteriormente, mas agora utilizando métodos mais apropriados (regressão estrutural e “reduced major axis”) também revelou regressões com inclinações próximas a $1,0$ (Griffiths, 1992).

Apenas um único trabalho procurou questionar a existência de relações alométricas simples. Silva e Downing (1995) utilizaram um procedimento estatístico que ajusta curvas dando pesos locais para os dados (LOWNESS). Em todos os casos encontraram que a relação entre os logaritmos de densidade e massa corporal não podiam ser descritos por uma

simples relação linear. Além disto, a inclinação estimada pelos métodos convencionais acaba sendo muito afetada pelo grupo taxonômico e principalmente pela amplitude de variação da massa corporal. Este mesmo resultado foi obtido através de simulações por Currie (1993).

Sob estes resultados gerais e a evidente dificuldade de uma solução única, optei por assumir, neste estudo, os resultados obtidos pelo grupo que sustenta a existência de uma distribuição triangular da densidade populacional, sob a restrição da inclinação que determina o limite superior à abundância ser $-1,0$.

RESUMO GERAL DAS CARACTERÍSTICAS INDIVIDUAIS E POPULACIONAIS PARA O MODELO

Baseado em todos os dados e análises anteriores vamos estabelecer as características gerais das espécies a serem modeladas. As espécies-modelo terão 2, 20 e 200 Kg.

O limite ao tamanho da população é baseado na relação de biomassa e tamanho corporal, assumindo uma inclinação de tamanho $1,0$. Este limite passa a ser completamente determinado pelo valor do intercepto da regressão que está ligado à produtividade dos habitats. Assim a dinâmica populacional será comparada mantendo-se um mesmo valor para a biomassa máxima para todas as espécies.

As espécies serão monogâmicas ou poligâmicas com até 4 fêmeas por macho e com predominância de dispersão de machos jovens. A taxa de dispersão será relacionada com a biomassa total da população. A sobrevivência dos indivíduos que dispersam será diminuirá em função da abundância do fragmento onde eles chegam.

As outras características das espécies são resultados das regressões com tamanho corporal ou de pressupostos sob a forma de competição e estão quantitativamente apresentadas na Tabela 1.7.

Tabela 1.7. Características individuais das espécies-modelo a partir das análises do capítulo 1.

Parâmetros	Espécies modelo (em Kg)		
	2	20	200
Curva de Crescimento			
I (dias)	77,4993	128,5576	213,2543
K	0,0111	0,0047	0,0020
Longevidade (anos)	8,47	13,35	21,04
Maturidade sexual (anos)	0,95	1,75	3,24
Intervalo entre ninhadas (anos)	0.65	0.97	1.43
Fecundidade	2,92	2,33	1,86
Curva de sobrevivência			
Mi (proporção)	0,5	0,5	0,5
P (anos)	1	1	1
A	Restringido de acordo com a longevidade máxima		
s	Restringido de acordo com a longevidade máxima		

CAPÍTULO 2. TAMANHO CORPORAL COMO DETERMINANTE DA PERSISTÊNCIA DA POPULAÇÃO EM UM MODELO BASEADO NO INDIVÍDUO PARA DINÂMICA DE METAPOPULAÇÕES

INTRODUÇÃO

Modelos matemáticos em Ecologia

Modelos teóricos têm sido extensamente utilizados para interpretar, analisar, facilitar a compreensão ou prever o estado de sistemas naturais. Antes de avaliarmos seu uso no estudo dos complexos fenômenos que se escondem por trás do termo “fragmentação de habitats”, vamos avaliar alguns de seus aspectos mais amplos.

Modelos muito gerais perdem em precisão mas necessitam de pouca informação biológica sobre o sistema. Modelos mais específicos tendem a apresentar maior precisão, mas requerem muito maior detalhe nas informações biológicas básicas (Levins, 1968).

Um exemplo de modelo geral que tem sido extensamente utilizado é o modelo de curva logística de Verhulst-Pearl (Pearl, 1926; Kingsland, 1982). Quase toda a teoria da competição foi desenvolvida sob este modelo. Muitos outros tipos de modelos (predação, competição inter-específica, modelos para uso sustentado de habitats) o utilizaram como ponto de partida. No entanto, apesar de seus conceitos *gerais* permanecerem aceitáveis, ninguém espera que a população particular de *Akodon cursor* (Rodentia) em um fragmento florestal de Viçosa siga realmente uma curva logística. É um modelo geral inapropriado para descrever as complexas flutuações de uma população real particular (Hall & DeAngelis, 1985; Hall, 1988a). Modelos como estes têm poucos parâmetros simples, que permitem comparações entre espécies ou sistemas, que, muitas vezes são difíceis de estimar devido a problemas de operacionalização de seus conceitos internos (*e.g.* qual o coeficiente de competição entre *A. cursor* e *Oligoryzomys nigripes* naquele fragmento de Viçosa?).

Um exemplo de modelo mais preciso é o de Paglia (1997) para a viabilidade populacional da capivara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) sob diferentes pressões de caça. Neste modelo o autor utilizou estimativas de sobrevivência separadas em classes de idade, incluindo várias características bionômicas com informações detalhadas obtidas a partir da literatura, mas também coletadas no campo na região de Corumbá. Um modelo como este é detalhado e preciso, no entanto, devido a sua particularidade, talvez ele não possa nem ser extrapolado para outros habitats dentro do Pantanal.

Uma classificação de modelos aplicados no estudo de fragmentação

Há muitas maneiras diferentes de classificar os modelos utilizados em estudos de fragmentação de habitats. Eu os classifiquei aqui de acordo com a forma que utilizam a informação biológica dentro de uma visão hierárquica que vai do indivíduo à paisagem, passando pelas populações e metapopulações. Esta classificação é a seguinte: i) Modelos de dinâmica de paisagem; ii) Modelos de dinâmica de metapopulações; iii) Modelos baseados nos indivíduos ou nos quais pelo menos alguns dos parâmetros têm este nível de precisão.

Os modelos de dinâmica de paisagem são também chamados, às vezes, “modelos espacialmente explícitos” e têm tido grande uso nos últimos anos (ver Dunning *et al.*, 1995). Muitos destes podem ser também baseados em informações dos indivíduos. A posição dos indivíduos na paisagem é monitorada nestes modelos e seu sucesso (medido em número de descendentes produzidos) depende do tipo de célula (menor unidade da paisagem na imagem) onde ele se encontra. Modelos um pouco mais simples podem ter como base a presença ou ausência de indivíduos na célula. Modelos como estes também podem ser utilizados para modelar o efeito de uma perturbação (e.g. fogo) sobre uma paisagem determinada (e.g. Cerrado). Em um modelo simples os únicos parâmetros necessários poderiam ser os tipos de cobertura vegetal existente (e.g. graus de recobrimento do solo em

função da densidade do Cerrado) e a probabilidade de uma célula “pegar fogo” dado que uma célula adjacente esta queimando em função da cobertura da célula (R.B. Machado, Com. Pess.).

Os modelos de metapopulação subsidiam a maior parte das discussões atuais sobre fragmentação de habitats e extinção local. Um resumo dessas idéias e de seu histórico pode ser encontrado em Hanski (1991). Nestes modelos, a dinâmica dentro do fragmento é simplificada em uma variável binária: a espécie está presente ou não em um dado fragmento. Os primeiros modelos apenas tratavam dos efeitos da taxa de dispersão sobre a proporção de fragmentos nos quais a população se mantinha, e do efeito desta taxa sobre a probabilidade da espécie se manter no conjunto dos fragmentos. Sob determinados valores destas taxas as subpopulações mesmo sendo instáveis localmente, trocam indivíduos de uma tal forma que o seu conjunto _ a metapopulação _ mantêm-se estável regionalmente.

Modelos de dinâmica de população baseados em indivíduos (MBI) são ainda mais recentes (ver revisão em De Angelis, L. & Gross, 1992). Nestes modelos os aspectos dinâmicos da população são reduzidos a características dos indivíduos que a compõem e a variação entre indivíduos pode ser incluída no modelo. Algumas destas variações mais importantes são a idade e o tamanho corporal, mas também diferenças genéticas podem ser modeladas. Uma classe especialmente importante de modelos que podem entrar neste grupo são os modelos de Análise de Viabilidade Populacional (Lacy, 1993, 1994).

Esta classificação é hierárquica, o que significa que é possível utilizar MBI para avaliar processos dinâmicos em metapopulações mas que, nem todas as propriedades que podem ser avaliadas por um MBI podem ser estudadas por modelos de dinâmica de metapopulação.

Dinâmica de Metapopulações para uma espécie

Uma metapopulação, em seu significado mais amplo, pode ser definida como um conjunto de populações locais ligadas através da dispersão (Hanski & Gilpin, 1991). Este conceito difere dos modelos desenvolvidos para o estudo da dinâmica de populações em sistema fonte-vertedouro (“source-sink”). No modelo fonte-vertedouro, a extinção no vertedouro é determinística, enquanto nos modelos de metapopulação a extinção local tem caracter probabilístico (Holt, 1993).

Um dos modelos experimentais pioneiros e que continham a maior parte das idéias correntes sobre metapopulação foi o sistema para análise de oscilações predador-presa e o efeito da dispersão em ácaros de Huffaker (1958). Neste experimento clássico Huffaker colocou laranjas igualmente espaçadas em arenas experimentais onde liberou uma espécie de ácaro fitófago e um ácaro predador deste. Em uma série de experimentos em que laranjas reais eram distribuídas ao acaso, enquanto bolas de cera ocupavam as posições restantes, Huffaker pode demonstrar que em sistemas mais complexos a dispersão dos ácaros fitófagos promovia uma estabilização da relação. As consequências e interpretações não são muito diferentes dos estudos atuais que avaliam o mesmo sistema do ponto de vista do conceito de metapopulação (Nachman, 1991; Walde, 1991).

O primeiro modelo de metapopulação surgiu com o trabalho de Levins (1969). O modelo básico de Levins, que está de alguma forma incorporado na maioria dos modelos para populações isoladas atuais, simplesmente relaciona a proporção de fragmentos ocupados com a taxa de extinção local e a taxa de colonização de fragmentos vazios. Sua motivação principal parece ter sido, assim como o trabalho de Huffaker, discutir aplicações para o controle biológico, mas as ramificações deste modelo simples atingiram a teoria de seleção de grupo, aspectos da extinção local e regional de espécies, a biogeografia de ilhas e mesmo modelos de viabilidade populacional (Hanski & Gilpin, 1991; Boyce, 1992).

O tema da dinâmica de metapopulações foi retomado e muito ampliado na década de 90 (Hanski & Gilpin, 1991; Hastings, 1991; Tilman, 1994; Moilanen & Hanski, 1995). Aos modelos iniciais que procuravam, através de poucos parâmetros, explicar a persistência de uma espécie em um sistema fragmentado, agora temos uma série de modelos metapopulacionais para a interação entre competidores (Hanski, 1983; Bengtsson, 1989, 1991; Case, 1991; Danielson, 1992; Tilman, 1994; Dytham, 1995; Harrison *et al.*, 1995; Moilanen & Hanski, 1995), predadores e presas (Taylor, A. D., 1990, 1991; Nachman, 1991; Sabelis *et al.*, 1991; Holyoak & Lawler, 1996), no estudo de limites à biodiversidade (Caswell & Cohen, 1991; May & Nowak, 1994; Tilman, 1994) e transmissão de doenças (Hess, 1996). Estes modelos, entretanto, situam-se no nível da metacomunidade (Hanski & Gilpin, 1991) e, como trato nesta tese apenas de modelos para uma única espécie, não serão revisados aqui.

O modelo básico de Levins é expresso na equação 2.1.

$$\frac{dp}{dt} = mp(1 - p) - ep \quad (\text{eq. 2.1})$$

Onde m e e são respectivamente a taxa de colonização e de extinção, e p é a proporção de fragmentos ocupados.

No equilíbrio a proporção de fragmentos ocupados é diretamente proporcional a m e inversamente a e . A análise mais detalhada do comportamento deste modelo revela também algumas propriedades importantes para a regulação da população no nível da metapopulação (Hanski, 1991): a) dinâmica assíncrona entre as populações locais (os eventos de colonização e extinção não estão correlacionados entre populações); b) dispersão entre manchas e c) dinâmica local dependente da densidade. O item b representa principalmente o efeito da taxa de colonização de manchas na equação 2.1

O modelo de Levins prediz, portanto, que a espécie está ausente de sistemas com manchas pequenas e/ou muito isoladas. Apesar de simples, este modelo revela a maior parte das previsões importantes do estudo de metapopulações.

Hanski (1982) propôs um modelo alternativo que incorpora a idéia de um efeito resgate (Brown & Kodric-Brown, 1977). O efeito resgate ocorre porque emigrantes de populações ao redor podem reduzir a probabilidade de extinção local. Assim, neste modelo, as taxas de extinção são uma função quadrática de p e, quando este é grande ($>0,5$) as taxas de extinção decrescem devido ao efeito resgate. Ilkka Hanski recuperou, assim, várias das discussões relativas ao modelo de Levins em favor de sua hipótese de espécies core-satélite (Hanski, 1982; Duval, 1990; Gotelli, 1991) e reavivou o debate sobre o papel da dispersão na manutenção de populações locais.

A próxima questão importante refere-se à organização espacial das manchas. Harrison (1991) mostra cinco grandes tipos de dinâmica de metapopulações onde a organização espacial das manchas é um fator importante. O primeiro é o modelo de Levins, seguido do modelo “core-satélite” que é discutido em relação a dois modelos: continente-ilha e fonte-vertedouro. O terceiro tipo é o de população em manchas onde a dispersão é frequente e nunca chega a ocorrer extinção. Um outro tipo é a população em desequilíbrio onde nunca chega a ocorrer recolonização e um caso intermediário onde há uma variação do tamanho das manchas e da conectividade entre elas, combinando aspectos da população em manchas e core-satélite.

A incorporação da estrutura espacial nos modelos vai desde formas de alterar as taxas de colonização (Fahrig & Paloheimo, 1988; Wu, J. *et al.*, 1993) até lançar mão de outras formas de modelar a paisagem (Pulliam, H. R. & Dunning, 1992; With *et al.*, 1997). Estes trabalhos chamaram a atenção para a estrutura da paisagem onde as populações estão inseridas e do papel da conectividade entre as manchas e da matriz de habitat como fatores preponderantes determinando as taxas de extinção.

Harrison (1991) assevera que diferenças extremas entre tamanho nas manchas pertencentes a uma metapopulação as aproxima do conceito de continente-ilha da teoria de Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson, 1967). Da mesma maneira, nas populações fonte-vertedouro idealizadas por Pulliam (1988) há um fluxo de migrantes dos habitats “bons” para habitats inferiores, que podem permanecer eventualmente desocupados.

Em relação a vários problemas práticos ligados à preservação de espécies, os modelos simples de metapopulação para uma espécie, permitem interpretar os dados de campo revelando uma série de fatores e novos conceitos. Para os objetivos desta tese eu destaco o papel das unidades de conservação, que se tornam cada vez mais “continentes” onde algumas espécies podem manter populações viáveis. Fernandez (1997) apresenta uma discussão do papel das unidades de conservação como áreas fonte, chamando a atenção para o fato delas poderem funcionar tanto como áreas nucleares como um fragmento para o modelo intermediário de Harrison (1991). No entanto, para organismos com baixa taxa de dispersão, as reservas podem apenas representar um sistema em desequilíbrio sem recolonização das manchas periféricas.

Modelos para análise de viabilidade populacional

Recentemente um número cada vez maior de pesquisadores têm procurado determinar riscos de extinção local utilizando uma modelos de análise de viabilidade populacional (AVP, Boyce, 1992; Armbruster & Lande, 1993; Lacy, 1993; Rylands, 1994; Strier, 1994; Lindenmayer & Lacy, 1995; Lindenmayer *et al.*, 1995; Cortes-Ortiz *et al.*, 1996; Wiegand *et al.*, 1998). Nestes estudos procura-se predizer a persistência das populações incluindo informações de diversos níveis e podendo inclusive apresentar a estrutura básica de modelos de metapopulação como descrito no item anterior.

Boyce (1992) classifica os modelos de AVP em três grupos:

i) os modelos de série temporal estocastizados nos quais se tenta estimar parâmetros de crescimento e extinção exclusivamente a partir de da análise da seqüência temporal destes eventos na população. Estes modelos ignoram grande parte das informações sobre história de vida das espécies.

ii) os modelos de populações estruturadas nos quais muita informação sobre história de vida e fatores que geram aleatoriedade nas populações podem ser incluídos. Estes tipos de modelos incluem os modelos estruturados por idade, estocásticos que usam implícita ou explicitamente os modelos de Lotka-Volterra, ou mesmo modelos baseados em indivíduos.

iii) modelos que incluem além dos aspectos dinâmicos da população algumas das características de arranjo dos habitats no espaço e muitas vezes estão associados a análise através de Sistemas de Informação Geográfica (SIG).

Alguns dos modelos mais utilizados atualmente por manejadores da vida silvestre estão dentre os modelos estocásticos estruturados por idade como o VORTEX (Lacy, 1993) e o RAMAS (Akçakaya & Ferson, 1990). Estes modelos podem incluir aspectos de dinâmica de metapopulação e são bastante gerais e podem ser empregados para uma vasta gama de espécies. No entanto, como observam Wiegand *et al.* (1998) e como poderemos observar nos resultados deste trabalho, eles apresentam sérias limitação quando uma maior quantidade de informações sobre história de vida está disponível ou quando informações mais detalhadas (e.g. sobrevivência por classe mensal *versus* anual) são possíveis. Devido a sua generalidade, não são capazes de descrever detalhes da espécie de interesse, relevantes para prever a persistência em um habitat particular.

O uso de modelos baseados em indivíduo é uma alternativa excelente para ultrapassar as limitações acima, permitindo incluir uma gama maior de variáveis, além de um detalhamento mais flexível, adaptável a condições particulares da espécie em questão. Em uma revisão de literatura para os últimos cinco anos, apenas encontrei o trabalho de

Wiegand *et al.* (1998) no qual explicitamente é utilizado um MBI para analisar a viabilidade populacional de uma espécie.

OBJETIVOS

É meu objetivo apresentar aqui uma teoria acerca do comportamento de metapopulações no que se refere a alguns aspectos da história de vida das espécies. Todas as discussões serão feitas em torno do modelo continente-ilha do ponto de vista deste representar um sistema semelhante ao estado de muitas unidades de conservação hoje e de todas em um futuro próximo.

Apresentarei, inicialmente, as bases fundamentais para o método que desenvolverei nesta tese, considerando que uma teoria ecológica deve apresentar as seguintes características básicas:

- Pressupostos biologicamente fundamentados;
- Desenvolvimento explícito a partir dos pressupostos, sem "estruturas escondidas" ou pressupostos não definidos;
- Predições sujeitas à experimentação ou a outras formas de teste.

Para produzir um corpo teórico que contenha estas características, vou construir modelos para simular as situações que pretendo investigar, com uma técnica que permite manter uma grande quantidade de parâmetros biológicos.

No desenvolvimento do modelo são estabelecidas regras de construção que são as únicas formas de ação externa sobre os resultados a serem obtidos. Mantidas estas condições, o modelo se desenvolve em várias gerações de forma iterativa, governado apenas pelas regras definidas e pelo comportamento (em parte determinístico e em parte estocástico) de seus componentes.

Todas as previsões a serem formuladas a partir do modelo serão produzidas em forma probabilística e representarão um conjunto de eventos possíveis com suas probabilidades associadas *dada uma determinada regra de construção*. Isto significa que definirei determinados valores em um gradiente pré-estabelecido de uma determinada regra de construção (p. ex. competição intra-específica de ausente a severa) e avaliarei, através da repetição do experimento de simulação, a probabilidade de eventos resultado (p. ex. função de distribuição da persistência da espécie em fragmentos pequenos).

Este estudo versa sobre a dinâmica populacional de mamíferos e procura tratar das seguintes questões:

- I) Pode o tamanho corporal ser preditor de processos demográficos em populações isoladas?
- II) Qual o efeito do sistema de acasalamento e da dispersão para habitats vertedouro neste processo?
- III) Pode o tamanho corporal ser preditor de processos demográficos em metapopulações?
- IV) Qual a importância da utilização de modelos mais complexos, baseados no indivíduo, e com maior quantidade de informações básicas sobre história de vida das espécies sobre os modelos de viabilidade populacional?
- V) Quão sensíveis são estes modelos à algumas características biológicas importantes como os detalhes do sistema de acasalamento e a forma como competição afeta os indivíduos? Estas últimas comparações são feitas principalmente em relação ao modelo VORTEX, que tem sido o mais empregado no momento.

METODOLOGIA

Experimento com o modelo baseado no indivíduo

Para o estudo da dinâmica populacional das três espécies virtuais, representando a variação ecológica em mamíferos, utilizei da técnica de simulação orientada ao indivíduo. Esta abordagem irá permitir que muito da biologia de cada espécie possa ser utilizada na construção de um modelo sobre sua dinâmica, além de permitir o estudo da variação entre indivíduos dentro da população. Este modelo foi construído através de um programa de computador montado dentro do sistema MATLAB. A escolha deste programa foi a sua estrutura essencialmente matricial e a facilidade de produzir programas curtos e simples.

Todo o processo é baseado em regras de construção e nas características biológicas e da história de vida definidas no primeiro capítulo. Por regras de construção entende-se as probabilidades associadas a cada decisão a ser tomada por um “indivíduo” dentro da população. As principais decisões a que estarão sujeitos os “indivíduos” no modelo serão:

- Quando deixar uma mancha de habitat?
- Para que mancha de habitat migrar?
- Qual será o número de filhos em uma determinada ninhada/geração?

Todas estas “decisões” são tomadas em relação às características do ambiente, tais como a intensidade da competição intra-específica.

O modelo para dinâmica de população foi construído de acordo com os seguintes postulados básicos:

- (i). Como foi visto no Capítulo 1, grande parte das características biológicas em comparações entre espécies entre grupos próximos estão correlacionadas com o tamanho

corporal. Sendo assim, os parâmetros populacionais serão modelados como função do tamanho de cada indivíduo.

(ii) As variações entre indivíduos da mesma espécie também podem ser função do tamanho, mas resultam também de um ruído aleatório ao redor desta média esperada. Muitos fenômenos distintos interagem para o surgimento deste ruído, dentre eles as variações genéticas, experiências prévias com o ambiente e o grau de desenvolvimento são as que mais nos interessam.

Cada indivíduo é modelado sendo mantidas as informações sobre sua idade (Id); e seu tamanho (W);

O tempo de maturação sexual, fecundidade máxima, longevidade máxima, intervalo entre ninhadas, forma de curva de crescimento e curva de sobrevivência são calculados como função de seu tamanho de acordo com os resultados do Capítulo 1.

O sistema de acasalamento será monogâmico ou poligínico com até quatro fêmeas. O efeito destas características sobre a persistência da metapopulação é avaliado.

O tamanho do indivíduo é função de sua idade e do grau de super-exploração dos recursos. Para modelar esta super-exploração lancei mão de outra relação alométrica.

Como discutido no Capítulo 1, defini a capacidade suporte como sendo a *biomassa* máxima que o ambiente pode manter da população de uma espécie. Assim, como organismos maiores necessitam de mais energia, o padrão de uso de recursos é menos relacionado com o número de indivíduos que com a biomassa total da população.

Considerando B_e a biomassa esperada de acordo com a relação acima, e o somatório total da biomassa de indivíduos em um fragmento como sendo B_i , o grau de competição intra-específica é definido como B_i/B_e . Em cada iteração, no caso de B_i exceder a B_e todos os indivíduos "emagrecem" uma proporção que é uma variável aleatória com distribuição normal cuja média é forçada a ser B_i/B_e e a variância igual a 1.

A competição intra-específica se manifesta porque o número de filhotes que um casal produz em uma estação reprodutiva é uma função do seu estado nutricional. O programa tem uma rotina que calcula o estado nutricional como porcentagem do peso esperado para o indivíduo dada a sua idade. A relação entre fecundidade real e estado nutricional será linear e obedece à restrição de que organismos de peso igual a 60% do esperado não produzem filhotes e os de 100% produzem a fecundidade máxima da espécie. assim a curva para a relação entre fecundidade real e Bi/Be têm a forma da figura 2.1.

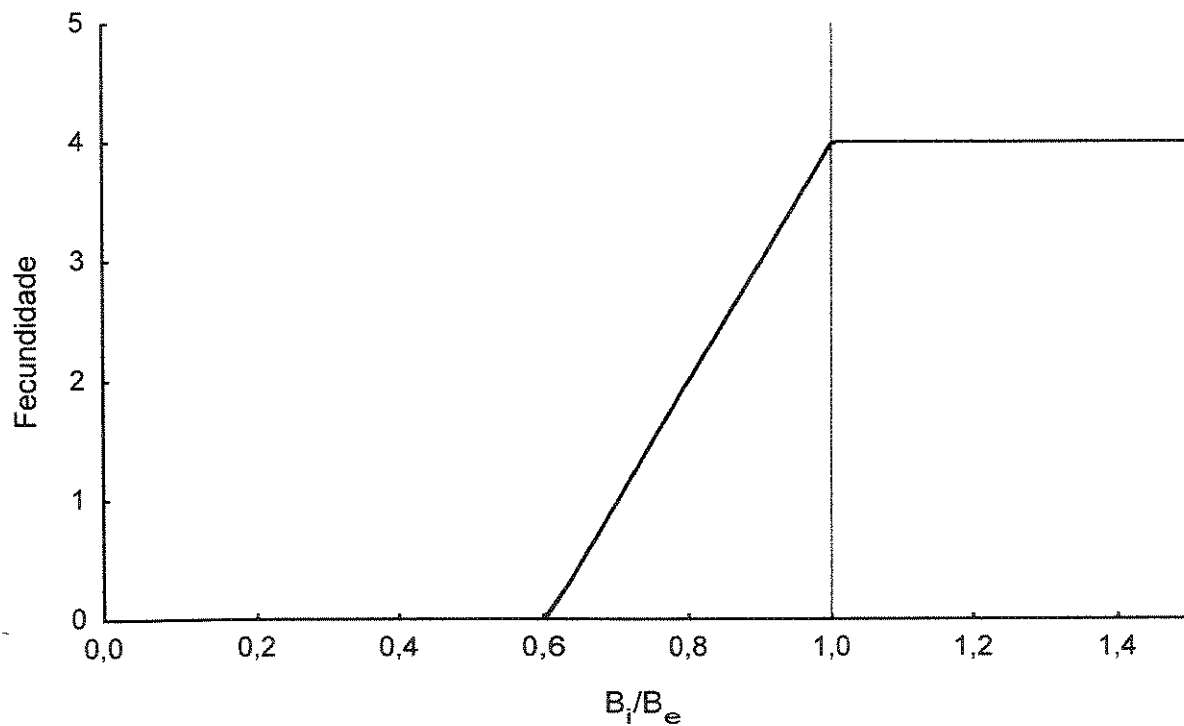


Figura 2.1. Efeito do estado nutricional (Bi/Be) sobre a fecundidade real em uma espécie cuja fecundidade máxima é de quatro filhotes por ninhada. Be é a biomassa máxima que o ambiente pode manter (capacidade suporte), Bi é a biomassa atual da espécie no ambiente. Neste exemplo a fecundidade máxima da espécie era 4.

Esta solução, além de biologicamente sensata, tem a vantagem de permitir uma variabilidade individual na produção de filhotes e na contribuição para o reservatório gênico da espécie.

Além disto, modeliei dois padrões distintos de efeito da competição sobre os indivíduos:

- i) competição uniforme: todos os indivíduos “emagrecem” homogeneamente uma quantidade B_i/B_e . Neste caso não existem processos de dominância;
- ii) efeito variável da competição: os indivíduos emagrecem sob uma função de distribuição normal cuja média é B_i/B_e e a variância igual a 1. Desta forma, alguns indivíduos sofrem mais com a competição que outros.

Quando a população excede a capacidade suporte os organismos diminuem de peso em função do acirramento da competição. Assumindo, o ganho compensatório de peso após uma época de escassez, eles retornam ao seu peso normal imediatamente após à melhoria das condições (Capítulo 1).

Resumindo, a cada iteração cada indivíduo sofre as seguintes ações:

- a) sua idade é aumentada em um décimo de ano;
- b) Seu peso é calculado baseado nos parâmetros K e I da curva de acordo com o modelo de Gompertz e ajuste para o tamanho corporal assintótico da espécie (Capítulo 1).
- c) Se $B_i > B_e$ o indivíduo emagrece como função de B_i/B_e (sob uma distribuição uniforme ou normal);
- d) Se sua idade é maior que o tempo de maturação para a espécie, ele acasala e produz um número de filhotes que é função da fecundidade máxima da espécie e de seu estado nutricional;

e) Se sua idade for maior que a longevidade da espécie ele é "deletado" (morto!);

f) Ele tem uma probabilidade de morrer dependente da idade definida pelo modelo de curva de sobrevivência de acordo com o Capítulo 1.

Para cada indivíduo fêmea é anotado a última vez em que produziu filhotes e esta só volta a se reproduzir depois de um intervalo entre ninhadas também definido no Capítulo 1.

Algumas considerações especiais devem ser feitas acerca do processo de reprodução. A rotina computacional utilizada procura cada macho e o acasala com um número pré-determinado de fêmeas. Um fator importante, no entanto, é que tanto machos como fêmeas são ordenados pelo tamanho nas matrizes construídas, de forma que os indivíduos maiores sempre acasalam primeiro. Consequentemente, se algum indivíduo não acasalar por falta de parceiro, será sempre um indivíduo pequeno para a idade ou que acaba de amadurecer sexualmente.

Este processo é repetido para todos os indivíduos um número pré-estabelecido de vezes e os seguintes valores são anotados em cada ano:

- a) Abundância de machos;
- b) Abundância de fêmeas;
- c) Razão sexual;
- d) Abundância total;
- e) Biomassa total;

Da seqüência inteira de dados anuais de variação de densidade são anotados:

- a) Persistência: número de anos antes da população ir a zero.
- b) Abundância populacional média;

c) Variabilidade populacional: definida como o coeficiente de variação das abundâncias absolutas;

d) Biomassa média;

O ambiente

O ambiente modelado foi construído de forma a, através do modelo continente-ilha, estudar os processos demográficos na interface entre reservas grandes e fragmentos que as cercam. Por esta razão, vou me referir ao modelo continente-ilha sempre identificando a reserva (continente) e os fragmentos (ilhas).

Estabeleci de início que a reserva tem uma área tal que é capaz de manter 2000 Kg de cada espécie de mamífero. Assumi uma relação linear simples entre distância do fragmento à reserva. Desta forma taxas de dispersão pequenas significam distância grande. A capacidade suporte nas ilhas será de apenas 200Kg de mamíferos.

O efeito da matriz de habitats só afeta a dispersão através do aumento ou diminuição das taxas de mortalidade durante a dispersão. Em cada experimento, quando o efeito da matriz for testado, as diferenças de mortalidade serão apresentadas.

Em cada final de geração os indivíduos "decidem" de acordo com as probabilidades acima se ficarão no mesmo fragmento ou sairão. Estas probabilidades serão sempre probabilidades de jovens machos dispersarem de acordo com as considerações já desenvolvidas sobre a literatura (Capítulo 1).

A dispersão é em dois sentidos mas sempre entre a reserva e o fragmento, nunca entre fragmentos. Isto foi definido por simplicidade, baseado na noção de que a dispersão será maior onde as populações são maiores e a importância da dispersão entre ilhas seria, por esta razão, negligenciável.

Experimentos no VORTEX

Para avaliar os resultados dos modelos de viabilidade populacional que desenvolverei a seguir é necessário alguma forma de comparação com os modelos existentes. Procurei comparar os modelos desta tese com os resultados do programa de análise de viabilidade de populações VORTEX, que tem sido o mais usado para avaliar o risco de extinção local e propor estratégia de manejo de populações ameaçadas.

Estas comparações não são muito fáceis já que se os modelos estão baseados em diferentes premissas ou apresentam uma arquitetura muito distinta. Assim, pode ser difícil estabelecer parâmetros com mesmo significado no modelo (Tabela 2.1).

Tabela 2.1. Parâmetros necessários para a simulação de dinâmica de metapopulações no VORTEX e nesta tese.

Parâmetro	VORTEX	Esta tese
Sistema de acasalamento	Monogâmico ou poligínico, sem determinar quantas fêmeas por macho	De 1 a 4 fêmeas por machos
Capacidade suporte	Definida a partir do número de indivíduos	Resultado da biomassa máxima permitida
Número máximo de filhotes	Definido pelo experimentador	Definido pelo experimentador
Número de fêmeas com ninhadas de tamanho x	Definida pelo experimentador	Resultado da competição intra-específica
Mortalidade	Por ano até a maturação sexual, adultos de qualquer idade com mesma mortalidade	Definida para cada ano de acordo com a literatura
Intervalo das simulações	Anual	décimos de ano
Forma como a competição intra-específica age	Explicitamente dependente da densidade	Implicitamente dependente da densidade

A forma como a competição intra-específica é modelada no VORTEX envolve uma mistura entre o efeito Allee (diminuição de fecundidade a baixas densidades, Lamont *et al.*,

$$P(n) = \left[P(0) - (P(0) - P(K)) \left(\frac{N}{K} \right)^b \right] \frac{N}{a + N} \quad \text{Eq. 2.1.}$$

Onde $P(n)$ é a proporção de fêmeas que acasalam quando o tamanho da população é n ; K é a capacidade suporte, $P(0)$ é a proporção de fêmeas que acasala quando a população é mínima; b está relacionado à forma da competição intra-específica; e a é o efeito Allee, o tamanho mínimo da população no qual existem acasalamentos.

Este modelo é completamente distinto e não tem comparações com o modelo baseado no indivíduo. Neste último, a competição intra-específica não afeta a proporção de fêmeas que acasalam, mas a fecundidade individual.

RESULTADOS

Os resultados serão apresentados seguindo a ordem das perguntas básicas e de forma distinta para as populações modeladas pelo MBI e pelo VORTEX.

Dinâmica de populações isoladas – Efeito da Poliginia

Em populações isoladas, a persistência só chegou a afetar a espécie de maior tamanho corporal (Figura 2.2). Nesta espécie os valores de persistência variaram entre 82 e 90 anos, sendo sempre maiores quando o modelo incluía uma distribuição da competição uniforme.

A poliginia aumentou a persistência na espécie de 200 Kg, mas sem um efeito muito marcante.

Nos casos em que a abundância média foi distinta entre níveis de competição, a competição uniforme sempre alcançou valores maiores (Figura 2.3). Nenhum efeito evidente da poliginia pode ser observado. As únicas diferenças observáveis são a expressão

direta da relação abundância-biomassa entre as espécies (maior abundância nas espécies menores).

A figura 2.4 demonstra a inevitável associação entre a maior variabilidade populacional e menor persistência das populações: a única espécie com valores elevados do coeficiente de variação para a abundância foi a de 200 Kg, a mesma que apresentou os menores valores de persistência.

O gráfico da biomassa revela algumas características inesperadas (Figura 2.5). O esperado é uma estabilidade ao redor de 2000 Kg para todas as espécies sob as condições do modelo. No entanto, a espécie com 200 Kg, sob competição uniforme, apresentou valores sempre maiores que sob competição normal. Existiram variações na espécie de 20 Kg, que apresenta maior biomassa no sistema monogâmico e poligínico com 4 fêmeas que com 2 fêmeas, mas este efeito só apareceu no caso de uma competição uniforme. De qualquer forma, reitera-se o padrão de maiores valores sempre para o modelo com competição uniforme.

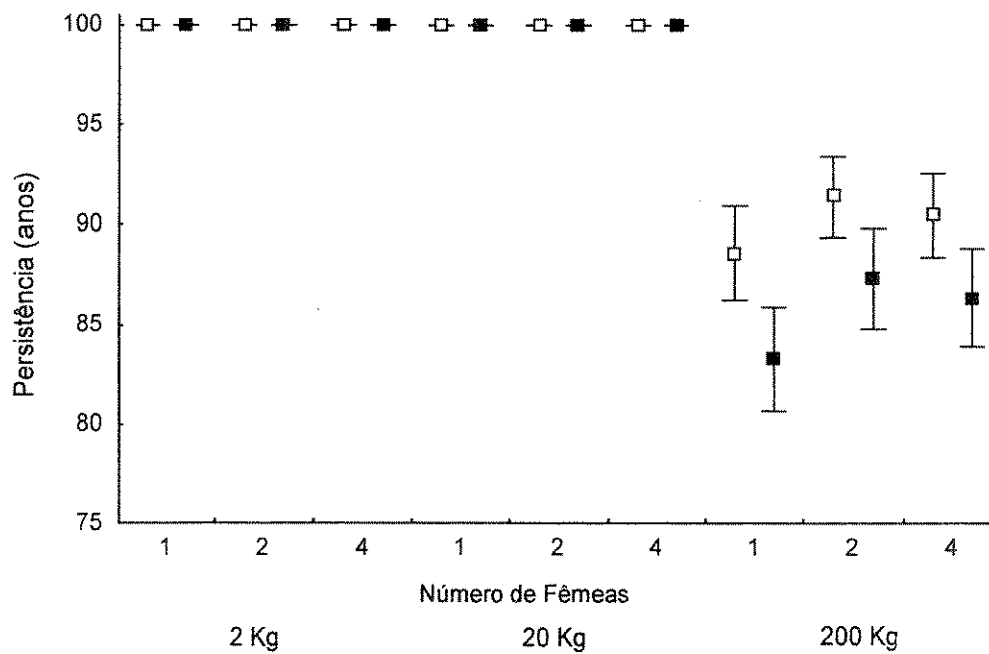


Figura 2.2. Persistência de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg em um gradiente de monogamia a poliginia , sob distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos cheios) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

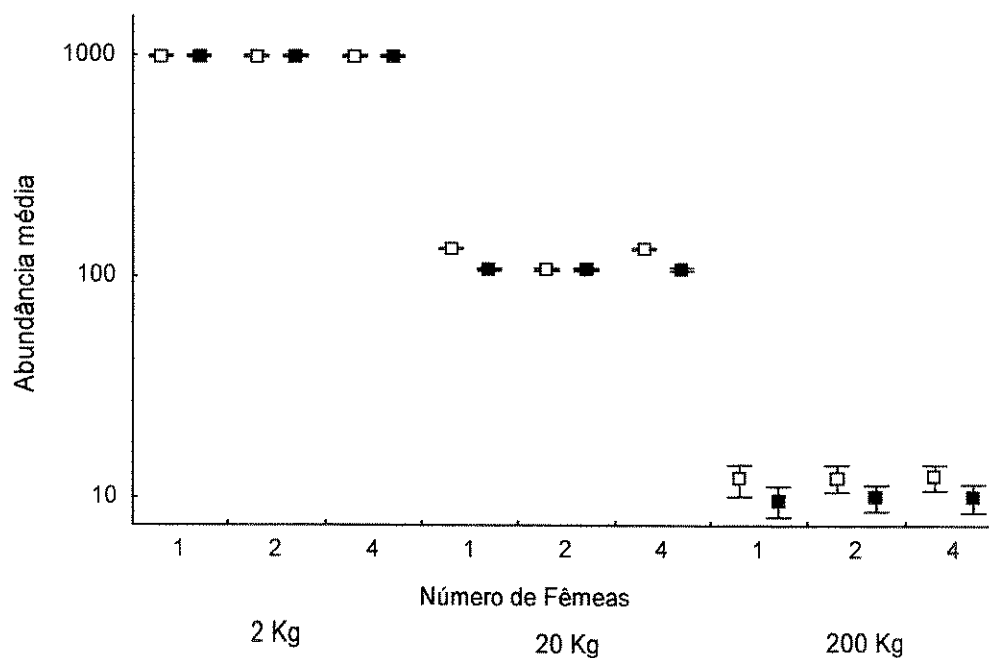


Figura 2.3. Abundância média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg em um gradiente de monogamia a poliginia , sob distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos cheios) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

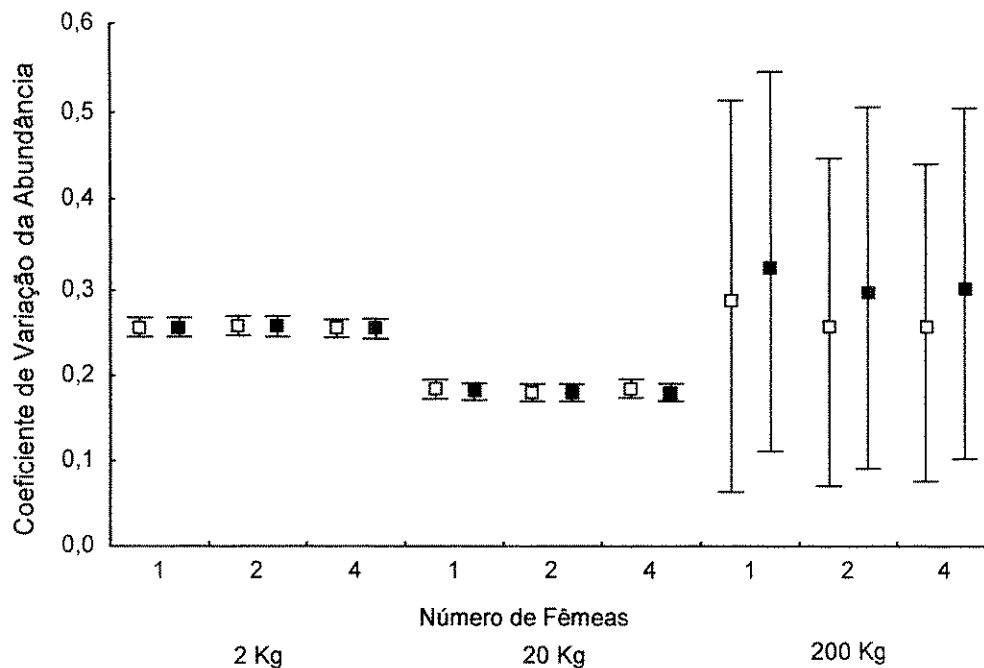


Figura 2.4. Coef. de variação da abundância de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg em um gradiente de monogamia a poliginia, sob distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos cheios) da competição. As barras representam o erro-padrão do coef. de variação médio.

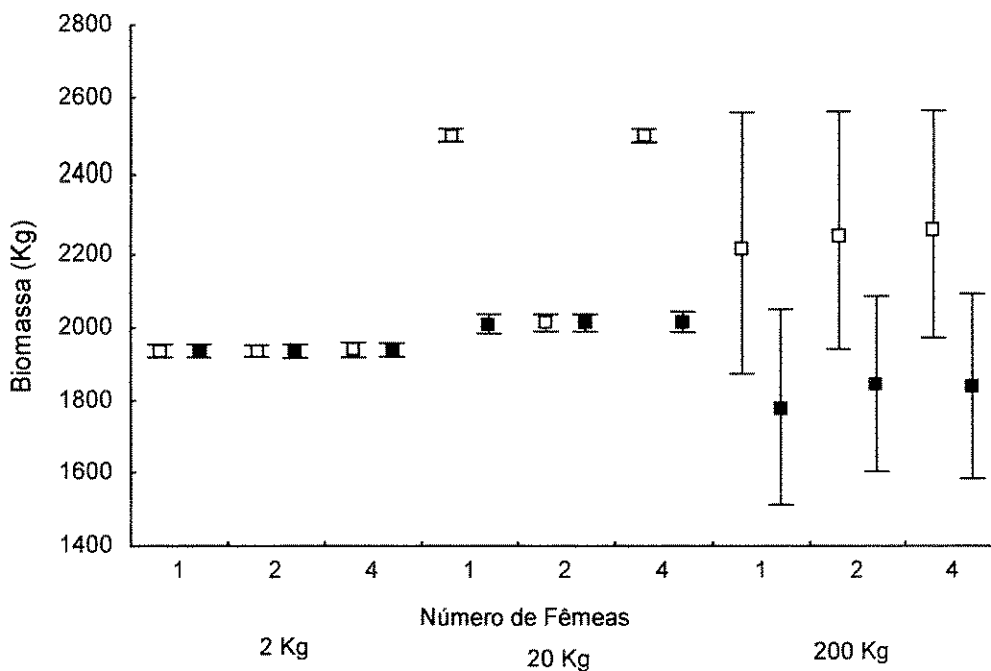


Figura 2.5. Biomassa média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg em um gradiente de monogamia a poliginia, sob distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos cheios) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

Dinâmica em populações isoladas – Dispersão para vertedouros (“sink”)

A persistência nas populações simuladas com dispersão de 5% para vertedouros (Figura 2.6) apenas foi diferente de 100 anos para o mamífero de 200 Kg. Nesta espécie também houve um efeito da poliginia aumentando a persistência nas populações especialmente sob competição uniforme.

A abundância média (Figura 2.7) apresentou o mesmo padrão decorrente da relação abundância-biomassa do experimento anterior e uma superioridade da espécie intermediária sob competição uniforme.

O coeficiente de variação foi maior e variou mais entre réplicas do experimento na espécie de 200 Kg (Figura 2.8). Nesta mesma espécie observa-se a maior variação de valores entre sistemas de acasalamento com a maior biomassa para a poliginia sob competição uniforme (Figura 2.9). Nos outros casos desta espécie a biomassa flutuou abaixo do limite de 2000 Kg.

O mesmo padrão geral dos gráficos anteriores é observado quando a dispersão para os habitats vertedouros é de apenas 1% (Figuras 2.10 a 2.13). O único efeito importante é a maior persistência das populações sob uma dispersão de apenas 1%.

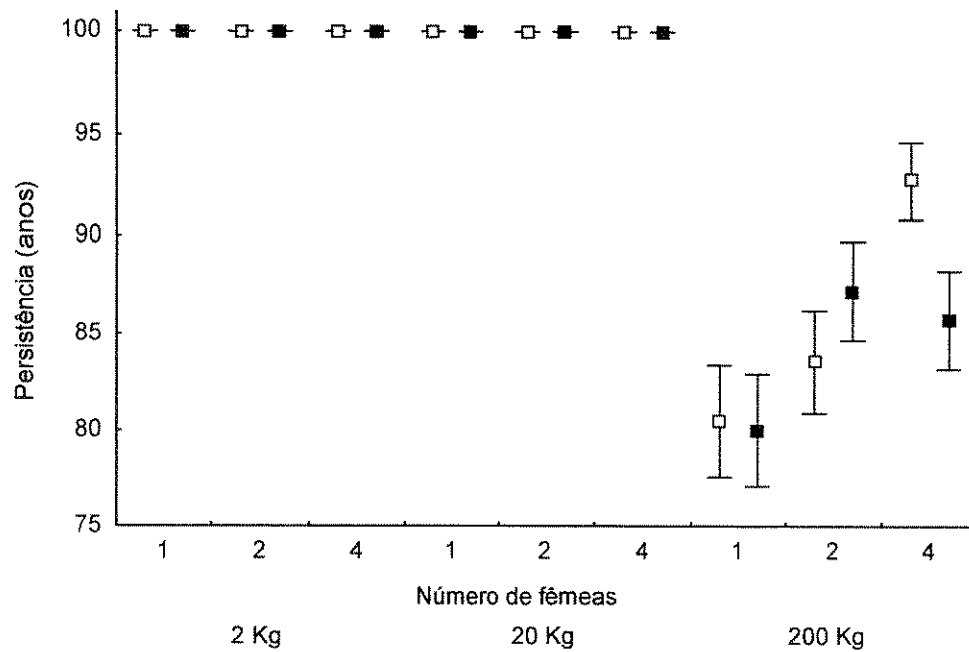


Figura 2.6. Persistência de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg com 5% de dispersão para habitats vertedouros em um gradiente de monogamia a poliginia , sob distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos cheios) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

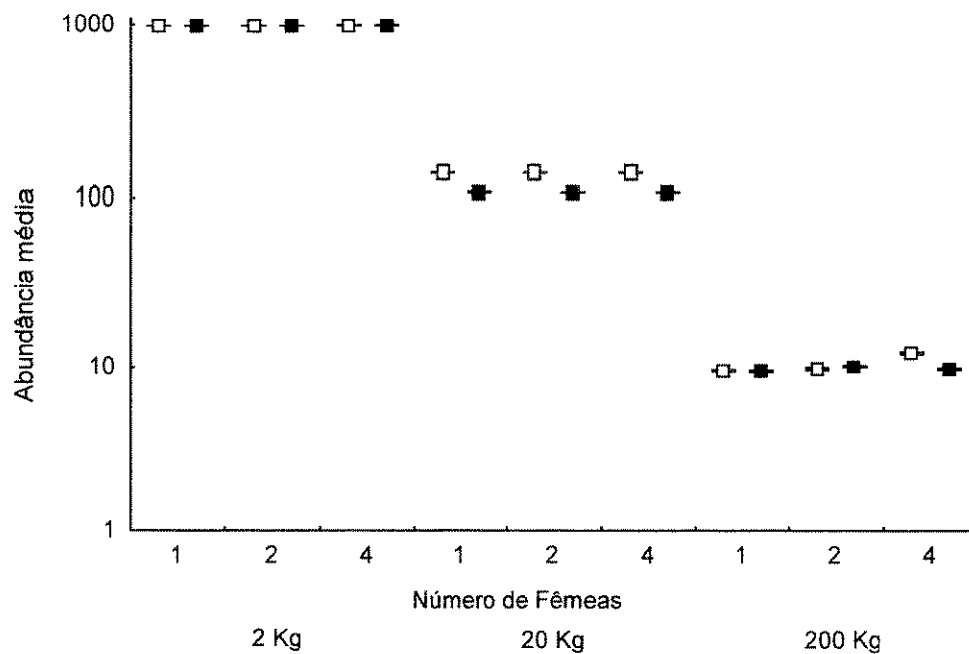


Figura 2.7. Abundância média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg com 5% de dispersão para habitats vertedouros em um gradiente de monogamia a poliginia , sob distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos cheios) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

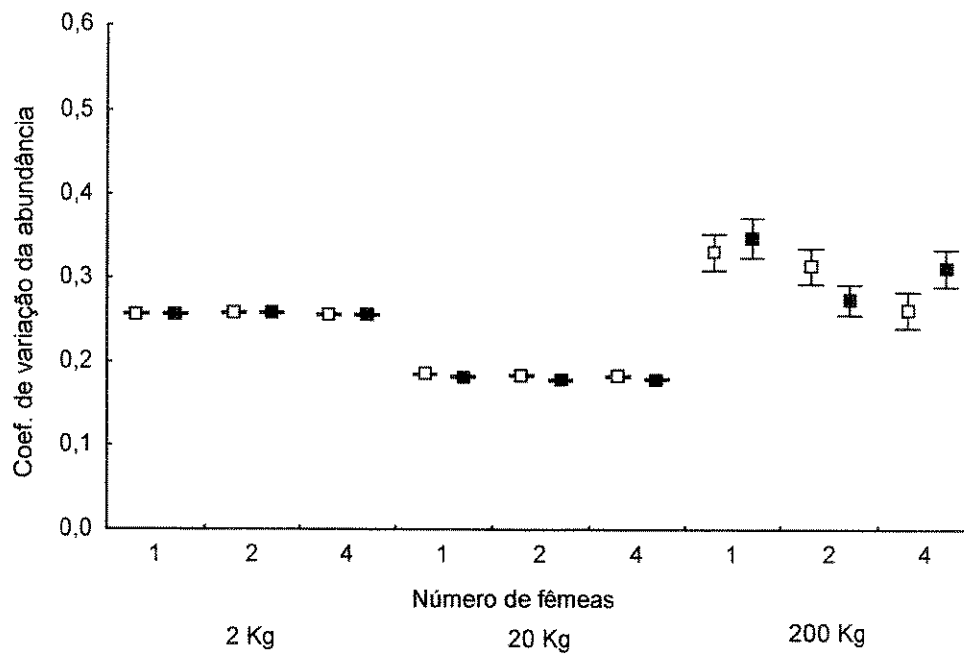


Figura 2.8. Coef. de variação da abundância de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg com 5% de dispersão para habitats vertedouros em um gradiente de monogamia a poliginia, sob dist. uniforme (símbolos abertos) e normal (cheios) da competição. As barras representam o erro-padrão do coef. de variação médio.

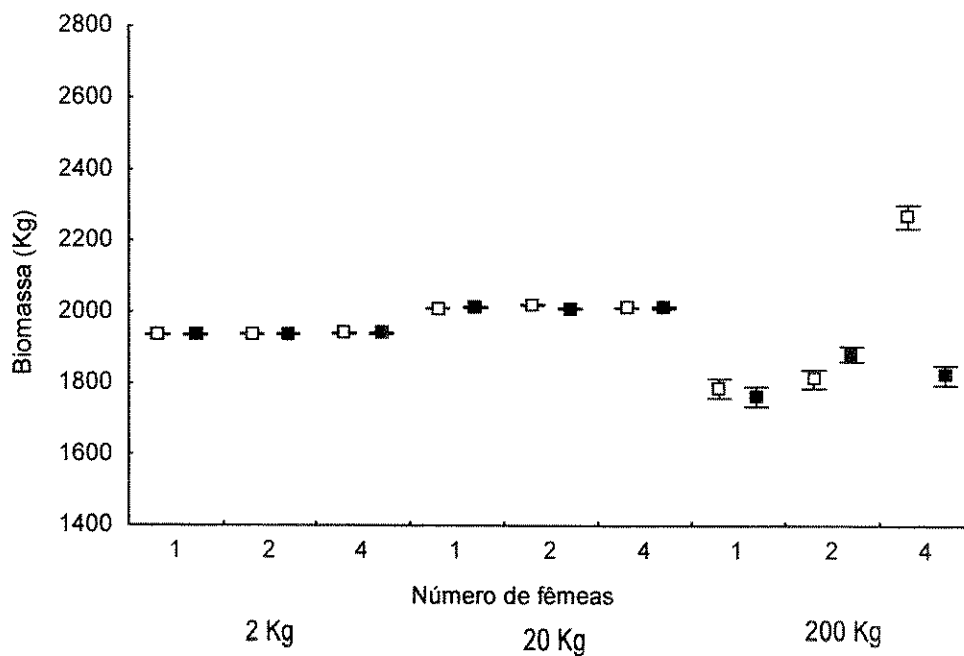


Figura 2.9. Biomassa média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg com 5% de dispersão para habitats vertedouros em um gradiente de monogamia a poliginia, sob distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos cheios) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

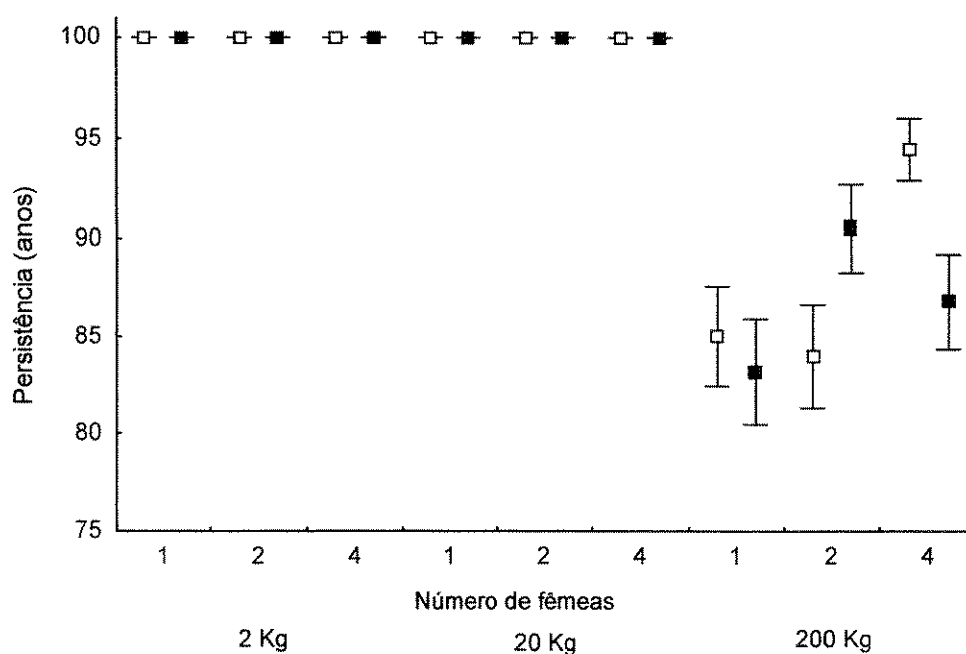


Figura 2.10. Persistência de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg com 1% de dispersão para habitats vertedouros em um gradiente de monogamia a poliginia, sob distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos cheios) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

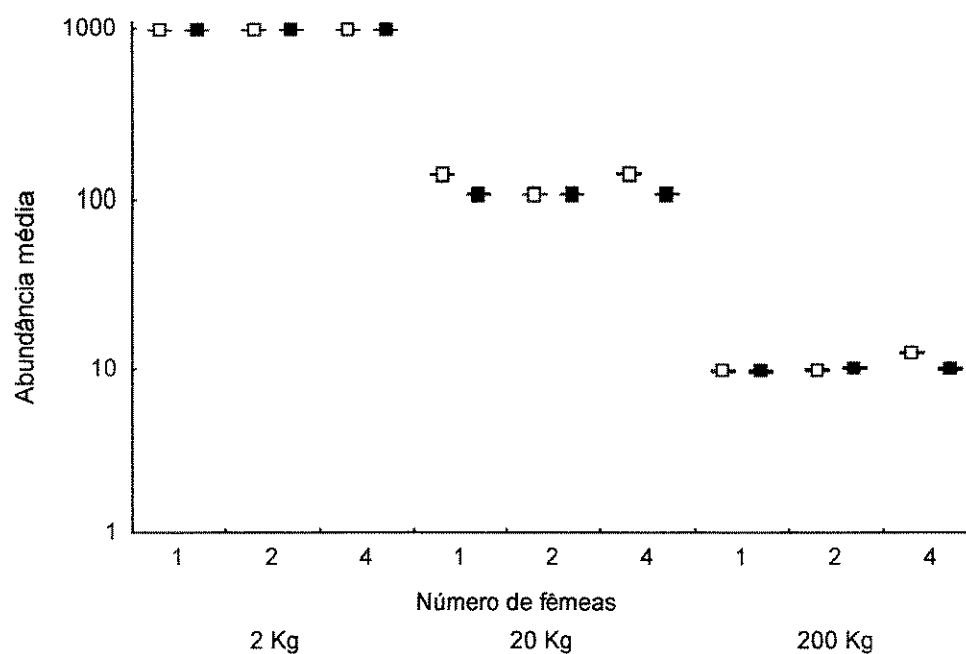


Figura 2.11. Abundância média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg com 1% de dispersão para habitats vertedouros em um gradiente de monogamia a poliginia, sob distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos cheios) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

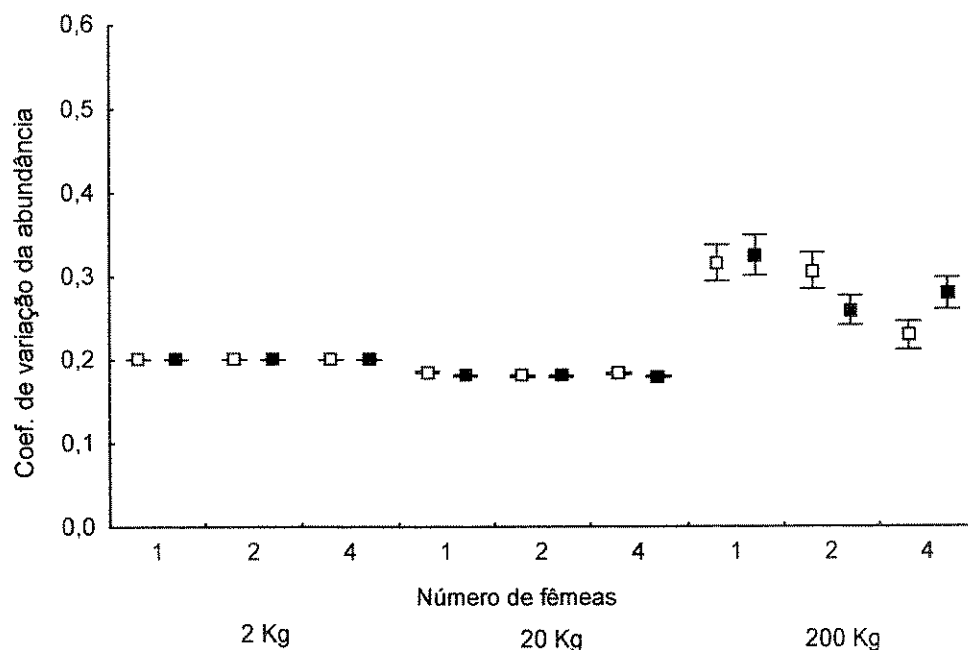


Figura 2.12. Coef. de variação da abundância de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg com 1% de dispersão para habitats vertedouros em um gradiente de monogamia a poliginia, sob dist. uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos cheios) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

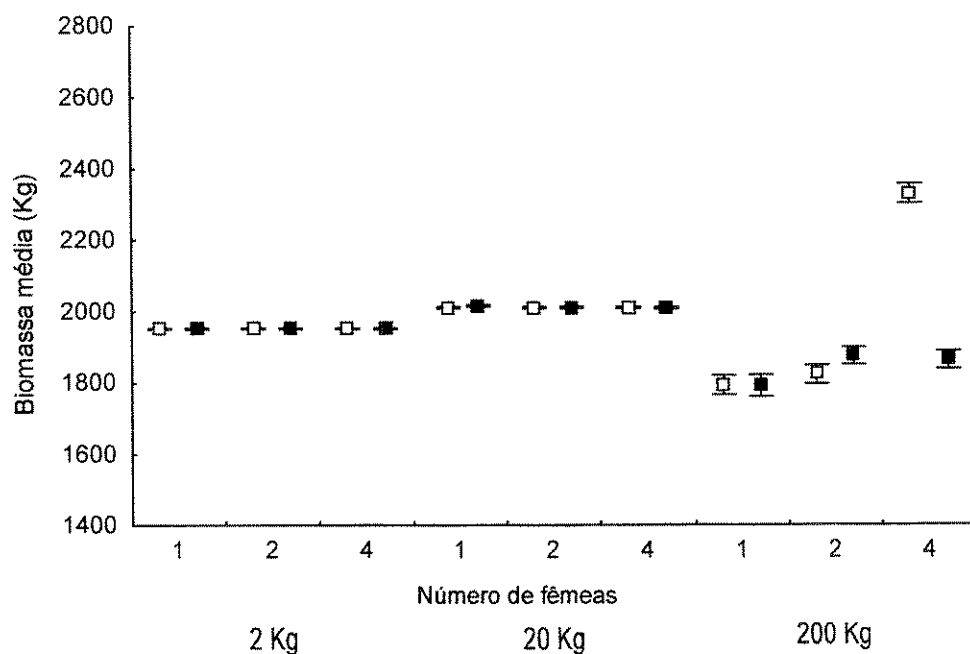


Figura 2.13. Biomassa média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg com 1% de dispersão para habitats vertedouros em um gradiente de monogamia a poliginia, sob distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos cheios) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

Dinâmica de populações isoladas – Efeito da poliginia e dispersão para vertedouros pelo VORTEX

No tipo de sistemas de populações isoladas aqui modelado só pode se perceber um efeito tanto do sistema de acasalamento quanto da dispersão para ambientes-vertedouros para a espécie de 200 Kg. Neste caso as populações poligínicas apresentaram persistência maior para qualquer taxa de dispersão (Figura 2.14). O aumento da taxa de dispersão levou a uma diminuição evidente da persistência para a espécie de maior tamanho corporal.

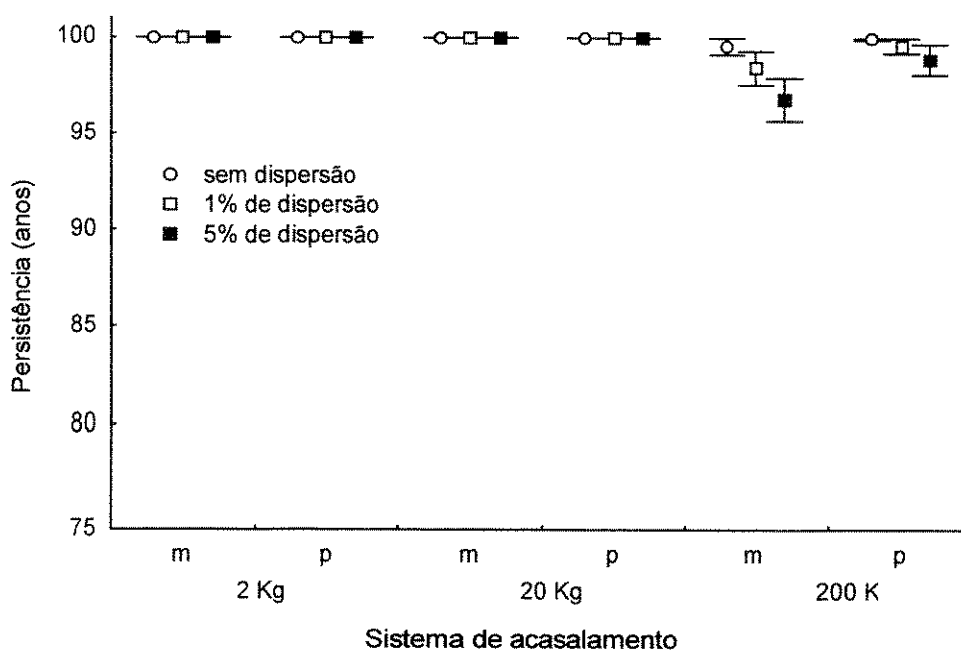


Figura 2.14. Persistência de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg com sistema de acasalamento tipo monogamia (m) e poliginia (p) sob diferentes taxas de dispersão para ambientes-vertedouros. As barras representam o erro-padrão da média.

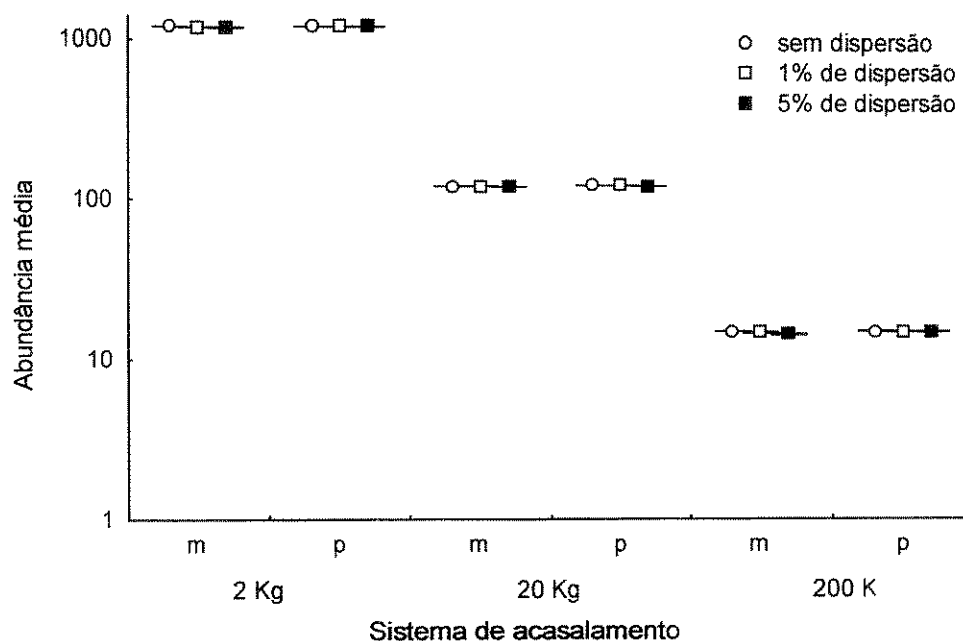


Figura 2.15. Abundância média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg com sistema de acasalamento tipo monogamia (m) e poliginia (p) sob diferentes taxas de dispersão para ambientes-vertedouros. As barras representam o erro-padrão da média.

Não houveram diferenças notáveis entre a abundância média nos períodos em que as populações persistiram no ambiente em relação ao sistema de acasalamento ou às taxas de dispersão. A Figura 2.15, no entanto, encobre as pequenas diferenças que ocorreram. Por exemplo na espécie de 200 kg, a abundância média variou entre 12 e 18 indivíduos entre os grupos.

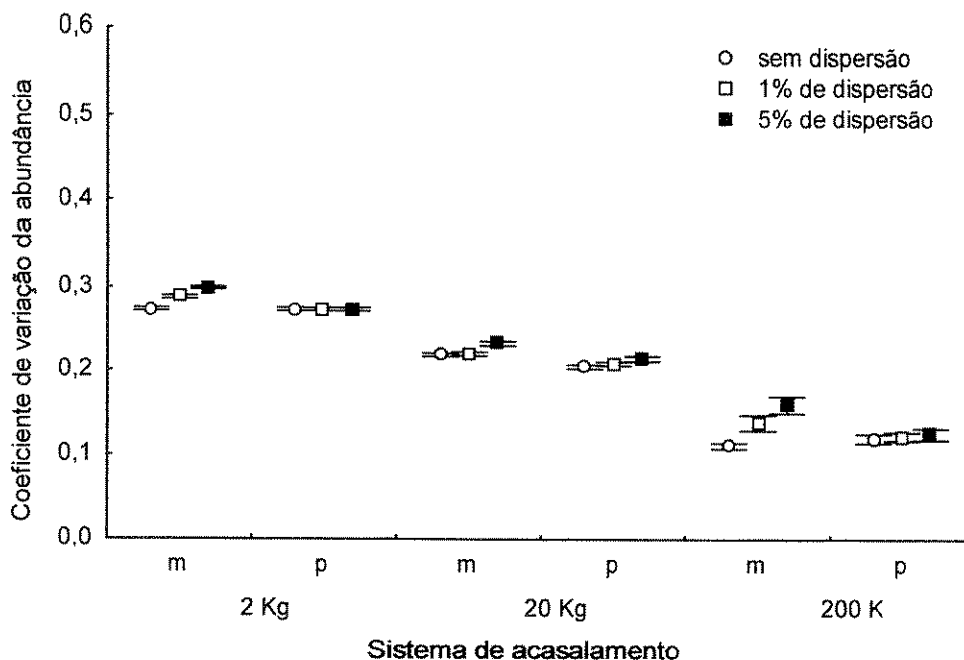


Figura 2.16. Coeficiente de variação da abundância de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg com sistema de acasalamento tipo monogamia (m) e poliginia (p) com diferentes taxas de dispersão para ambientes-vertedouros. As barras representam o erro-padrão da média.

Os coeficientes de variação da abundância foram inversamente proporcionais ao tamanho corporal das espécies (Figura 2.16). As diferenças nos coeficientes de variação entre populações com diferentes graus de dispersão foi maior para populações monogâmicas que poligínicas dentro da mesma espécie. Para as populações poligínicas, 5% de dispersão levou a um aumento, se bem que muito pequeno, no coeficiente de variação. Um último fator complicador é que as diferenças são mais evidentes nas espécies com 2 e com 200 Kg do que na espécie intermediária.

Dispersão em um sistema continente-ilha - MBI

Para a espécie de 200Kg, a persistência no continente do sistema continente-ilha, com taxas de 5% de dispersão, variou entre 80 e 90 anos (Figura 2.17). Não é evidente nem

o efeito da poliginia nem o efeito da distribuição da competição: nas populações monogâmicas desta espécie, por exemplo, a persistência foi maior com a distribuição uniforme e na espécie com acasalamento com duas fêmeas maior na distribuição normal.

A abundância média foi muito estável dentro de cada grupo, sem nenhum efeito observável de poliginia ou forma da competição (Figura 2.18). Seu valores, como em vários casos anteriores foram apenas a expressão da relação abundância-biomassa.

A espécie com maiores variações populacionais foi aquela com 200 Kg (Figura 2.19), que também apresentou maiores diferenças no grau de variação entre réplicas dos experimentos.

A menor e a maior espécie não chegaram a manter uma biomassa média igual à capacidade suporte (Figura 2.20) o que só ocorreu para a espécie de 20 Kg.

Como em experimentos anteriores os mesmos padrões podem ser observados quando a taxa de dispersão foi de 1% (Figuras 2.21 a 2.24). No entanto, a persistência neste caso foi bem menor e um efeito da forma de competição foi muito evidente. Em todos os casos a persistência foi maior sob distribuição uniforme da competição.

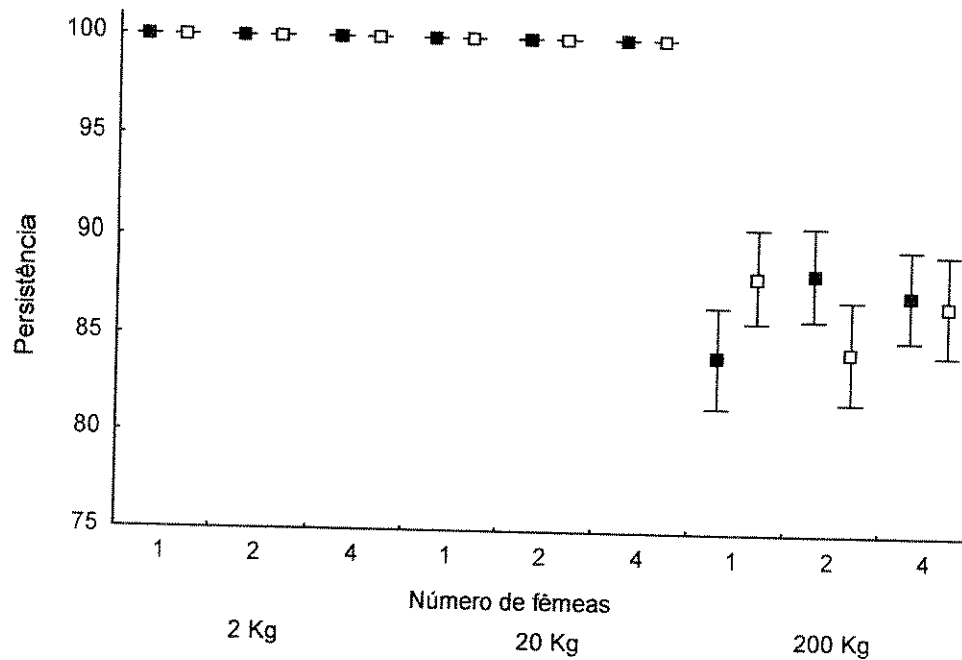


Figura 2.17. Persistência de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg no “continente” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 5% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

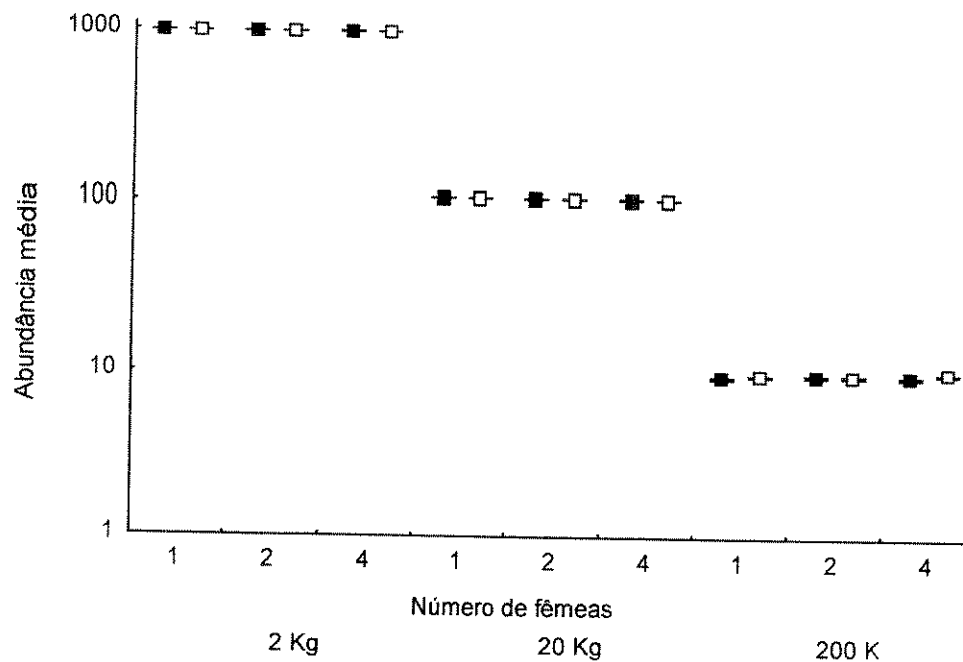


Figura 2.18. Abundância média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg no “continente” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 5% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

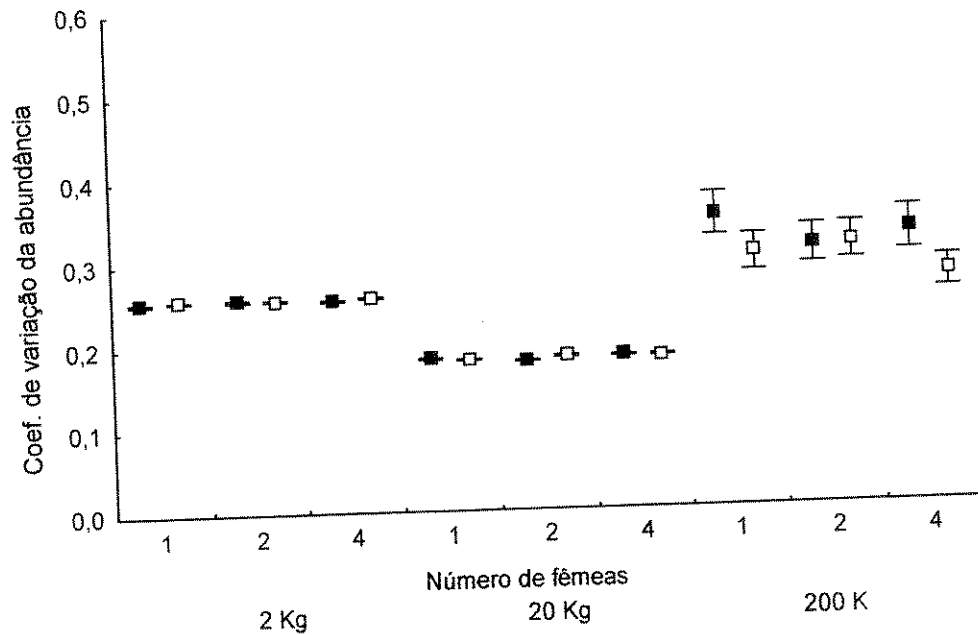


Figura 2.19. Coef. de variação da abundância de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg no “continente” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 5% de dispersão e dist. uniforme (símbolos abertos) e normal (fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão do coef. de variação médio.

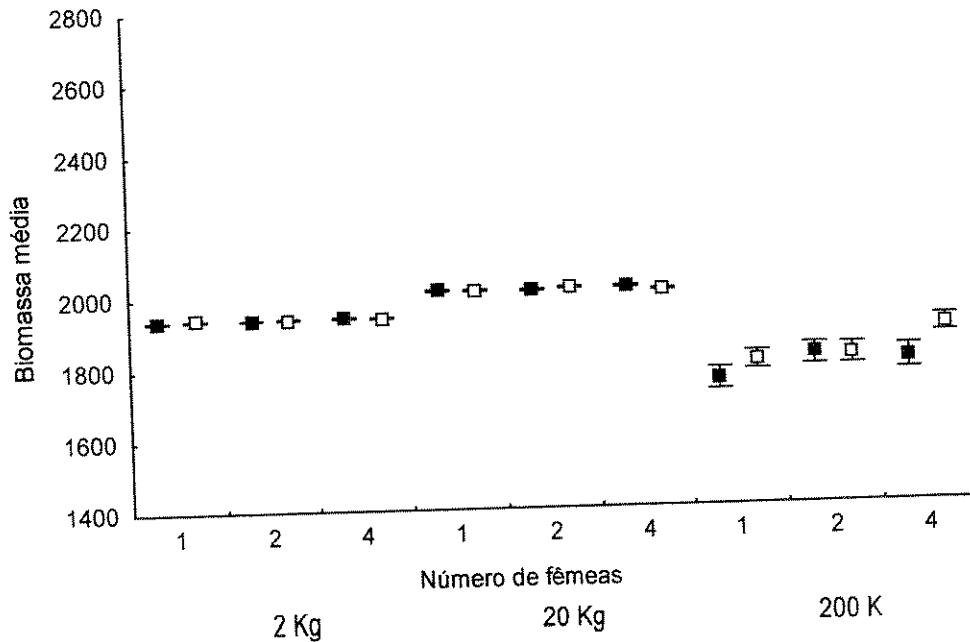


Figura 2.20. Biomassa média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg no “continente” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 5% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

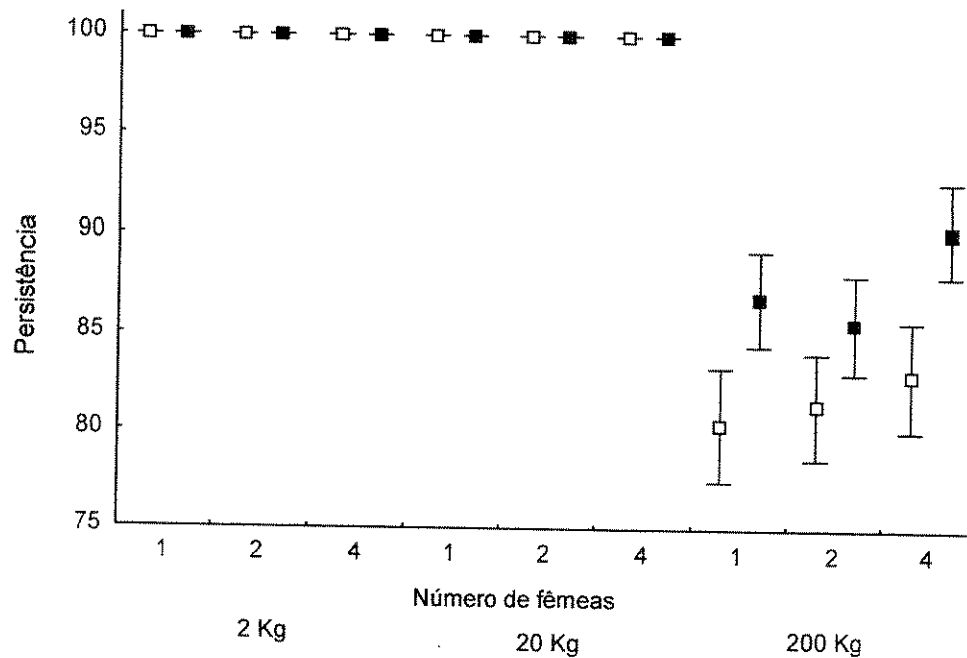


Figura 2.21. Persistência de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg no “continente” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 1% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

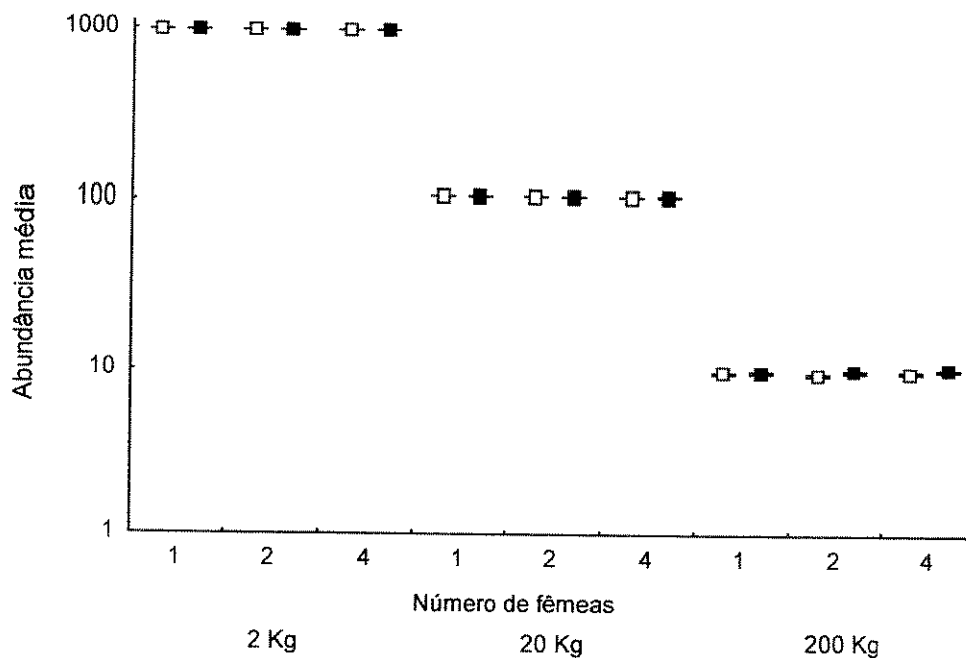


Figura 2.22. Abundância média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg no “continente” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 1% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

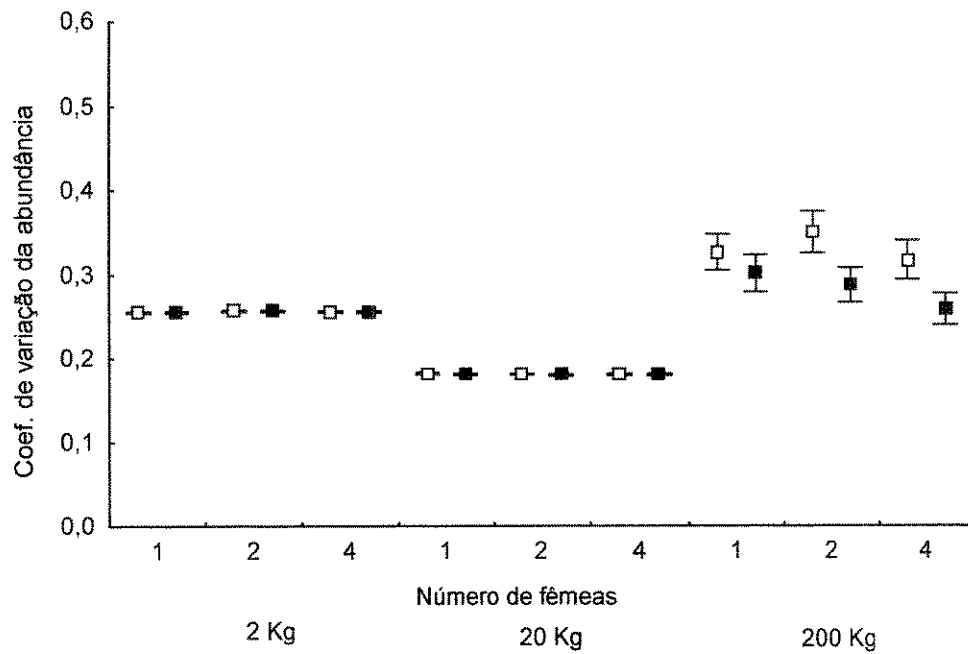


Figura 2.23. Coef. de variação da abundância de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg no “continente” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 5% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

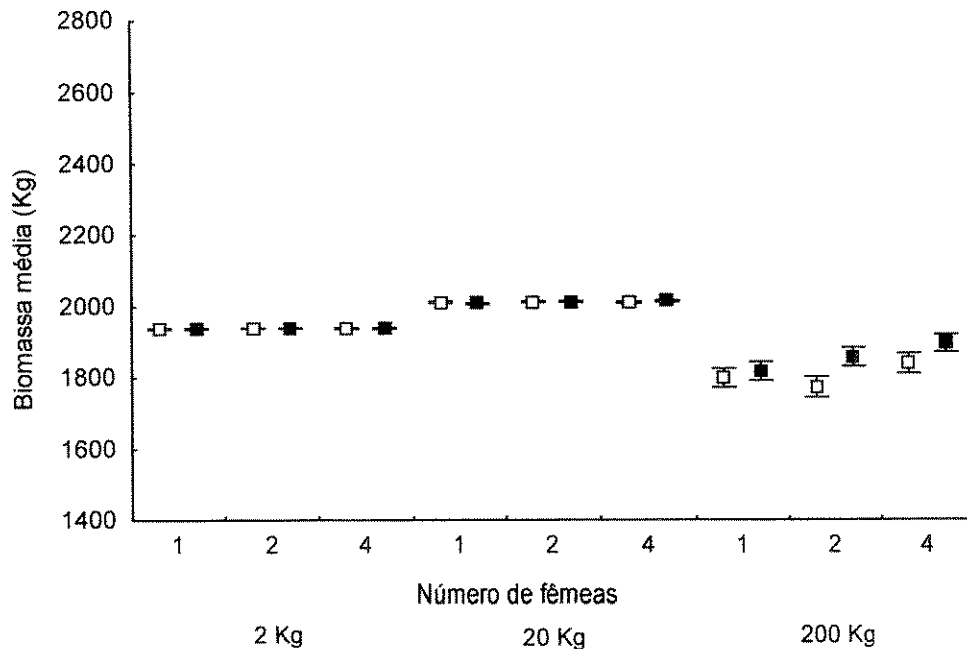


Figura 2.24. Biomassa média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg no “continente” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 1% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

A persistência nas ilhas foi menor que no continente e, desta vez, observa-se valores baixos tanto para a espécie de 200 kg quanto para a espécie de 20 Kg (Figura 2.25), sob 5% de dispersão. A persistência da espécie de 200 Kg foi muito maior sob distribuição uniforme da competição, mas nenhum efeito devido ao sistema de acasalamento pode ser detectado.

As abundâncias nas ilhas não seguiram o padrão esperado devido à relação abundância-biomassa evidenciando um desequilíbrio populacional (Figura 2.26). Apenas a espécie menor apresentou abundâncias altas, não acontecendo uma diminuição da abundância com o tamanho corporal como nos casos anteriores. Na espécie de 200 Kg, a competição com distribuição uniforme gerou maiores abundâncias nas ilhas que a competição uniforme.

Como esperado, as duas espécies com menor persistência apresentaram as maiores variações populacionais (Figura 2.27). Na espécie de 200 kg, no entanto, a relação entre variabilidade populacional e persistência parece inverter-se, já que as maiores variações foram observadas para réplicas das populações sob competição uniforme, que também apresentaram maior persistência.

O desequilíbrio populacional das ilhas é evidente analisando-se o gráfico de biomassa média (Figura 2.28). A espécie de 200 Kg atingiu média de biomassa em torno de 1300 Kg, muito acima da capacidade suporte do sistema (200 Kg).

Todos estes padrões se repetem quando as taxas de dispersão no sistema são reduzidas para 1% (Figuras 2.29 a 2.32).

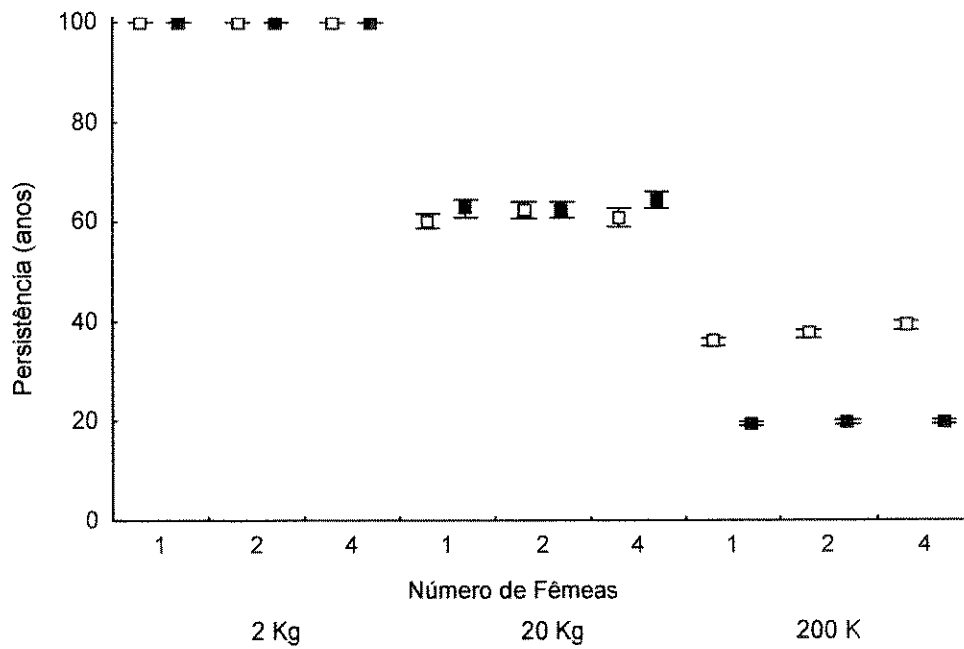


Figura 2.25. Persistência de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg nas “ilhas” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 5% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

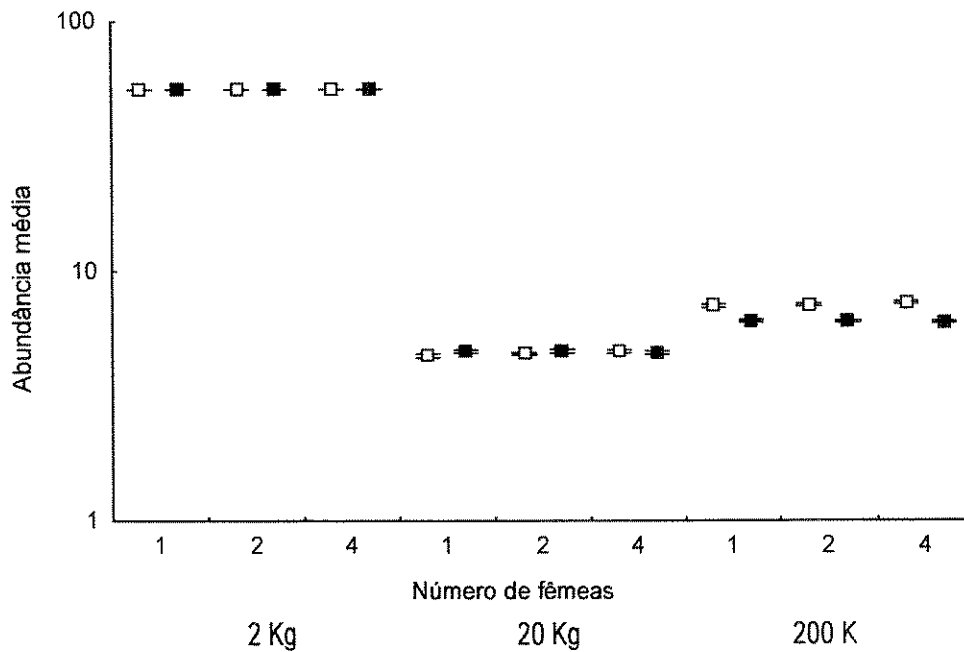


Figura 2.26. Abundância média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg nas “ilhas” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 5% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

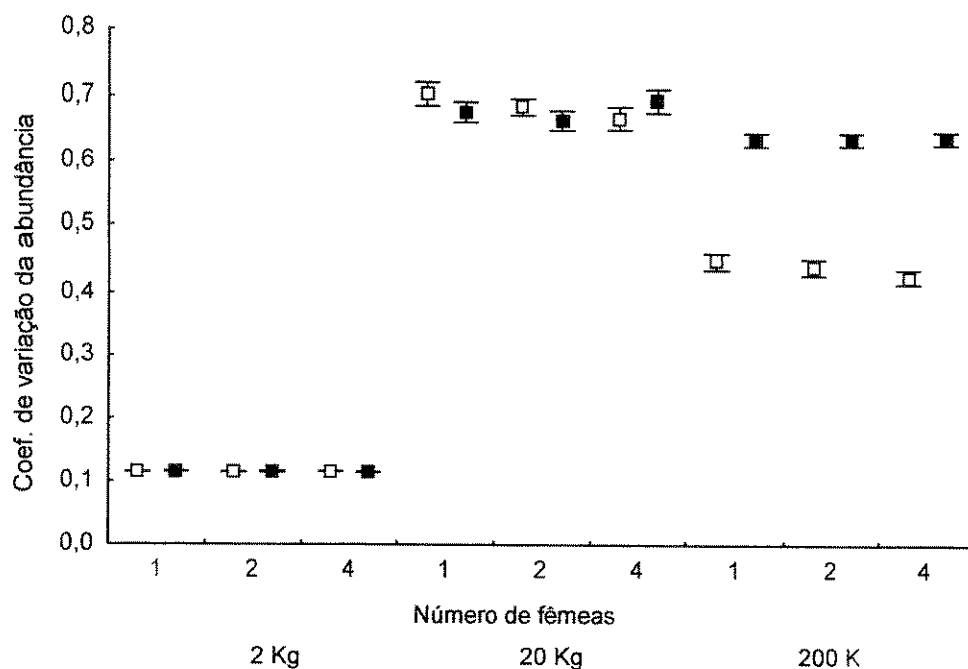


Figura 2.27. Coef. de variação da abundância de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg nas “ilhas” em um gradiente de monogamia a poliginia, com 5% de dispersão e dist. uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão do coef. de variação médio.

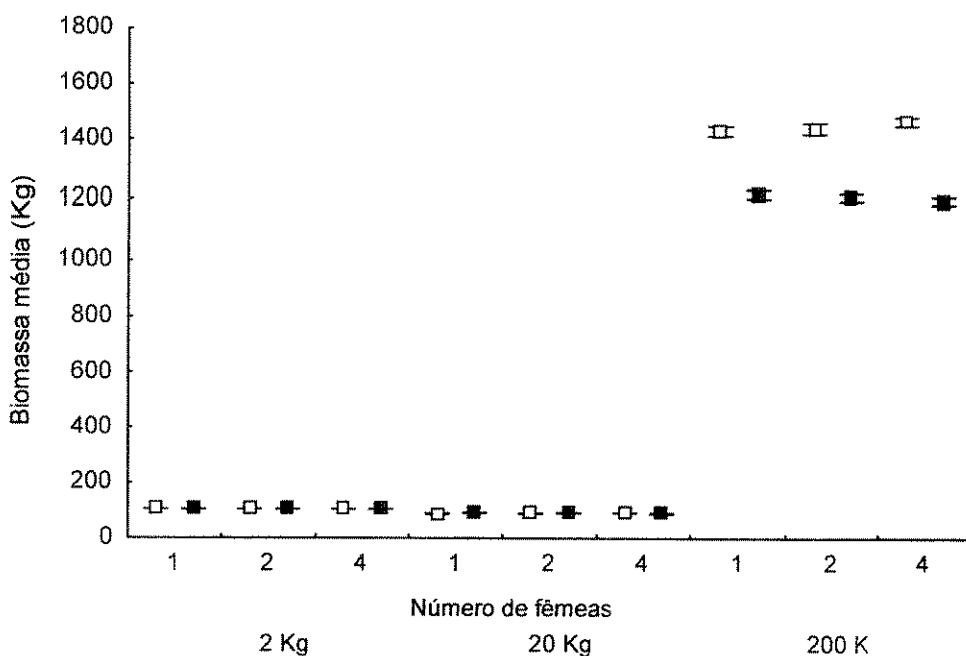


Figura 2.28. Biomassa média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg nas “ilhas” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 5% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

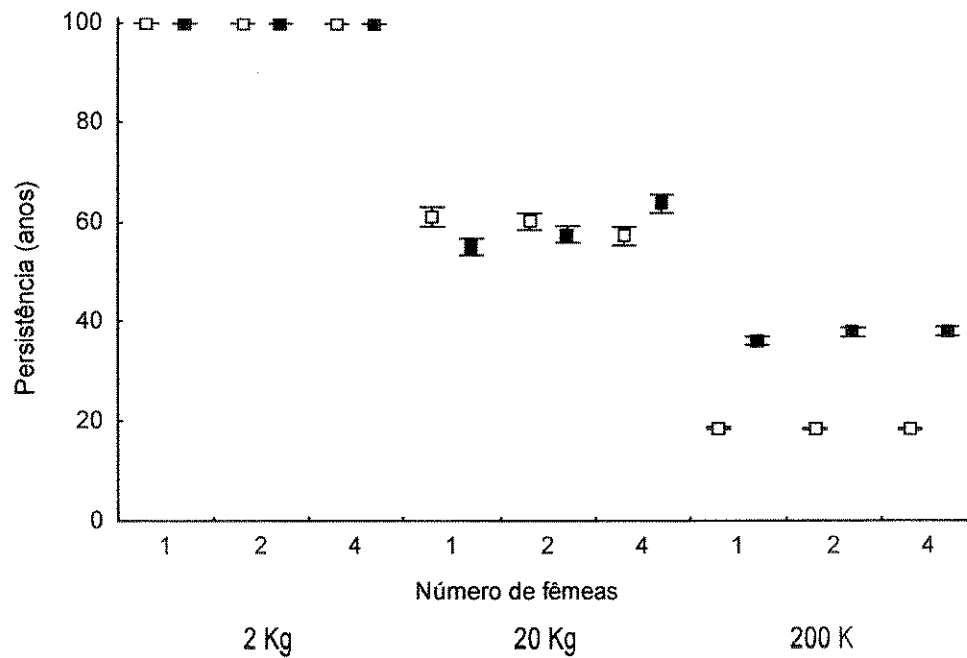


Figura 2.29. Persistência de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg nas “ilhas” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 1% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

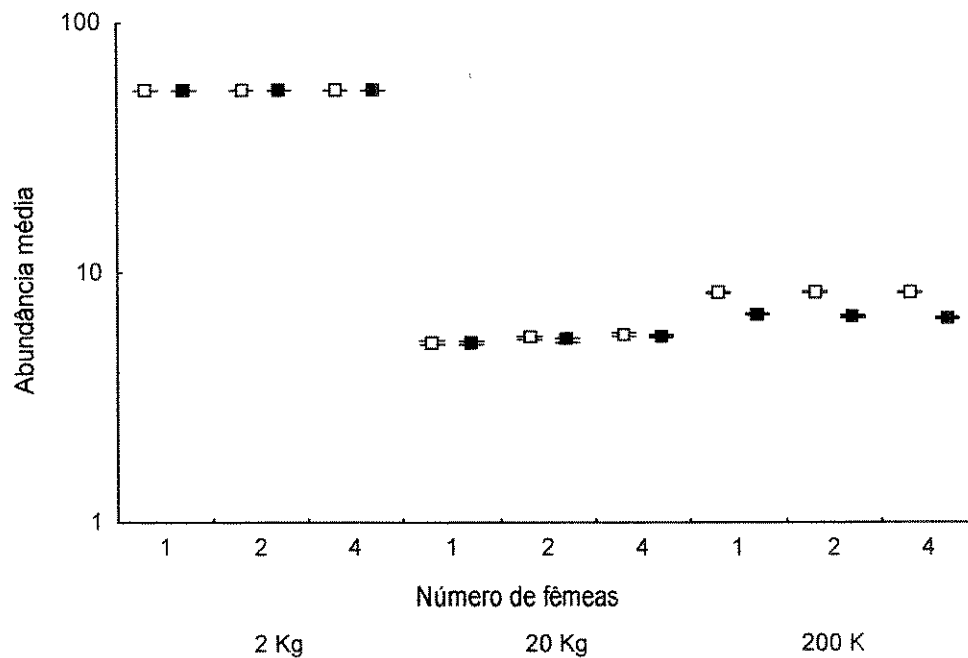


Figura 2.30. Abundância média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg nas “ilhas” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 1% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

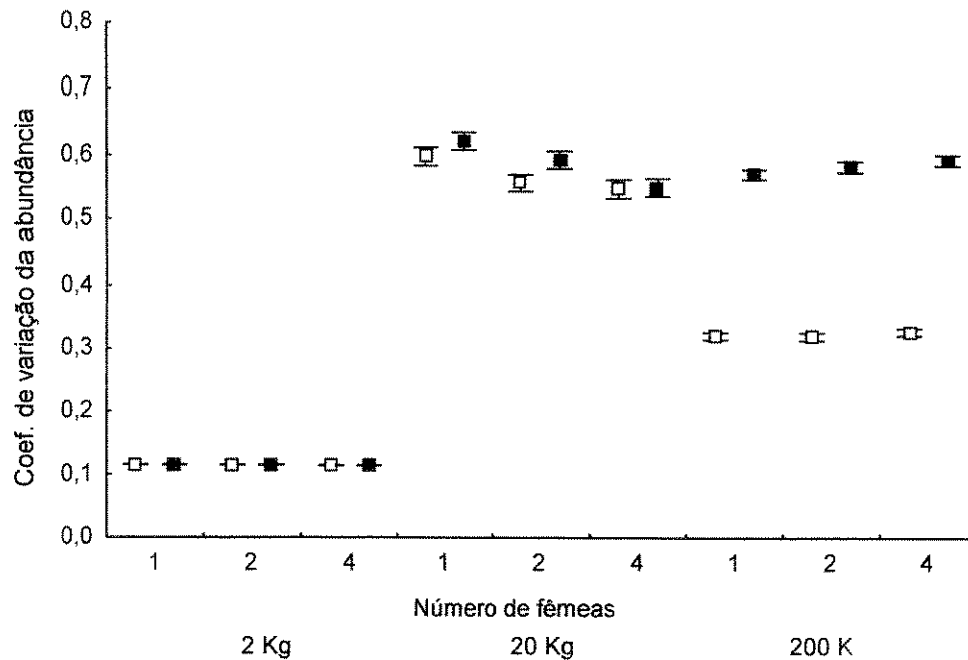


Figura 2.31. Coef. de variação da abundância de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg nas “ilhas” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 1% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

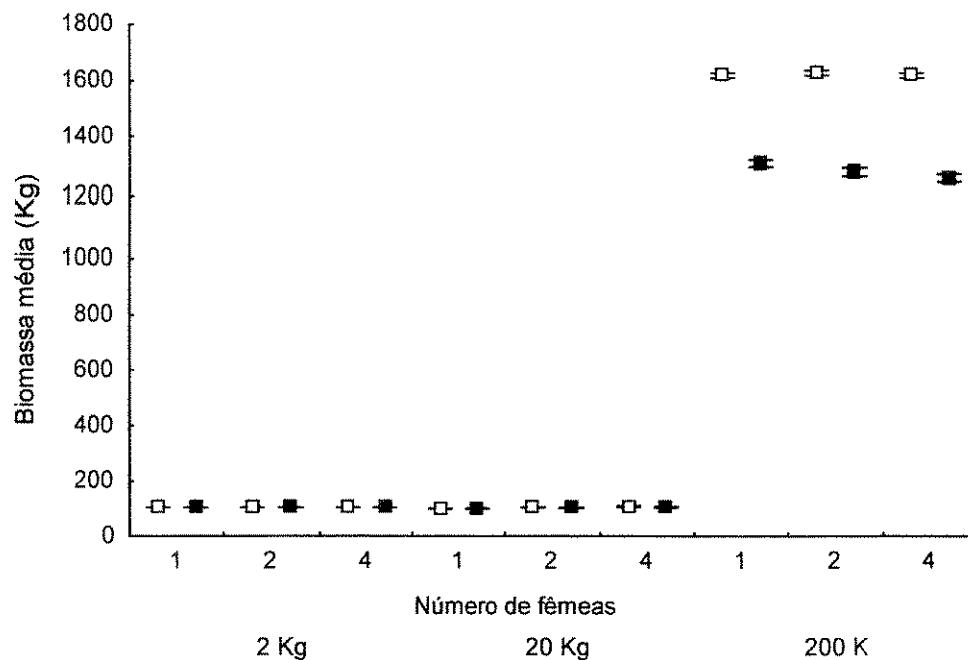


Figura 2.32. Biomassa média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg nas “ilhas” em um gradiente de monogamia a poliginia, taxa de 1% de dispersão e distribuição uniforme (símbolos abertos) e normal (símbolos fechados) da competição. As barras representam o erro-padrão da média.

Dispersão em sistemas continente-ilha - VORTEX

Nos sistemas simulados no VORTEX, a persistência das populações nos continentes foi muito maior que no MBI (Figura 2.33). Em todas as espécies, apenas sob 5% de dispersão pode-se observar uma diminuição da persistência no continente. No entanto as persistências foram também menores nos sistemas monogâmicos.

A abundância segue um padrão devido à relação abundância-biomassa, mas com menores valores em cada espécie sob 5% de dispersão e especialmente nos sistemas monogâmicos (Figura 2.34).

A associação entre persistência e o coeficiente de variação da abundância se repete aqui, com as maiores variabilidades populacionais observadas nas populações que persistiram menos (Figura 2.35). Este fato ocorreu principalmente quando a dispersão era de 5% e o sistema monogâmico.

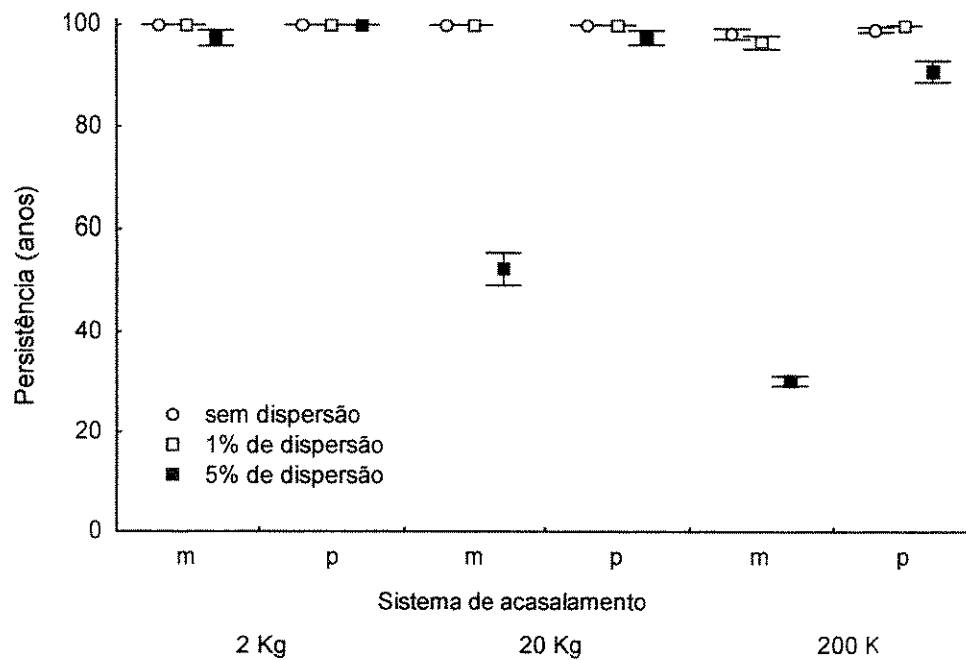


Figura 2.33. Persistência de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg no “continente” com sistema de acasalamento tipo monogâmico (m) e poligínico (p) sob diferentes taxas de dispersão. As barras representam o erro-padrão da média.

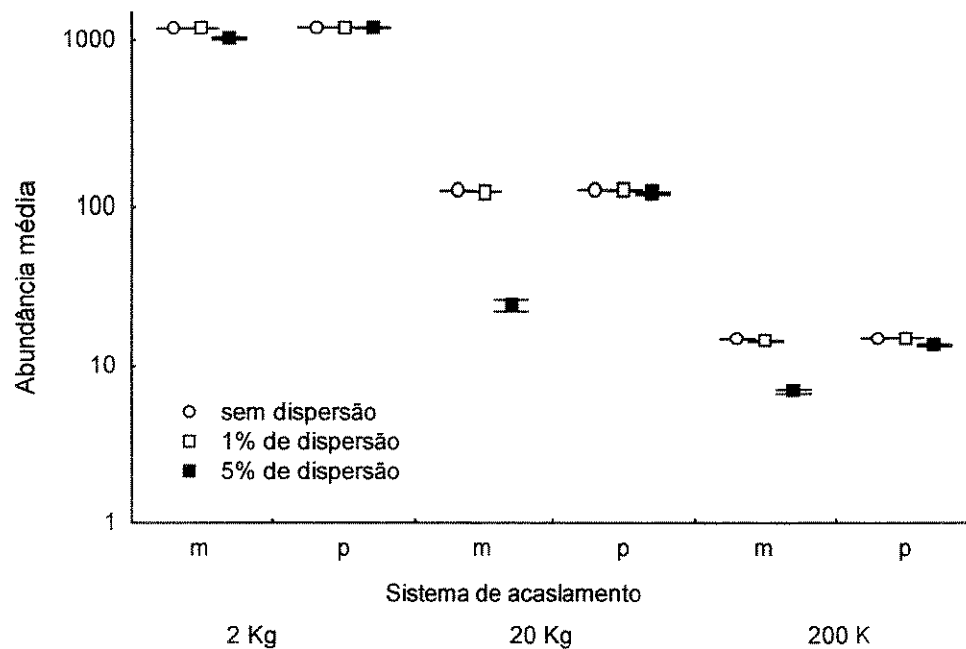


Figura 2.34. Abundância média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg no “continente” com sistema de acasalamento tipo monogâmico (m) e poligínico (p) sob diferentes taxas de dispersão. As barras representam o erro-padrão da média.

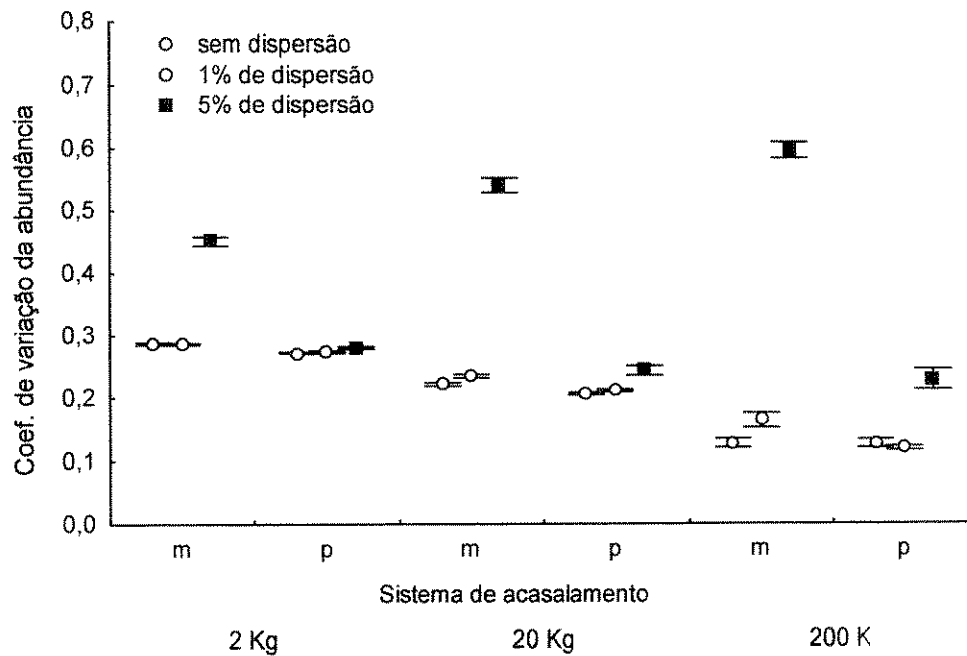


Figura 2.35. Coef. de variação da abundância de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg no “continente” com sistema de acasalamento tipo monogâmico (m) e poligínico (p) sob diferentes taxas de dispersão. As barras representam o erro-padrão do coef. de variação médio.

A persistência nas ilhas foi muito menor, principalmente para as espécies de 20 e 200 Kg (Figura 2.36). A persistência não apresentou uma relação linear com as taxas de dispersão na espécie de tamanho intermediário, onde os melhores resultados ocorreram a 1% de dispersão. Estes valores estavam acima da capacidade suporte da ilha.

As abundâncias seguiram o padrão já esperado (Figura 2.37), porém a dispersão de 5% levou a abundâncias maiores que a ausência de dispersão na espécie de 20Kg e exatamente o inverso na espécie de 200 Kg.

A variação populacional nas ilhas foi alta (Figura 2.38) e diretamente ligada às taxas de dispersão. Os maiores valores foram encontrados para a espécie de 20 Kg.

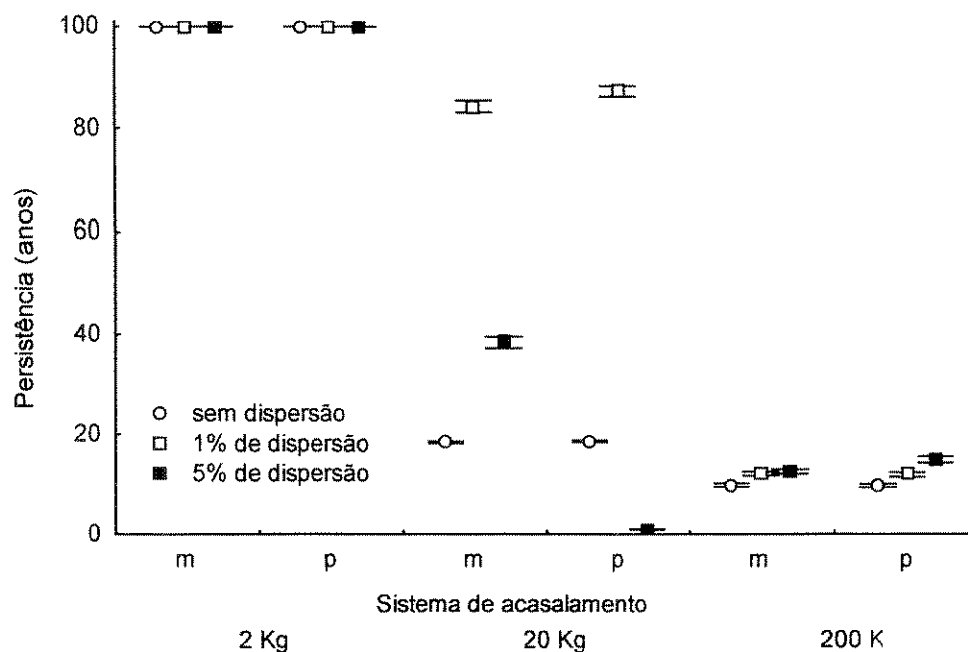


Figura 2.36. Persistência de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg nas “ilhas” com sistema de acasalamento tipo monogâmico (m) e poliginico (p) sob diferentes taxas de dispersão. As barras representam o erro-padrão da média.

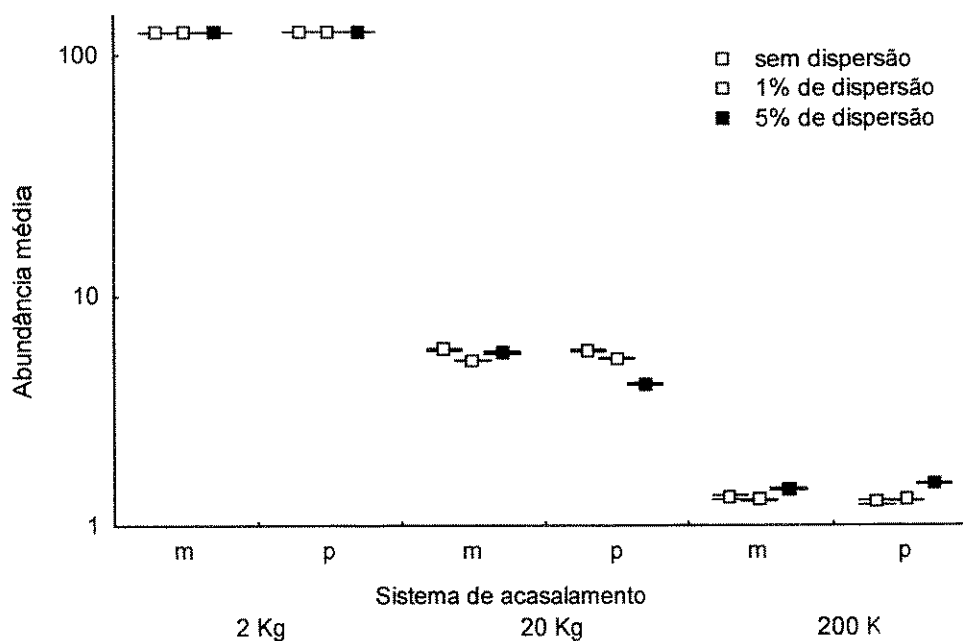


Figura 2.37. Abundância média de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg nas “ilhas” com sistema de acasalamento tipo monogâmico (m) e poliginico (p) sob diferentes taxas de dispersão. As barras representam o erro-padrão da média.

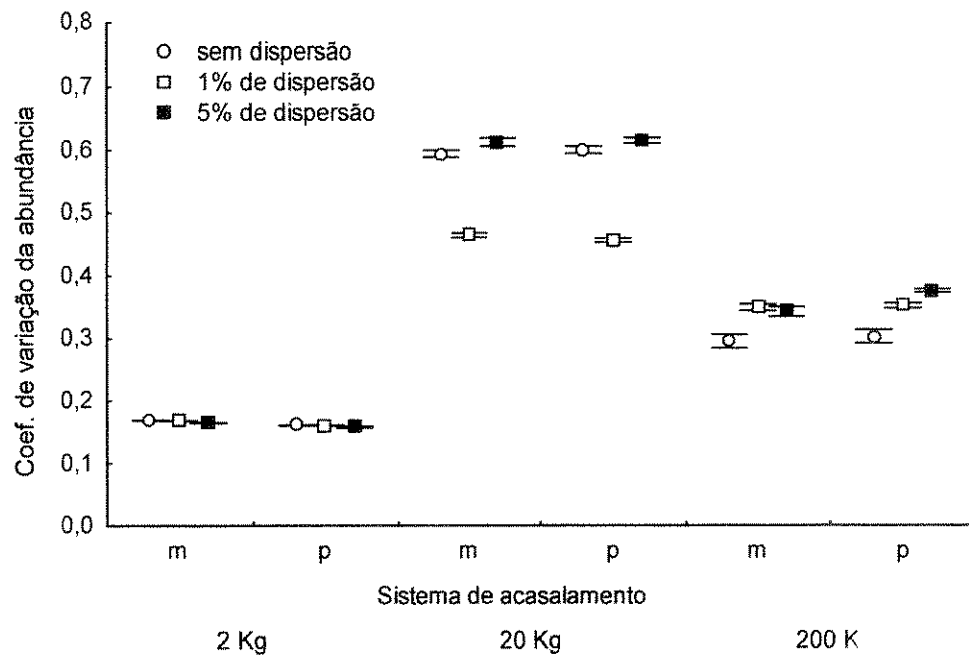


Figura 2.38. Coef. de variação da abundância de populações de mamíferos de 2, 20 e 200 Kg nas “ilhas” com sistema de acasalamento tipo monogâmico (m) e poligínico (p) sob diferentes taxas de dispersão. As barras representam o erro-padrão do coef. de variação médio.

DISCUSSÃO

A dispersão entre habitats é a característica mais importante a ser discutida dentro dos modelos de metapopulações. Esta é também uma das maiores fragilidades dos modelos realistas como o desta tese, devido às dificuldades de determinar as regras que definem a dispersão no nível individual. Começo esta discussão avaliando as informações disponíveis na literatura, procurando justificar a forma como o MBI foi construído e relacionando isto com outras características importantes como sistemas de acasalamento.

Para poder discutir os vários aspectos, que são por sua natureza entremeados, relativos à dinâmica populacional, ao tamanho corporal, às características ecológicas e à forma como os modelos foram construídos, discuto os principais resultados relacionados às duas questões centrais da tese que são: i) o tamanho corporal e a dinâmica de populações isoladas e a dispersão para ambientes-vertedouros e ii) o tamanho corporal e a dinâmica em sistema continente-ilha. Em cada caso vou avaliar separadamente como determinadas características (o sistema de acasalamento, a dispersão e a forma da competição) agem e por que. Também, em cada um destes casos, farei comparações sobre o que ocorre nos dois tipos de modelos utilizados aqui.

Só após esta análise vou desenvolver argumentos sobre a terceira questão importante deste trabalho que é como os aspectos incluídos aqui, acerca da história natural das espécies, podem afetar o resultado das predições dos modelos de viabilidade populacional. Por fim, apresentarei uma crítica sobre o uso e limitações destes modelos, em especial do programa VORTEX.

Dispersão em mamíferos

Como, de que forma, e em que circunstâncias ocorre a dispersão de indivíduos em uma paisagem fragmentada são questões vitais para um modelo de metapopulação. Neste tópico vou tentar estabelecer algumas ligações claras entre os processos de dispersão e a demografia de mamíferos Eutheria bem como sua ligação com outras características importantes, como razão sexual e idade.

Em primeiro lugar defino aqui dispersão, em consonância com Holekamp e Sherman (1989), como a completa e permanente emigração a partir da área de vida de um indivíduo e/ou – incluindo as observações de Berkoff (1977) – a área de vida de seus pais.

A maior parte dos estudos de dispersão em mamíferos foram feitos com pequenos mamíferos (Gaines & McClenaghan, 1980). Há dois grandes grupos de trabalhos: i) aqueles que buscam estabelecer uma relação entre a dispersão e aspectos genéticos e evolutivos, principalmente como resposta à endogamia; e ii) aqueles que buscam interpretá-lo do ponto de vista demográfico, estabelecendo quais as suas conseqüências para a dinâmica da população.

Endogamia, sistema de acasalamento e tendências na dispersão

No primeiro grupo de estudos, é comum trabalhos que demonstrem uma redução da variabilidade genética na população em função de suas taxas de dispersão (Moore & Ali, 1984; Wolff *et al.*, 1988; Loxterman *et al.*, 1998), além de uma série de estudos que tentam encontrar uma relação entre esta endogamia e a viabilidade e sobrevivência de filhotes (Margulis, 1998) e a capacidade reprodutiva de adultos (Wolff *et al.*, 1988; Margulis, 1998).

Muitos estudos também sugerem uma relação entre os aspectos mais importantes da dispersão (sexo e idade que predominantemente dispersam) e o sistema de acasalamento

(Greenwood, 1980; Dobson, 1982; Waser & Jones, 1983; Liberg & Von Schantz, 1988; Wolff, 1994).

Na maioria dos mamíferos a dispersão de é predominantemente de machos jovens (Marsupiais: Cockburn *et al.*, 1985; Rodentia Hoogland, 1982; Sherman & Morton, 1984; Verner & Getz, 1985; Caley, 1987; Johnson & Gaines, 1987; Wolff *et al.*, 1988; Holekamp & Sherman, 1989; Ims, 1989; Lambin *et al.*, 1992; Wiggett & Boag, 1992; Wolff, 1992; Lagomorpha O'Donoghue & Bergman, 1992; Carnivora Bekoff, 1977; Young & Ruff, 1982; Pusey & Packer, 1987, Primates Pope, 1992, Artiodactyla Cederlund & Sand, 1992). No caso de tigres, algumas fêmeas permanecem em áreas adjacentes à área natal, mas a principal diferença é que os machos dispersam por distâncias maiores (Smith, 1993).

Algumas revisões importantes são a de Greenwood (1980) e Dobson (1982) que sustentam a tendência de jovens machos se dispersarem em todas as ordem de mamíferos. Analisando o problema de um outro ponto de vista – a tendência a não dispersar (filopatria) em espécies solitárias – Waser e Jones (1983) encontraram também uma forte tendência à dispersão de machos.

Em espécies monógamas têm-se observado que machos e fêmeas dispersam igualmente (Dobson, 1982; Johnson & Gaines, 1987; Carter & Getz, 1993). No entanto, também é possível observar importantes exceções a esta regra como casos de dispersão predominante de fêmeas em alguns primatas (Clutton-Brock, 1989).

A explicação destes padrões, inclusive das exceções acima, está no conflito entre pais-filhos. Greenwood (1980) observa que o sistema de acasalamento mais comum é a poliginia. Neste sistema espera-se uma maior competição entre machos do que entre fêmeas, e portanto machos jovens seriam forçados a dispersar para procurar novas oportunidades de acasalamento. Dobson (1982) discute que, naqueles casos em que se observa mamíferos monógamos, a competição intra-sexual é similar e ambos os sexos devem dispersar em proporções semelhantes.

Liberg e von Schantz (1985) procuraram reunir estas visões e propor uma explicação mais completa que foi chamada a “Hipótese de Édipo”. Eles sugerem que em sistemas poligínicos e promíscuos a única maneira de machos dominantes conseguirem prioridade de acasalamento é excluirmos outros machos. Em espécies monógamas a competição potencial não deve ser grande, mesmo entre pais/filhos já que o macho tem um controle muito maior da única fêmea em estado reprodutivo dentro de seu território. As principais diferenças dos modelos de Greenwood e de Dobson são referentes às predições para espécies de aves, para os quais há também bastante controvérsia sobre a aplicabilidade da teoria (Liberg & Von Schantz, 1988).

Este mecanismo de dispersão tem sido sugerido como eficiente para evitar endogamia em populações naturais por evitar que os filhos acasalassem com suas mães. No entanto, se as fêmeas são filopátricas seria possível que machos acasalassem com suas filhas. Lieberg e von Schantz (1985) sugerem que o que impede isto é que na maior parte das espécies poligínicas e promíscuas os machos morrem antes das filhas se tornarem reprodutivamente ativas. As principais exceções a esta regra vêm de grupos de primatas (Dobson, 1982; Anderson, 1987) e de equídeos (Monard *et al.*, 1996). Essas exceções, no entanto, confirmam a teoria geral, já que nestes casos a dispersão é predominantemente de fêmeas. Clutton-Brock (1989) testou esta hipótese e encontrou que para todos os casos em que o tempo de residência do macho no grupo excedia a idade da primeira reprodução das fêmeas, estas eram o sexo que predominantemente dispersava.

Características demográficas da dispersão

No segundo conjunto de trabalhos procura-se estabelecer qual a relação entre a intensidade da dispersão e a competição entre indivíduos na população. Novamente os principais estudos estão relacionados a espécies de roedores.

Lidicker (1975) sugere que deve haver uma diferença entre as características demográficas nos dois principais tipos de dispersão em relação à flutuação da população: i) a fase de pré-saturação quando a população está crescendo e ii) a fase de saturação quando o tamanho da população está próximo da capacidade suporte. Ele sugere que na fase de pré-saturação ambos os sexos devem dispersar, o que é suportado pelos dados (Gaines & McClenaghan, 1980). Além disto, espera-se que nos momentos em que a população esteja aumentando dispersem principalmente jovens em boas condições, enquanto indivíduos em condições físicas ruins devem dispersar na época em que a população está em declínio (Lidicker, 1962) ou na fase de saturação (Lidicker, 1975).

Em todos os casos em que foi possível encontrar uma relação significativa entre dispersão e tamanho populacional esta foi positiva (Gaines & McClenaghan, 1980), indicando que a maior parte da dispersão ocorre na fase de crescimento em relação à fase de declínio. Há casos, no entanto, em que nenhuma relação significativa foi demonstrada (Verner & Getz, 1985).

O último ponto refere-se à sobrevivência daqueles que dispersam. Verner e Getz (1985) encontraram taxas de mortalidade durante a dispersão de 16,7% para *Microtus ochrogaster* e 6,7% para *M. pennsylvanicus*. Danielson e Gaines (1987) em uma série de experimentos controlados, encontraram que o sucesso na colonização da nova área é em grande parte resultado das interações com os indivíduos presentes nesta.

Em geral, a maior parte dos estudos que mediram sobrevivência de indivíduos dispersores observaram alta mortalidade (Gaines & McClenaghan, 1980; Verner & Getz, 1985). É difícil interpretar este resultado já que é esperado que indivíduos que dispersam na fase de saturação tenham menor sobrevivência que aqueles que dispersam em uma fase de pré-saturação. A dispersão na fase de saturação deve ocorrer para indivíduos cuja mortalidade na população original é tão alta que há um pequeno aumento da sobrevivência média ao dispersar (Lidicker, 1975). Como em geral, não se avalia nestes estudos de

sobrevivência em que fase estavam as populações originais, é difícil estabelecer o significado demográfico e evolutivo desta alta mortalidade.

Populações isoladas e dispersão para ambientes-vertedouro

A dinâmica de populações isoladas em espécies de diferentes tamanhos corporais é predita normalmente em função de parâmetros sintéticos (muitas vezes chamados também de “fenomenológicos”) como a taxa de intrínseca de crescimento e a capacidade suporte (May, 1976; Whittaker & Goodman, 1979; Bardi, 1983; Berryman, 1987; Taylor, A. D., 1992).

Por um lado, espera-se maiores flutuações populacionais nas espécies de menor tamanho a partir dos modelos baseados na Teoria do Caos (May, 1976, 1986; Logan & Allen, 1992; McCann & Yodzis, 1994). Tais espécies teriam taxas de crescimento populacional elevadas. Muitos autores associaram a existência de flutuações populacionais com o aumento da probabilidade de extinção local e, como consequência, com a diminuição da persistência (Milton & Bélar, 1990; McCann & Yodzis, 1994).

De um outro ponto de vista, é geralmente aceito que populações pequenas são mais facilmente tragadas pelo vórtex da extinção local seja devido à estocasticidade demográfica (Pimm *et al.*, 1988; Hanski, 1991; Hanski & Gilpin, 1991; Lande, 1993), estocasticidade ambiental (Stacey & Taper, 1992; Lande, 1993) ou depleção da variabilidade genética (Shaffer, 1981; Lande & Barrowclough, 1987; Lacy & Lindenmayer, 1995). Nesta tese apenas estou tratando de questões demográficas. Neste caso, as espécies de maior tamanho corporal mais facilmente seriam extintas por que sua capacidade suporte determina um menor tamanho populacional local.

Nos dois modelos e em todos os tipos de sistemas estudados nesta tese a probabilidade de extinção local, medida através da persistência das populações foi maior

para organismos maiores e decresceu monotonicamente com a diminuição do tamanho corporal. No entanto, também foi possível demonstrar que as populações com maiores variações populacionais são as que menos persistiram.

Este resultado têm dois aspectos importantes do ponto de vista da arquitetura dos modelos aqui discutidos. O modelo do VORTEX nunca apresentará uma dinâmica populacional caótica devido à forma com que foi construído. O fato das populações com menor tamanho corporal não extinguirem por excesso de variação populacional associado a taxas de crescimento populacional alto, pode, portanto, ser apenas um artefato decorrente da estrutura do modelo.

Sobre o comportamento do MBI as dúvidas são maiores. Em outros experimentos prévios onde os parâmetros variaram de forma menos atrelada à história de vida dos organismos estudados, pude perceber processos demográficos condizentes com aqueles preditos pelos modelos caóticos. De qualquer forma, não há na literatura algo que determine se este tipo de modelo pode ou não apresentar dinâmica caótica.

Se assumirmos que o MBI é capaz de apresentar este tipo de dinâmica, uma questão mais interessante surge. Como os parâmetros de todos estes modelos foram estimados a partir de organismos reais, a consequência lógica é que o espaço dos parâmetros deste modelo para mamíferos de 2 a 200Kg não permite grandes variações populacionais. Estas características podem ter sido selecionadas e as espécies retiveram características que impedem grandes variações populacionais. Como todos os parâmetros do MBI, apesar de revelarem características populacionais, são definidos no nível do indivíduo, nenhum processo tipo seleção de grupo precisa ser invocado para explicar estas mudanças.

No entanto, mamíferos menores podem apresentar um padrão de flutuação populacional muito mais alto, de acordo com a literatura sobre ciclos populacionais em

roedores (Krebs *et al.*, 1973; Abramsky & Tracy, 1979; Boonstra & Krebs, 1979; Akcakaya, 1992; Norrdahl & Korpimäki, 1995; Rogers & Gorman, 1995).

Maior variabilidade populacional em espécies de maior tamanho corporal encontra alguns exemplos na literatura (Lowe, 1969), mas populações relativamente estáveis entre anos podem ser observadas para as quatro espécies de tamanho corporal próximo a 200 Kg na reserva de Lake Manyara National Park na Tanzânia (Prins & Douglas-Hamilton, 1990) e para *Kobus defassa* (Artiodactyla), em Uganda. Em nenhum destes casos foi explicitamente avaliada a variabilidade das populações e dados comparativos de flutuações a longo prazo são raros ou apenas disponíveis para algumas espécies mais ameaçadas em parques nacionais da África e da América do Norte.

O efeito dos dois tipos de competição (uniforme e normal) sobre as populações pode ser demonstrado para a persistência e a biomassa do mamífero de 200 Kg. O aumento de persistência e abundância sob distribuição uniforme deve revelar que esta forma de competição é menos severa. No entanto, esta é com certeza a forma menos realista de modelar a competição. Em geral, tem-se demonstrado a prevalência da competição assimétrica com vários distintos efeitos ecológicos e evolutivos (Morris, 1987; Bonaventura *et al.*, 1992; Dempster *et al.*, 1992). Assim, espero que os resultados mais aplicáveis deste modelo correspondam ao da distribuição normal.

A maior biomassa sobre distribuição uniforme da competição é resultado direto da maior abundância atingida sob este modelo. É possível que, devido ao tamanho dos intervalos de tempo do modelo, isto gere um desequilíbrio que mantenha às vezes um tamanho populacional e uma biomassa superiores à capacidade suporte.

Por outro lado o tipo de “seleção” que a competição com distribuição normal gera poderia levar a modificações evolutivas no tamanho corporal da espécie privilegiando indivíduos maiores. Alguns desses aspectos evolutivos são facilmente introduzidos no modelo aqui construído. Esta vantagem ainda não foi explorada na maioria das aplicações

de modelos baseados em indivíduos e acredito que será a grande razão de manter informações individuais na análise da dinâmica de populações. No entanto, como será discutido mais a frente, os custos de tempo de operação no programa são altos, mas solucionáveis.

A dispersão para ambientes-vertedouros teve como resultado a diminuição da variabilidade das populações em todos os experimentos sob MBI. Esta estabilização nas populações é resultado da eliminação do excesso de indivíduos no habitat-fonte que pode aumentar a variabilidade da população caso as relações densidade-dependente sejam fortes.

Uma predição possível é de que em populações sujeitas a grandes flutuações populacionais a dispersão em baixas quantidades a ambientes vertedouros deveria “suavizar” a dinâmica destas populações e contribuir para aumentar a sua persistência. No entanto, não pude demonstrar efeitos muito fortes na persistência, o que pode representar novamente que estes efeitos não ocorreriam para mamíferos reais cujos parâmetros populacionais se distribuem no espaço daqueles avaliados no modelo.

A grande diferença que surge com a inclusão da dispersão para vertedouros é um efeito mais forte da poliginia, principalmente sob competição uniforme. A maior persistência com um maior número de fêmeas ocorre em espécies maiores que mantêm um tamanho populacional baixo e no qual em alguns momentos o acaso pode levar a restar na população apenas um indivíduo macho, mesmo que o número de fêmeas seja maior. Espécies monogâmicas podem ter dificuldade de voltar a aumentar seu tamanho populacional enquanto nas espécies poligínicas o máximo do potencial de produção de filhotes será aproveitado.

As mesmas simulações no VORTEX não demonstraram nenhum efeito positivo da dispersão para vertedouros. Não ocorreu uma estabilização das populações nem um aumento da persistência. O único efeito comum foi a maior persistência das populações

poligínicas e o fato de que em todos os casos as mudanças só podem ser percebidas para a espécie de maior tamanho corporal.

Dispersão no sistema continente-ilha

A análise das populações nos continentes revelou os mesmos padrões gerais das populações isoladas nas fontes dos sistema fonte-vertedouro. A dificuldade de determinar um efeito da poliginia ou do tipo de competição quando a dispersão é de 5% deve ser resultado do fluxo e da variação na estrutura da população que ele causa.

Os aspectos interessantes do modelo estão aqui principalmente relacionados às ilhas. A persistência decaiu com o tamanho corporal e com as taxas de dispersão. No entanto, os padrões de relação entre abundância-tamanho corporal-biomassa não foram mantidos. As populações de mamíferos de 200 Kg nas ilhas foram sempre maiores que o esperado e, como consequência, a biomassa foi muito acima da capacidade suporte. Isto revela um desequilíbrio populacional mantido pela contínua imigração a partir do continente.

O intenso fluxo entre continente-ilhas pode manter populações maiores e com maior estabilidade nas ilhas. É preciso considerar que para mamíferos de 200 Kg, as ilhas eram na verdade vertedouros, cuja capacidade suporte não permitia manter uma população estável. No entanto, o modelo prediz a presença destas espécies de forma transitória em locais como este desde que o continente mantenha populações maiores.

As variações populacionais nas espécies de 20 e 200 Kg foram altas, em torno de 60% do tamanho populacional. Em todos os casos em que a persistência foi menor que 100 as persistências estiveram próximo deste valor. No entanto menores persistências não estiveram associadas a maiores flutuações acima deste limite.

O modelo do VORTEX e do MBI diferiram sobremaneira nos resultados referentes ao modelo continente-ilha. Novamente, o MBI sugere persistências menores no continente que as preditas pelo VORTEX, mas a sobrevivência nas ilhas é menor no VORTEX. O aumento da dispersão diminuiu a persistência no continente pelo modelo do VORTEX e nenhum desequilíbrio populacional foi observado no modelo do VORTEX que pudesse ser comparado ao descrito acima para o MBI. No entanto, os dois modelos predizem que as populações de mamíferos de 2 Kg teriam a persistência máxima nas ilhas.

Considerações finais

Nenhuma discussão razoável sobre o valor preditivo de modelos de viabilidade populacional pode partir de outro ponto que não a comparação de suas predições com o observado na natureza. Esta é, no entanto, uma tarefa ainda não empreendida na escala apropriada para a maioria dos problemas de conservação atuais. Para realmente testar estes modelos é preciso uma séria temporal relativamente longa, o que é raro tanto pelas dificuldades intrínsecas de estimar o tamanho populacional em uma escala regional de fragmentos por um intervalo grande tempo, quanto pela urgência na tomada de decisões sobre espécies em risco de extinção.

Ressalto aqui a observação de Caughley e Gunn (1996) de que o grande problema da biologia conservacionista é que os cientistas se dedicam a seu estudo, mas descartam sua ciência na hora das ações práticas, o que é irracional. As limitações e dificuldades de teste destes modelos não podem ser descartadas, levando à sua aprovação acrítica.

No entanto, esta tese apresenta uma série de predições que podem ser testadas, mesmo em escalas de tempo mais curtas ou mesmo “fotografias” das características de uma metapopulação observada na natureza. Dentre estas predições destaco:

- a) a existência de habitats vertedouros próximos a áreas protegidas pode diminuir a persistência, mas apenas para a espécie de maior tamanho corporal;
- b) A forma da competição intra-específica pode afetar a persistência das populações, mas apenas da espécie de maior tamanho corporal;
- c) Espécies onde a competição intra-específica é mais assimétrica, pode apresentar maior persistência em comparação com aquelas nas quais esta é mais uniforme;
- d) Fragmentos de matas próximos a reservas podem atingir populações acima da capacidade suporte, e até mesmo mantê-las por algum tempo. Estas populações estarão, no entanto, em claro desequilíbrio o que poderá ser identificado pelos valores do coeficiente de variação da abundância em um intervalo temporal mais longo;
- e) O sistema de acasalamento não afeta a persistência da população.

Esta lista representa apenas algumas predições possíveis. No entanto, como não apresento aqui dados para testá-las, quero apenas ressaltar o que é esperado de um modelo. Por outro lado, pretendo aqui me concentrar no uso mais heurístico deste modelo, como gerador de novos conceitos e como guia para algumas atividades do biólogo conservacionista interessado em, através do conhecimento da biologia destas espécies, contribuir para sua preservação.

Para isto, as comparações entre o MBI e o VORTEX podem indicar que tipo de informação de campo precisa ser coletada e que novos aspectos precisam ser melhor conhecidos das populações naturais para que estes modelos possam servir para determinar ações voltadas à conservação de espécies na natureza.

Considero que o ponto mais fraco e questionável no uso do VORTEX é a sua pequena margem para análise das informações sobre sobrevivência. Dividindo os indivíduos apenas em jovens e adultos se encobre uma parte muito grande da variação na sobrevivência

dos indivíduos e que pode ser observada no Capítulo 1. É difícil discutir os efeitos quando tratamos de modelos com tanta complexidade como o MBI, no entanto, me parece que o principal fator levando a valores menores de persistência predita neste modelo está na incorporação de informações mais detalhadas sobre a curva de sobrevivência.

A curva de sobrevivência deve ser um ponto crucial, de muita sensibilidade destes modelos. Como chamei a atenção no Capítulo 1, esta é também uma das características mais variáveis e menos conhecidas para mamíferos na América do Sul. A recomendação mais importante, que surge dessas análises, é que os mastozoológicos e ecólogos voltados ao estudo das populações naturais concentrem seus esforços nos estudos que permitem apresentar uma tabela de vida dessas espécies. Não encontrei nenhum estudo com informações que permitissem a confecção de uma tabela de vida para mamíferos no Brasil, apesar de reconhecer que as informações coletadas de roedores por métodos de marcação-recaptura podem permitir análises valiosas da sobrevivência de espécies. Apesar da grande quantidade de estudos utilizando este tipo de metodologia, esta abordagem não é normalmente procedida. Uma razão possível é baixa recaptura de indivíduos.

Nenhum modelo de viabilidade populacional baseado em indivíduos tem validade para seus objetivos se seus parâmetros não representarem acuradamente as populações alvo. Neste sentido, considero que um esforço organizado no sentido de estimar curvas de sobrevivência de populações ameaçadas deve ser uma prioridade nas ações conservacionistas, principalmente porque as curvas de sobrevivência podem ser afetadas por condições locais, variando dentro da área de distribuição da espécie.

Outros parâmetros como a fecundidade, a longevidade, a idade de maturação sexual são muito melhor conhecidos ou apresentam grande estabilidade filogenética podendo acuradamente ser estimados por congêneres melhor conhecidos. Mesmo assim, a deficiência de dados sobre estes parâmetros para espécies brasileiras é patente.

O uso de um MBI ao invés do VORTEX inclui outras vantagens não facilmente inferidas a partir do sistema analisado nesta tese. Características especiais da espécie como hábitos de migração, variação de comportamento durante o ano, e outros, podem ser facilmente incluídos em um MBI que contenha a estrutura básica apresentada aqui (ver Apêndice II). Esta flexibilidade permite avaliar melhor o que pode ocorrer com a espécie e informar com maior precisão as características do ambiente onde atualmente a espécie ocorre.

O grande defeito do MBI analisado nesta tese é o tempo de operação. Os dois modelos têm tempos de simulação diretamente relacionados ao número máximo de indivíduos nas populações e ao número de populações. No entanto, enquanto para organismos de 2 Kg (que tiveram o máximo de número de indivíduos) o VORTEX demora minutos para concluir as operações o MBI desta tese chegou a demorar 62 horas de simulação em um computador Pentium II, MMX 366.. Isto não deve ser considerado um empecilho para o uso deste modelo já que sua construção para esta tese privilegiou a acurácia dos resultados ao tempo de programação e um programador experiente poderá produzir um sistema mais rápido.

Que modelo apresenta as predições mais acuradas? O único critério válido para responder esta questão é comparar suas predições em um exemplo real, com a persistência realmente observada. Isto significa ter réplicas de um sistema de populações e estimar sua persistência em campo e nos dois modelos. É fácil concluir que isto dificilmente poderá ser feito em campo e esta é a principal fraqueza conceitual dos modelos de viabilidade populacional. Sem um teste apropriado no campo suas predições podem cair em um espaço vago ocupado pelos “palpites”.

Acredito que há duas maneiras de encarar este problema. Primeiro, se bem que difícil, o teste de campo para os modelos está longe de ser impossível e tentativas de comparar as suas predições como observado devem ser feitas. Sugiro que testes com

organismos menores e vivendo em sistemas de pequenas dimensões (como muitos pequenos mamíferos) devem ser uma prioridade.

A outra solução está exatamente na forma de encarar o modelo. Considerado como um possível resultado de muitos possíveis e como um suporte para decisões, estes modelos podem trazer mais realismo às discussões sobre o manejo de reservas e revelar alguns aspectos pouco visíveis da dinâmica destas populações. Neste aspecto, o MBI deve ser largamente preferido a modelos como o VORTEX por permitir a inclusão de novas propriedades e por sua flexibilidade.

A popularidade de modelos tipo VORTEX vem de sua relativa facilidade de uso (Boyce, 1992). Minha proposta acima vai exatamente no caminho oposto, já que a flexibilidade do MBI em discussões práticas sobre conservação exigirá pesquisadores treinados e programadores eficientes trabalhando em conjunto sobre um sistema complexo, mas acredito que o cuidado e a profundidade com que as questões podem ali ser tratadas ultrapassam suas desvantagens.

CONCLUSÕES

As conclusões finais são as seguintes:

- As principais características bionômicas, importantes para determinar a dinâmica da população de mamíferos, apresentam fortes relações alométricas.
- Não há evidências de uma inclinação comum para a relação dessas características com o tamanho corporal.
- Primates e Chiroptera não seguem o mesmo modelo alométrico que as outras ordens de mamíferos eutérios.
- As curvas de sobrevivência de mamíferos eutérios se ajustaram bem a um modelo com uma fase inicial de mortalidade linear e depois exponencial. Em média a mortalidade inicial estimada por este modelo foi de 50%.
- Nenhum modelo alométrico pode ser demonstrado para os parâmetros das curvas de sobrevivência ajustadas, sendo possível demonstrar um grande efeito do ambiente nas poucas espécies com mais de uma amostra independente.
- As principais predições do modelo baseado no indivíduo (MBI), após as análises da dinâmica de espécies de 2, 20 e 200 Kg em sistemas “continente-ilha” e “fonte-vertedouro”, foram:
 - a) a existência de habitats vertedouros próximos a áreas protegidas pode diminuir a persistência, mas apenas para a espécie de maior tamanho corporal;
 - b) A forma da competição intra-específica pode afetar a persistência das populações, mas apenas da espécie de maior tamanho corporal;

- c) Espécies onde a competição intra-específica é mais assimétrica, pode apresentar maior persistência em comparação com aquelas nas quais esta é mais uniforme;
 - d) Fragmentos de matas próximos a reservas podem atingir populações acima da capacidade suporte, e até mesmo mantê-las por algum tempo. Estas populações estarão, no entanto, em claro desequilíbrio o que poderá ser identificado pelos valores do coeficiente de variação da abundância em um intervalo temporal mais longo;
 - e) O sistema de acasalamento não afeta a persistência da população.
- As análises sob o modelo VORTEX revelaram discrepâncias em relação ao MBI, e limitações nos tipos de dados e no detalhamento das informações necessárias para o modelo. O MBI pode tratar informação mais detalhada que o VORTEX não permite analisar.
 - As maiores limitações do emprego do MBI para populações de mamíferos brasileiros ameaçados de extinção é a falta de estudos que incluem análises de tabelas de vida para estas espécies. Como as curvas de sobrevivência devem ser consideradas um dos pontos mais sensíveis destes modelos, informações mais detalhadas sobre a história de vida e dados de tabela de vida destas espécies são imprescindíveis para previsões sobre a persistência destas espécies em ambientes fragmentados.

LITERATURA CITADA

- ABDALLA, H. O., FOX, D. G. & THONNEY, M. L. 1988. Compensatory gain by Holstein calves after underfeeding protein. **Journal of Animal Science**, 66:2687-2695.
- ABRAMSKY, Z. & TRACY, C. R. 1979. Population biology of a "noncycling" population of prairie voles and a hypothesis on the role of migration in regulating microtine cycles. **Ecology**, 60(2):349-361.
- ADLER, G. H. 1998. Impacts of resource abundance on populations of tropical forest rodent. **Ecology**, 79(1):242-254.
- AGRELL, J., ERLINGE, S., NELSON, J. & SANDELL, M. 1992. Body weight and population dynamics: cyclic demography in a noncyclic population of the field vole (*Myocrotus agrestis*). **Canadian Journal of Zoology**, 70:494-501.
- AKCAKAYA, H. R. 1992. Population cycles of mammals - evidence for a ratio-dependent predation hypothesis. **Ecological Monographs**, 62(1):119-142.
- AKCAKAYA, H. R. & FERSON, S. 1990. **Ramas/space: Spatially Structured Population Models for Conservation Biology**. Applied Biomathematics, New York. 114p.
- ANDERSON, C. M. 1987. Female transfer in baboons. **American Journal of Physical Anthropology**, 73:241-250.
- ARMBRUSTER, P. & LANDE, R. 1993. A population viability analysis for african elephant (*Loxodonta africana*) - how big should reserves be. **Conservation Biology**, 7(3):602-610.
- BARDI, M. 1983. An equation of growth of a single species with realistic dependence on crowding and seasonal factors. **Journal of Mathematical Biology**, 17:33-43.
- BARRETT, M. W. 1982. Distribution, behaviour, and mortality of pronghorns during a severe winter in Alberta. **Journal of Wildlife Management**, 46(4):991-1002.
- BEKOFF, M. 1977. Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioural phenotypes. **The American Naturalist**, 111:715-732.
- BEKOFF, M., DIAMOND, J. & MITTON, J. B. 1981. Life-history patterns and sociality in Canids: body size, reproduction, and behavior. **Oecologia (Berlin)**, 50:386-390.
- BENGTTSSON, J. 1989. Interspecific competition increases local extinction rate in a metapopulation system. **Nature**, 340:713-715.
- . 1991. Interspecific competition in metapopulations. **Biological Journal of the Linnean Society**, 42:219-237.
- BERRIGAN, D., CHARNOV, E. L., PURVIS, A. & HARVEY, P. H. 1993. Phylogenetic contrasts and the evolution of mammalian life histories. **Evolutionary Ecology**, 7:270-278.
- BERRYMAN, A. A. 1987. The theory and classification of outbreaks. pp. 3-30 *In* P., Barbosa & J. C., Schultz, Eds. **Insect Outbreaks**. 1ª Edição. Academic Press, Inc. (London) Ltd., San Diego.

- BLACKBURN, T. M. 1994. Body size and density: the limits to biomass and energy use. *Oikos*, **69**(2):336-339.
- BLACKBURN, T. M. & LAWTON, J. H. 1994. Population abundance and body size in animal assemblages. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London [Biology]*, **343**:33-39.
- BLACKBURN, T. M., LAWTON, J. H. & PERRY, J. N. 1992. A method of estimating the slope of upper bounds of plots of body size and abundance in natural animal assemblages. *Oikos*, **65**(1):107-112.
- BLACKBURN, T. M., BROWN, V. K., DOUBE, B. M., GREENWOOD, J. J. D., LAWTON, J. H. & STORK, N. E. 1993a. The relationship between abundance and body size in natural animal assemblages. *Journal of Animal Ecology*, **62**(3):519-528.
- BLACKBURN, T. M., LAWTON, J. H. & PIMM, S. L. 1993b. Non-metabolic explanations for the relationship between body size and animal abundance. *Journal of Animal Ecology*, **62**(4):694-702.
- BOER, A. H. 1988. Mortality rates of moose in New Brunswick: A life table analysis. *Journal of Wildlife Management*, **52**:21-25.
- BONAVENTURA, S. M., KRAVETZ, F. O. & SUAREZ, O. V. 1992. The relationship between food availability, space use and territoriality in *Akodon azarae* (Rodentia, Cricetidae). *Mammalia*, **56**(3):407-416.
- BOONSTRA, R. & KREBS, C. J. 1979. Viability of large- and small-sized adults in fluctuating vole populations. *Ecology*, **60**(3):567-573.
- BOYCE, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**:481-506.
- BROWN, J. H. & KODRIC-BROWN, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, **58**:445-449.
- BROWN, J. H., MARQUET, P. A. & TAPER, M. L. 1993. Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *The American Naturalist*, **142**(4):573-584.
- CALEY, M. J. 1987. Dispersal and inbreeding avoidance in muskrats. *Animal Behaviour*, **35**:1225-1233.
- CARTER, C. S. & GETZ, L. L. 1993. Monogamy and the prairie vole. *Scientific American*, :70-76.
- CASE, T. J. 1978. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *The Quarterly Review of Biology*, **53**:243-282.
- . 1991. Invasion resistance, species build-up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**(1-2):239-266.
- CASWELL, H. & COHEN, J. E. 1991. Disturbance, interspecific interactions and diversity in metapopulations. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**(1-2):193-218.
- CAUGHLEY, G. 1966. Mortality patterns in mammals. *Ecology*, **34**(6):906-918.
- CAUGHLEY, G. & GUNN, A. 1996. *Conservation Biology in Theory and Practice*. Blackwell Science, Inc., Cambridge, Massachusetts. 459p..

- CEDERLUND, G. N. & SAND, H. K. G. 1992. Dispersal of subadult Moose (*Alces alces*) in a nonmigratory population. **Canadian Journal of Zoology**, 70:1309-1314.
- CHARNOV, E. L. 1991. Evolution of life history variation among female mammals. **Proceedings of National Academy of Sciences of USA**, 88:1134-1137.
- CHARNOV, E. L. & BERRIGAN, D. 1993. Why do female primates have such long lifespans and so few babies? or life in the slow lane. **Evolutionary Anthropology**, -:191-194.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1989. Female transfer and inbreeding avoidance in social mammals. **Nature**, 337:70-72.
- COCKBURN, A., SCOTT, M. P. & SCOTTS, D. J. 1985. Inbreeding avoidance and male-biased natal dispersal in *Anthechinus* sp (Marsupialia: Dasyuridae). **Animal Behaviour**, 33:908-915.
- CORTES-ORTIZ, L., RODRIGUES-LUNA, E. & MILLER, P. 1996. Analisis de viabilidad de poblaciones y de habitat para *Alouatta palliata mexicana*. **Neotropical Primates**, 4:134-142.
- COTGREAVE, P. & STOCKLEY, P. 1994. Body size, insectivory and abundance in assemblages of small mammals. **Oikos**, 71(1):89-96.
- CRAWSHAW, P. G. & QUIGLEY, H. B. 1991. Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. **Journal of Zoology**, 223:357-370.
- CURRIE, D. J. 1993. What shape is the relationship between body size and population density. **Oikos**, 66(2):353-358.
- DAMUTH, J. 1981. Population density and body size in mammals. **Nature**, 290:699-700.
- . 1987. Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the independence of body mass and population energy use. **Biological Journal of the Linnean Society**, 31:193-246.
- DANIELSON, B. J. 1992. Habitat selection, interspecific interactions and landscape composition. **Evolutionary Ecology**, 6:399-411.
- DANIELSON, B. J. & GAINES, M. S. 1987. The influences of conspecific and heterospecific residents on colonization. **Ecology**, 68(6):1778-1784.
- DEANGELIS, D. L. 1988. Strategies and difficulties of applying models to aquatic populations and food webs. **Ecological Modelling**, 43:57-73.
- DE ANGELIS, L. & GROSS, L. J. (Eds.). 1992. **Individual-Based Models and approaches in Ecology: Populations, Communities and Ecosystems**. Chapman and Hall, NY. 525p.
- DEEVEY, E. S. 1947. Life tables for natural populations of animals. **The Quarterly Review of Biology**, 22:283-314.
- DEMPSTER, E. R., DEMPSTER, R. & PERRIN, M. R. 1992. A comparative study of the behaviour of 6 taxa of male and female gerbils (Rodentia) in intraspecific and interspecific encounters. **Ethology**, 91:25-45.
- DHONDT, A. A., KEMPENAERS, B. & ADRIAENSEN, F. 1992. Density-dependent clutch size caused by habitat heterogeneity. **Journal of Animal Ecology**, 61(3):643-648.

- DOBSON, F. S. 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. **Animal Behaviour**, **30**:1183-1192.
- DOBSON, F. S. & MURIE, J. O. 1987. Interpretation of intraespecific life history patterns: evidence from Columbian ground squirrels. **The American Naturalist**, **129**:382-397.
- DUNBRACK, R. L. & RAMSAY, M. A. 1993. The allometry of mammalian adaptations to seasonal environments: a critique of the fasting endurance hypothesis. **Oikos**, **66**(2):336-342.
- DUNNING, J. B., Jr., DANIELSON, B. J., NOON, B. R., LAMBERSON, R. H. & STEVENS, E. E. 1995. Spatially explicit population models: current forms and future uses. **Ecological Applications**, **5**(1):3-11.
- DUVICK, D. N. 1990. The new biology: A union of ecology and molecular biology. **Choices**, :4-7.
- DYTHAM, C. 1995. Competitive coexistence and empty patches in spatially explicit metapopulation models. **Journal of Animal Ecology**, **64**:145-146.
- ELGAR, M. A. & HARVEY, P. H. 1987. Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology. **Functional Ecology**, **1**:25-36.
- ELGAR, M. A., PAGEL, M. D. & HARVEY, P. H. 1988. Sleep in mammals. **Animal Behaviour**, **36**:1407-1419.
- FAHRIG, L. & PALOHEIMO, J. 1988. Effect of spatial arrangement of habitat patches on local population size. **Ecology**, **69**:468-475.
- FERNANDEZ, F. A. S. 1997. Efeitos da fragmentação de ecossistemas: a situação das unidades de conservação. pp. 20-36 *In Anais Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação.*, Rio De Janeiro.
- FESTA-BIANCHET, M. & KING, W. J. 1991. Effects of litter size and population dynamics on juvenile and maternal survival in Columbian ground squirrels. **Journal of Animal Ecology**, **60**:1077-1090.
- FOX, D. G., JOHNSON, R. R., PRESTON, R. L. & DOCKERTYM, T. R. 1972. Protein and energy utilization during compensatory growth in beef cattle. **Journal of Animal Science**, **34**:310.
- FOX, D. G., SNIFFEN, C. J. & O'CONNOR, J. D. 1988. Adjusting nutrient requirements of beef cattle for animal and environmental variations. **Journal of Animal Science**, **66**:1475-1495.
- FRANCISCO, A. L., MAGNUSSON, W. E. & SANAIOTTI, T. M. 1995. Variation in growth and reproduction of *Bolomys lasiurus* (Rodentia: Muridae) in an Amazonian savana. **Journal of Tropical Ecology**, **11**:419-428.
- FRANK, S. A. & SLATKIN, M. 1992. Fisher's fundamental theorem of natural selection. **Trends in Ecology & Evolution**, **7**(3):92-95.
- GAILLARD, J. M., SEMPÉRÉ, A. J., BOUTIN, J. M., LAERE, G. V. & BOISAUBERT, B. 1992. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). **Canadian Journal of Zoology**, **70**:1541-1545.
- GAILLARD, J. M., ALLAINE, D., PONTIER, D., YOCOZ, N. G. & PROMISLOW, D. E. L. 1994. Senescence in natural populations of mammals: a reanalysis. **Evolution**, **48**(2):509-516.

- GAINES, M. S. & McCLENAGHAN, L. R., Jr. 1980. Dispersal in small mammals. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 11:163-196.
- GITTLEMAN, J. L. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. **American Zoologist**, 28:863-875.
- GOSLING, L. M. 1986. Selective abortion of entire litters in the coypu: adaptive control of offspring production in relation to quality and sex. **The American Naturalist**, 127:777-795.
- GOTELLI, N. J. 1991. Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. **The American Naturalist**, 138:768-776.
- GOULD, S. J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, 41:587-640.
- GRANT, W. E., FRENCH, N. R. & SWIFT, D. M. 1977. Response of a small mammal community to water and nitrogen treatments in a shortgrass prairie ecosystem. **Journal of Mammalogy**, 58:637-562.
- GREENWOOD, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. **Animal Behaviour**, 28:1140-1162.
- GRENOT, C. J. 1991. Eco-ethology and eco-physiology of desert Ungulates of Africa and the Middle East. **Ungulates**, :335-338.
- GRIFFITHS, D. 1992. Size, abundance, and energy use in communities. **Journal of Animal Ecology**, 61(1):307-315.
- HALL, C. A. S. 1988a. An assessment of several of the historically most influential models use in ecology and of the data provided in their support. **Ecological Modelling**, 43:5-31.
- . 1988b. What constitutes a good model and by whose criteria. **Ecological Modelling**, 43:125-127.
- HALL, C. A. S. & DEANGELIS, D. L. 1985. Models in Ecology: paradigms found or paradigms lost? **Bulletin of the Ecological Society of America**, 66:339-346.
- HANSKI, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core satellite species hypothesis. **Oikos**, 38:210-221.
- . 1983. Coexistence of competitors in a patchy environment. **Ecology**, 64:493-500.
- . 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. **Biological Journal of the Linnean Society**, 42:17-38.
- HANSKI, I. & GILPIN, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. **Biological Journal of the Linnean Society**, 42(1-2):3-16.
- HARESTAD, A. S. & BUNNELL, F. L. 1979. Home range and body weight - A reevaluation. **Ecology**, 60(2):389-402.
- HARRISON, S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. **Biological Journal of the Linnean Society**, 42:73-88.
- HARRISON, S., THOMAS, C. D. & LEWINSOHN, T. M. 1995. Testing a metapopulation model of coexistence in the insect community on ragwort (*Senecio jacobaea*). **The American Naturalist**, 145(4):546-562.

- HARVEY, P. H. & PAGEL, M. D. 1991. **The Comparative Method in Evolutionary Biology**. Oxford University Press, Oxford, UK. 204p.
- HASTINGS, A. 1991. Structured models of metapopulation dynamics. **Biological Journal of the Linnean Society**, **42**:57-71.
- HAYES, D. B., BRODZIAK, J. K. T. & O'GORMAN, J. B. 1995. Efficiency and bias of estimators and sampling designs for determining length-weight relationship of fish. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, **52**:84-92.
- HENRY, O. 1994. Saisons de reproduction chez trois Rongeurs et un Artiodactyle en Guyane française, en fonction des facteurs du milieu et de l'alimentation. **Mammalia**, **58**(2):183-200.
- HESS, G. 1996. Disease in metapopulation models: implications for conservation. **Ecology**, **77**(5):1617-1632.
- HOLEKAMP, K. E. & SHERMAN, P. W. 1989. Why male ground squirrels disperse. **American Scientist**, **77**:232-239.
- HOLT, R. D. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. pp. 77-88 *In* R. E., Ricklefs & D., Schluter, Eds. **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**. 1ª Edição. The University of Chicago Press, Chicago.
- HOLYOAK, M. & LAWLER, S. P. 1996. Persistence of an extinction-prone predator-prey interaction through metapopulation. **Ecology**, **77**(6):1867-1879.
- HOOGLAND, J. L. 1982. Prairie dogs avoid extreme inbreeding. **Science**, **215**:1639-1641.
- HUFFAKER, C. B. 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. **Hilgardia**, **27**:343-383.
- HUSTON, M., DEANGELIS, D. & POST, W. 1988. New computer models unify ecological theory. Computer simulations show that many ecological patterns can be explained by interactions among individual organisms. **BioScience**, **38**(10):682-691.
- HUTCHINSON, G. E. 1981. **Introducción a la Ecología de Poblaciones**. Blume Ecologia, Barcelona. 492p.
- IMS, R. A. 1989. Kinship and origin effects on dispersal and space sharing in *Clethrionomys rufocanus*. **Ecology**, **70**(3):607-616.
- JOHNSON, M. L. & GAINES, M. S. 1987. The selective basis for dispersal of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. **Ecology**, **68**(3):684-694.
- JORGENSEN, J. T., FESTA-BIANCHET, M., GAILLARD, J. M. & WISHART, W. D. 1997. Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. **Ecology**, **78**(4):1019-1032.
- KENAGY, G. J. & BARTHOLOMEW, G. A. 1985. Seasonal reproductive patterns in five coexisting California desert rodent species. **Ecological Monographs**, **55**(4):371-397.
- KINGSLAND, S. 1982. The refractory model: the logistic curve and the history of population ecology. **The Quarterly Review of Biology**, **57**:29-52.

- KORPIMAKI, E., NORRDAHL, K. & VALKAMA, J. 1994. Reproductive investment under fluctuating predation risk: microtine rodents and small mustelids. **Evolutionary Ecology**, 8:357-368.
- KREBS, C. J., GAINES, M. S., KELLER, B. L., MYERS, J. H. & TAMARIN, R. H. 1973. Population cycles in small rodents. **Science**, 179:35-41.
- KULASEKERA, K. B. & TONKYN, D. W. 1992. A new discrete distribution, with applications to survival, dispersal and dispersion. **Communications in Statistical Simulation**, 21(2):499-518.
- LACY, R. C. 1993. VORTEX - a computer simulation model for population viability analysis. **Wildlife Research**, 20:45-65.
- . 1994. Primate population viability analysis symposium. **Primate Conservation**, 14-15:25-32.
- LACY, R. C. & LINDENMAYER, D. B. 1995. A simulation study of the impacts of population subdivision on the mountain brushtail possum *trichosurus caninus ogilby* (phalangeridae: marsupialia) in south-eastern australia .2. loss of genetic variation within and between subpopulations. **Biological Conservation**, 73:131-142.
- LAMBIN, X., KREBS, C. J. & SCOTT, B. 1992. Spacing system of the tundra vole (*Microtus oeconomus*) during the breeding season in Canada's western Arctic. **Canadian Journal of Zoology**, 70:2068-2072.
- LAMONT, B. B., KLINKHAMER, P. G. L. & WITKOWSKI, E. T. F. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Bankisia goodii* - a demonstration of the Allee effect. **Oecologia (Berlin)**, 94:446-450.
- LANDE, R. 1993. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. **The American Naturalist**, 142(6):911-927.
- LANDE, R. & BARROWCLOUGH, G. F. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. pp. 87-123 *In* M. E., Soulé, Ed. **Viable populations for conservation**. 1ª Edição. Cambridge University Press, Cambridge, U. K.
- LAWTON, J. H. 1989. What is the relationship between population density and body size in animals? **Oikos**, 55:429-434.
- LEIRS, H., VERHAGEN, R. & VEHEYEN, W. 1994. The basis of reproductive seasonality in *Mastomys* rats (Rodentia: Muridae) in Tanzania. **Journal of Tropical Ecology**, 10:55-66.
- LEVINS, R. 1968. **Evolution in Changing Environments - some theoretical explorations**. Princeton University Press, Princeton. 120p.
- LEVINS, R. A. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. **Bulletin of the Entomological Society of America**, 15:237-240.
- LIBERG, O. & SCHANTZ, T. V. 1985. Sex-biased philopatry and dispersal in birds and mammals: the oedipus hypothesis. **The American Naturalist**, 126:129-135.
- LIBERG, O. & VON SCHANTZ, T. 1988. The oedipus hypothesis: a reply to Marks and Redmond. **The American Naturalist**, 132(1):155-158.
- LIDICKER, W. Z., Jr. 1962. Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity. **The American Naturalist**, 96:29-33.

- . 1975. The role of dispersal in the demography of small mammal populations. pp. 103-128 *In* K., Petrusciewicz, F. B., Golley & L., Ryszkowski, Eds. **Small Mammals: their Productivity and Population Dynamics**. Cambridge University Press, New York-London.
- LINDENMAYER, D. B. & LACY, R. C. 1995. Metapopulation viability of arboreal marsupials in fragmented old-growth forests: Comparison among species. **Ecological Applications**, 5(1):183-199.
- LINDENMAYER, D. B., BURGMAN, M. A., AKÇAKAYA, H. R., LACY, R. C. & POSSINGHAM, H. P. 1995. A review of the generic computer programs ALEX, RAMAS / space and VORTEX for modelling the viability of wildlife metapopulations. **Ecological Modelling**, 82:161-174.
- LINDSTEDT, S. L. & BOYCE, M. S. 1985. Seasonality, fasting endurance and, body size in mammals. **The American Naturalist**, 125(2):873-878.
- LINDSTEDT, S. L. & CALDER, W. A. 1981. III. Body size, physiological time, and longevity of homeothermic animals. **The Quarterly Review of Biology**, 56:1-16.
- LOGAN, J. A. & ALLEN, J. C. 1992. Nonlinear dynamics and chaos in insect populations. **Annual Review of Entomology**, 37:455-477.
- LOWE, V. P. W. 1969. Population dynamics of the red deer (*Cervus elaphus* L.) on Rhum. **Journal of Animal Ecology**, 38(2):425-458.
- LOXTERMAN, J. L., MONCRIEF, N. D., DUESER, R. D., CARLSON, C. R. & PAGELS, J. F. 1998. Dispersal abilities and genetic population structure of insular and mainland *Oryzomys palustris* and *Peromyscus leucopus*. **Journal of Mammalogy**, 79(1):66-77.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. 1967. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton University Press, Princeton. 203p.
- MARGULIS, S. W. 1998. Differential effects of inbreeding at juvenile and adult life-history stages in *Peromyscus polionotus*. **Journal of Mammalogy**, 79(1):326-336.
- MAY, R. M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. pp. 81-120 *In* M. L., Cody & J. M., Diamond, Eds. **Ecology and Evolution of Communities**. 1ª Edição. Harvard University Press, Cambridge.
- . 1976. Models for single populations. *In* R. M., May, Ed. **Theoretical ecology: principles and applications**. W.B. Saunders, Philadelphia.
- . 1986. The croonian lecture, 1985. When two and two do not make four: nonlinear phenomena in ecology. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B**, 228:241-266.
- MAY, R. M. & NOWAK, M. A. 1994. Superinfection, metapopulation dynamics, and the evolution of diversity. **Journal of Theoretical Biology**, 170:95-114.
- MCCANN, K. & YODZIS, P. 1994. Nonlinear dynamics and population disappearances. **The American Naturalist**, 144(5):873-879.
- M McNAB, B. K. 1988. Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. **The Quarterly Review of Biology**, 63:25-63.

- MIHOK, S. & BOONSTRA, R. 1992. Breeding performance in captivity of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) from decline- and increase phase populations. **Canadian Journal of Zoology**, **70**:1561-1566.
- MILLAR, J. S. 1977. Adaptive features of mammalian reproduction. **Evolution**, **31**:370-386.
- MILLS, J. N., ELLIS, B. A., CHILDS, J. E., MAIZTEGUI, J. I. & CASTROVAZQUEZ, A. 1992. Seasonal changes in mass and reproductive condition of the corn mouse (*Calomys musculinus*) on the argentine pampa. **Journal of Mammalogy**, **73**(4):876-884.
- MILTON, J. G. & BÉLAR, J. 1990. Chaos, noise, and extinction in models of population growth. **Theoretical Population Biology**, **37**:273-290.
- MOILANEN, A. & HANSKI, I. 1995. Habitat destruction and coexistence of competitors in a spatially realistic metapopulation model. **Journal of Animal Ecology**, **64**:141-144.
- MONARD, A., DUNCAN, P. & BOY, V. 1996. The proximate mechanisms of natal dispersal in female horses. **Behaviour**, :1095-1124.
- MOORE, J. & ALI, R. 1984. Are dispersal and inbreeding avoidance related? **Animal Behaviour**, **32**:94-112.
- MORRIS, D. W. 1987. Tests of density-dependent habitat selection in a patchy environment. **Ecological Monographs**, **57**(4):269-281.
- NACHMAN, G. 1991. An acarine predator-prey metapopulation system inhabiting greenhouse cucumbers. **Biological Journal of the Linnean Society**, **42**(1-2):285-303.
- NORRDAHL, K. & KORPIMÄKI, E. 1995. Does predation risk constrain maturation in cyclic vole populations? **Oikos**, **72**(2):263-272.
- O'CONNOR, M. P. & SPOTILA, J. R. 1992. Consider a spherical lizard: animals, models, and approximations. **American Zoologist**, **32**:179-193.
- O'DONOGHUE, M. & BERGMAN, C. M. 1992. Early movements and dispersal of juvenile snowshoe hares. **Canadian Journal of Zoology**, **70**:1787-1791.
- OSTFELD, R. S. 1990. The ecology of territoriality in small mammals. **Trends in Ecology & Evolution**, **5**(12):411-415.
- PACKER, C. & PUSEY, A. E. 1995. The Lack clutch in a communal breeder: lion litter size is a mixed evolutionary stable strategy. **The American Naturalist**, **145**:831-841.
- PAGLIA, A. P. 1997. Ecologia populacional e modelagem da exploração econômica da Capivara (*Hydrochaeris hydrochaeris*) no Pantanal da Nhecolândia, Mato Grosso do Sul. Tese de MS. UFMG, Belo Horizonte. 85p.
- PEARL, R. 1926. The growth of populations. **The Quarterly Review of Biology**, **2**:532-548.
- PETERS, R. H. 1987. **The Ecological Implications of Body Size**. Cambridge University press, Cambridge. 329p.

- PETERS, R. H. & WASSENBERG, K. 1983. The effect of body size on animal abundance. **Oecologia (Berlin)**, **60**:89-96.
- PIMM, S. L., JONES, L. & DIAMOND, J. 1988. On the risk of extinction. **The American Naturalist**, **132**:757-785.
- PINDER, J. E., WIENER, J. G. & SMITH, M. H. 1978. The Weibull distribution: a new method of summarizing survivorship data. **Ecology**, **59**(1):175-179.
- POPE, T. R. 1992. The influence of dispersal patterns and mating system on genetic differentiation within and between populations of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*). **Evolution**, **46**(4):1112-1128.
- PRINS, H. H. T. & DOUGLAS-HAMILTON, I. 1990. Stability in a multi-species assemblage of large herbivores in East Africa. **Oecologia (Berlin)**, **83**:392-400.
- PROMISLOW, D. E. L. 1991. Senescence in natural populations of mammals: a comparative study. **Evolution**, **45**(8):1869-1887.
- PROMISLOW, D. E. L., CLOBERT, J. & BARBAULT, R. 1992. Life history allometry in mammals and squamate reptiles: taxon-level effects. **Oikos**, **65**(2):285-294.
- PULLIAM, H. R. & DUNNING, J. B., Jr. 1992. Population dynamics in complex landscapes: a case study. **Ecological Applications**, **2**(2):165-177.
- PULLIAM, R. 1988. Sources, sinks and population regulation. **The American Naturalist**, **132**:625-661.
- PUSEY, A. E. & PACKER, C. 1987. The evolution of sex-biased in lions. **Behaviour**, **101**:275-305.
- REIG, O. A. 1984. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroideos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). **Revista Brasileira de Genética**, **7**(2):333-365.
- RICKLEFS, R. E. 1998. Evolutionary theories of aging: confirmation of a fundamental prediction, with implications for the genetic basis and evolution of life span. **The American Naturalist**, **152**(1):24-44.
- ROGERS, L. M. & GORMAN, M. L. 1995. The population dynamics of small mammals living in set-aside and surrounding semi-natural and crop land. **Journal of Zoology**, **236**:451-464.
- ROSE, K. A., CHRISTENSEN, S. W. & DEANGELIS, D. L. 1993. Individual-based modeling of populations with high mortality - a new method based on following a fixed number of model individuals. **Ecological Modelling**, **68**:273-292.
- RYLANDS, A. B. 1994. Population viability analyses and the conservation of the Lion Tamarins, *Leontopithecus*, of South-East Brazil. **Primate Conservation**, **14-15**:34-42.
- SABELIS, M. W., DIEKMANN, O. & JANSEN, V. A. A. 1991. Metapopulation persistence despite local extinction: Predator-prey patch models of the Lotka-Volterra type. **Biological Journal of the Linnean Society**, **42**(1-2):267-283.
- SAETHER, B.-E., ANDERSEN, R., HJELJORD, O. & HEIM, M. 1996. Ecological correlates of regional variation in life history of the moose *Alces alces*. **Ecology**, **77**(5):1493-1500.
- SAUER, J. R. & SLADE, N. A. 1987a. Size-based demography of vertebrates. **Annual Review of Ecology and Systematics**, **18**:71-90.

- . 1987b. Size-dependent population dynamics of *Microtus oregonus*. **The American Naturalist**, **127**:902-908.
- SHAFFER, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. **BioScience**, **31**:131-134.
- SHERMAN, P. W. & MORTON, M. L. 1984. Demography of Belding's ground squirrels. **Ecology**, **65**:1617-1628.
- SILVA, M. & DOWNING, J. A. 1995. The allometric scaling of density and body mass: a nonlinear relationship for terrestrial mammals. **The American Naturalist**, **145**(5):704-727.
- SLADE, N. A. 1995. Failure to detect senescence in persistence of some grassland rodents. **Ecology**, **76**(3):863-870.
- SMALLWOOD, K. S. & SCHONEWALD, C. 1996. Scaling population density and spatial pattern for terrestrial, mammalian carnivores. **Oecologia (Berlin)**, **105**:329-335.
- SMITH, J. L. D. 1993. The role of dispersal in structuring the chitwan tiger population. **Behaviour**, **124**:165-195.
- SMITH, R. J. 1984. Allometric scaling in comparative biology: problems of concept and method. **American Journal of Physiology**, **246**:152-160.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1981. Bionomics strategies. pp. 30-53 *In* R. M., May, Ed. **Theoretical Ecology: Principles and Strategies**. 2ª Edição. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- STACEY, P. B. & TAPER, M. 1992. Environmental variation and the persistence of small populations. **Ecological Applications**, **2**(1):18-29.
- STEARNS, S. C. 1993. **The Evolution of Life Histories**. Oxford University Press, Oxford. 249p.
- STRIER, K. B. 1994. Viability analyses of an isolated population of Muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoides*): implications for primate conservation and demography. **Primate Conservation**, **14**:43-52.
- TAYLOR, A. D. 1990. Metapopulations, dispersal, and predator-prey dynamics: an overview. **Ecology**, **71**(2):429-433.
- . 1991. Studying metapopulation effects in predator-prey systems. **Biological Journal of the Linnean Society**, **42**(1-2):305-323.
- . 1992. Deterministic stability analysis can predict the dynamics of some stochastic population models. **Journal of Animal Ecology**, **61**(1):241-248.
- TAYLOR, C. S. 1965. A relation between mature weight and time taken to mature in mammals. **Animal Production**, **7**:203-220.
- . 1968. Time taken to mature in relation to mature weight for sexes, strains and species of domesticated mammals and birds. **Animal Production**, **10**:157-169.
- TILMAN, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. **Ecology**, **75**(1):2-16.

- TUOMI, J. 1980. Mammalian reproductive strategies: A generalized relation of litter size to body size. **Oecologia (Berlin)**, **45**:39-44.
- VERNER, L. & GETZ, L. L. 1985. Significance of dispersal in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* and *M. Pennsylvanicus*. **Journal of Mammalogy**, **66**(2):338-347.
- VRBA, E. S. 1992. Mammals as a key to evolutionary theory. **Journal of Mammalogy**, **73**(1):1-28.
- WALDE, S. J. 1991. Patch dynamics of a phytophagous mite population: Effect of number of subpopulations. **Ecology**, **72**(5):1591-1598.
- WASER, P. M. & JONES, W. T. 1983. Natal philopatry among solitary mammals. **The Quarterly Review of Biology**, **58**:355-390.
- WHITE, G. C., GARROTT, R. A., BARTMANN, R. M., CARPENTER, L. H. & ALLDREDGE, A. W. 1987. Survival of mule deer in northwest Colorado. **Journal of Wildlife Management**, **51**(4):852-859.
- WHITTAKER, R. H. & GOODMAN, D. 1979. Classifying species according to their demographic strategy. I. Population fluctuations and environmental heterogeneity. **The American Naturalist**, **113**(2):185-200.
- WIEGAND, T., NAVES, J., STEPHAN, T. & FERNANDEZ, A. 1998. Assessing the risk of extinction for the brown bear (*Ursos arctos* in the Cordillera Cantabrica, Spain. **Ecological Monographs**, **68**(4):539-570.
- WIGGETT, D. R. & BOAG, D. A. 1992. Natal dispersal in columbian ground squirrels: is body mass the proximate stimulus. **Canadian Journal of Zoology**, **70**:649-653.
- WITH, K. A., GARDNER, R. H. & TURNER, M. G. 1997. Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. **Oikos**, **78**(1):151-169.
- WOLFF, J. O. 1992. Parents suppress reproduction and stimulate dispersal in opposite-sex juvenile white-footed mice. **Nature**, **359**:409-410.
- . 1994. More on juvenile dispersal in mammals. **Oikos**, **71**(2):349-352.
- WOLFF, J. O., LUNDY, K. I. & BACCUS, R. 1988. Dispersal, inbreeding avoidance and reproductive success in white-footed mice. **Animal Behaviour**, **36**:456-465.
- WOOTTON, J. T. 1987. The effects of body mass, phylogeny, habitat, and trophic level on mammalian age at first reproduction. **Evolution**, **41**:732-749.
- WU, J., VANKAT, J. L. & BARLAS, Y. 1993. Effects of patch connectivity and arrangement on animal metapopulation dynamics: A simulation study. **Ecological Modelling**, **65**:221-254.
- WU, L. S.-Y. & BOTKIN, D. B. 1980. Of elephants and men: a discrete, stochastic model for long-lived species with complex life histories. **The American Naturalist**, **116**(6):831-849.
- YOUNG, B. F. & RUFF, R. L. 1982. Population dynamics and movements of black bears in east Central Alberta. **Journal of Wildlife Management**, **46**(4):845-860.
- ZULLINGER, E. M., RICKLEFS, R. E. & REDFORD, K. H. 1984. Fitting sigmoidal equations to mammalian growth curves. **Journal of Mammalogy**, **65**(4):607-636.

APENDICE I – LINEARIZAÇÃO DE MODELOS BASEADOS NA FUNÇÃO POTÊNCIA OU HIPERBOLE QUADRADA

Em ajustes preliminares e após uma revisão sobre as estratégias de ajuste à função potência, observamos que há uma grande diferença nos resultados quando se usa o modelo linearizado (expresso na eq. 3 abaixo) e o modelo alométrico clássico (Eq. 2).

O modelo linearizado é:

$$\log(Y) = \log(a) + b \text{Log}(W) \quad \text{eq. 3}$$

Onde usualmente se utiliza o logaritmo natural; Y é a variável a ser analisada, W o peso corporal e *a* e *b* os parâmetros da regressão.

A análise destes dois tipos de modelos é feita aqui porque a maior parte dos estudos como este revisados na literatura utilizou o modelo linearizado (Wu, L. S.-Y. & Botkin, 1980; Zullinger *et al.*, 1984; Promislow, 1991; Promislow *et al.*, 1992), apesar de haverem fortes evidências teóricas que sustentam que ele não é o mais apropriado (Smith, R. J., 1984).

Primeiramente apresentamos uma simples análise matemática que prova o vício consistente deste modelo. Depois, apresentamos um estudo com dados reais.

Considere o residuo da i-esima observação dos dados bivariados (Y,W) segundo a equação 3, que, devido à transformação logaritmica torna-se:

$\text{Ln}(Y_i) - \text{Ln}(\hat{Y}_i) = R_i$; Onde Y_i é a variavel observada, $\hat{Y}_i$ é o valor predito pela curva (“esperado dada a relação alométrica”) e R_i é o resíduo.

$$\text{Então } \frac{Y_i}{\hat{Y}_i} = e^{R_i} > 1; \text{ o que leva a que } Y_i > \hat{Y}_i.$$

Esta simples demonstração mostra que os valores estimados a partir da regressão linear com os dados log-transforados é viciada na direção de valores maiores.

Nesta demonstração não é possível avaliar a magnitude deste vício e qual seu efeito sobre deduções ou estimativas que fazemos após o ajuste. Para isto, nós reanalisamos os dados de Zullinger et al (1984) de relação entre tamanho corporal e os parâmetros estimados para a função de crescimento de Gompertz em Primates. Para comparar o ajuste destes do modelo não-linear e o modelo linearizado os resíduos apresentado nas Tabelas A1 e A2 estão na mesma escala dos dados originais e podem ser diretamente comparados.

O modelo linearizado apresentou sempre resíduos positivos em todas as análises apesar de apresentar valores do quadrado médio do resíduo semelhantes ao ajuste não linear (Tabela A1 e A2). Os valores estimados para b são na maioria das vezes compatíveis entre os dois modelos, exceto no caso do ponto de inflexão de Primates. A razão para isto parece ser que a forma desta curva não é a da função potência, fato que pode ser observado também pelos grandes desvios nas duas regressões.

Em um estudo semelhante para relações entre comprimento-peso em peixes, Hayes *et al.* (1995) encontraram que os ajustes com dados log-transformados apresentavam vícios consistentes e elevados. O ajuste através de um método de quadrados mínimos não lineares, essencialmente o mesmo deste estudo, revelou-se capaz de corrigir os vícios apesar de apresentar maiores intervalos de confiança.

Smith (1984) afirma que o ajuste à modelos tipo função potência pelo modelo linearizado nos estudos de alometria apenas *parecem* funcionar bem porque a avaliação deste ajuste têm sido baseado em dois critérios fracos: i) a aparência visual altamente distorcida dos pontos em gráficos log-log e ii) nos coeficientes de correlação. O presente estudo mostra que esta distorção no gráfico log-log não permite avaliar o fato de que as estimativas feitas por este modelo serem consistentemente viciadas, o que só é revelado na análise dos resíduos na escala original dos dados.

Nestas condições apesar de permitir alguma discussão sobre os padrões de alometria entre espécies, o modelo linearizado deve ser rejeitado como fiel descritor das relações entre espécies. Ele apresenta previsões consistentemente viciadas e não é apropriado para apresentar o comportamento médio das espécies neste estudo.

Tabela A1. Ajuste através de regressão não-linear e linearizado à função potência da relação entre a taxa de crescimento (k) e o tamanho corporal (W_{∞}) para diferentes ordens de mamíferos. (a e b são os parâmetros estimados; Resíduo é a soma dos resíduos em cada modelo ajustado; Qmres é a soma do quadrado dos resíduos). Para efeito comparativo, os resíduos da regressão linear foram colocados na mesma escala dos resíduos da regressão não linear.

Ordem	Regressão não linear				Regressão linearizado			
	a	b	Resíduo	QMres	a	b	Resíduo	QMres
Primates	0,00758	-0,60825	-0,00117	0,000348	-4,96182	-0,59818	0,01530	0,000378
Rodentia	0,01989	-0,24340	0,00462	0,038490	-4,04555	-0,25632	0,51813	0,040219
Carnivora	0,01895	-0,14665	-0,00732	0,003898	-4,08415	-0,20551	0,10090	0,004304
Insectivora	0,02278	-0,34274	-0,001496	0,020133	-3,73974	-0,31373	0,13228	0,022251
Arctiodatila	0,02658	-0,34167	0,001232	0,000217	-3,80569	-0,31400	0,14573	0,000228

Tabela A2. Ajuste através de regressão não-linear e linearizado à função potencia da relação entre o ponto de inflexão(I) e o tamanho corporal (W_{∞}) para diferentes ordens de mamíferos. (a e b são os parâmetros estimados; Resíduo é a soma dos resíduos em cada modelo ajustado; Qmres é a soma do quadrado dos resíduos).

Ordem	Regressão não linear				Regressão linearizado			
	a	b	Resíduo	QMRes	a	b	Resíduo	QMRes
Primates	162,5842	0,071005	-28,4140	858716,7824	4,255074	-0,3617	3453,9288	1450846,820
Rodentia	64,1438	0,297710	1,9029	36487,1764	4,159570	0,3308	248,5744	38511,179
Carnivora	47,7346	0,409293	310,3630	158935,3934	4,204930	0,2455	736,9145	242135,282
Insectivora	57,4692	0,358757	-9,0548	584,4505	4,310770	0,5038	5,4335	1087,925
Arctiodactyla	33,0234	0,355565	-17,9470	102087,1314	3,192107	0,4085	211,6745	105853,616
Lagomorpha	40,6307	0,225209	-1,4842	1110,7072	3,640448	0,2906	9,3915	1176,485

APENDICE II – PROGRAMAS DESENVOLVIDOS PARA O MODELO DE VIABILIDADE POPULACIONAL BASEADO NO INDIVÍDUO

O modelo desenvolvido é constituído de uma série de programas e funções isoladas desenvolvida em linguagem semelhante ao IDL especificamente para este estudo. Neste apêndice a listagem destes programas é apresentada com alguns comentários internos.

```
function [M,F]=iniadl(n,r,platao,maxinte);
%Produz a população inicial em todas as simulações
m=0;f=0;
for i=1:n
    id=platao(3)-1/maxinte;
    if i<round(n*r)+1,
        m=m+1;
        M(m,:)=[id,evgomp(platao(5),platao(7),platao(8),platao(3))];
    else
        f=f+1;
        F(f,:)=[id,evgomp(platao(5),platao(7),platao(8),platao(3)),id];
    end
end
```

```
function qx=Surv(mi,P,N0,L,I);

%Calcula a probabilidade de sobreviver com uma dada idade
%mi é a mortalidade inicial
%P o ponto que a curva muda
%N0 é a mortalidade inicial da segunda fase
%L é a longevidade e I a matrix com as idades
% o coeficiente de senescencia é calculado a partir da
% restrição de estarem todos mortos quando tempo for igual a L

M=-log(N0)/(L-P);
qx=[];
for i=1:max(size(I)),
    qx=[qx;(I(i)<P)*(mi-mi*I(i)/P)+(I(i)>=P)*(N0*exp(M*(I(i)-P)))];
end
```

```
function [M,F,mi,fi,Bi]=tempoly(M,F,mi,fi,platao,mri,psurv,pmf,BE);

% [M,F,mi,fi,Bi]=tempo(M,F,mi,fi,platao,mi,pmf,BE)
% Platao = [LONG, Interv, Matur, Fecund, W, Wfilh, K, I];
% F = [idade, tam, tempo desde a ultima ninhada]
```

```
% M = [idade, tam];
% mri = mortalidade de recém nascidos
% psurv = ponto onde a curva de sobrevivência muda de linear para exponencial
%         deveria ser de 0.1 anos para a menor espécie e 1 para todas as outras
% pmf = uma medida do grau de competição: representa a proporção de perda
%       de peso em relação ao esperado que leva a não produção de filhotes
```

```
MR=[];FR=[];
maxinte=1;
for t=1:maxinte,
mr=0;fr=0;
B=1;Bi=0;
```

```
% -----
% Crescimento individual
```

```
if mi>0,
M(:,1)=M(:,1)+1/maxinte;
M(:,2)=evgomp(platao(5),platao(7),platao(8),M(:,1)*365);
Bi=sum(M(:,2));
MR=M(find(M(:,1)>=platao(3)),:);
end;
```

```
if fi>0,
F(:,1)=F(:,1)+1/maxinte;
F(:,2)=evgomp(platao(5),platao(7),platao(8),F(:,1)*365);
Bi=Bi+sum(F(:,2));
FR=F(find(F(:,1)>=platao(3) & F(:,3)>=platao(2)),:);
end;
```

```
%A Competição afetando o peso individual só ocorre quando ultrapassar K
```

```
if Bi>BE,
B=BE/Bi;
M(:,2)=B*M(:,2);
F(:,2)=B*F(:,2);
end;
```

```
% -----
% Poliginia
% COMPETICAO AFETANDO A FECUNDIDADE
[m p]=size(MR);
[f p]=size(FR);
mr=mi;fr=fi;
```

```

if m>0 & f>0,
%Machos maiores acasalam primeiro
MR=sortmat(MR,2,'d');
%FR=sortmat(FR,2,'d'); não vantagem na fêmea em ser grande...

    i=0;fj=0;
    while ((i~=m) & (fj<f)),

        i=i+1;ff=0;

        while ((ff<3) & (fj<f)),
            fj=fj+1;ff=ff+1;
        nf=platao(4)*(B-pmf)/(1-pmf);
        if nf<0, nf=0; end;
        for j=1:nf,
            if rand>0.5,
                mr=mr+1;
                M(mr,:)= [0,evgomp(platao(5),platao(7),platao(8),0)];
            else
                fr=fr+1;
                F(fr,:)= [0,evgomp(platao(5),platao(7),platao(8),0),100];
            end
        end
    end
end
end
% -----
% INTERVALO ENTRE NINHADAS

for i=1:fi,
    F(i,3)=F(i,3)+1/maxinte;
    if F(i,1)>=platao(3) & F(i,3)>platao(2),
        F(i,3)=0;
    end
end

end

% MORTALIDADE POR COMPETICAO OU SOBREVIVENCIA
if mi+mr>0,
    p=surv(mri,psurv,0.0001,platao(1),M(:,1))/maxinte;
    p1=rand(max([mi mr]),1);M=M(find(p<p1),:);
    [mi p]=size(M);
end;

if fi+fr>0,

```

```

p=surv(mri,psurv,0.0001,platao(1),F(:,1))/maxinte;
p1=rand(max([fi fr]),1);F=F(find(p<p1),:);
[fi p]=size(F);
end;
end

```

```

function [r,s,surres]=umapop(n1,anos,C,mri,psurv,pmf,BE,p,sp);

```

```

%Função intermediária que faz os anos passarem

```

```

%[r,s]=umapop(n,anos,C,fcm,pmf,BE,p);

```

```

%

```

```

%C é a matriz do Promisl

```

```

%mri é a mortalidade no tempo t0

```

```

%psurv é o ponto onde a curva de sobrevivência muda de linear para exponencial

```

```

%pmf é o efeito da competicao sobre a fecundidade

```

```

%BE é a biomassa máxima

```

```

%p é a proporcao de um fragmento que dispersa

```

```

%sp é a especie

```

```

surres=[];

```

```

platao=C(sp,:);

```

```

[M1,F1]=inijov(n1,0.5,platao);

```

```

m1=n1/2;f1=n1/2;

```

```

r=[];s=[];

```

```

for i=1:anos,

```

```

    pm1=[];

```

```

    pf1=[];

```

```

    [M1,F1,m1,f1,W1]=tempoly(M1,F1,m1,f1,platao,mri,psurv,pmf,BE);

```

```

    F1=randmat(F1);

```

```

    if pm1>0

```

```

        M=[M1(1:round(p*m1),:),pm1];

```

```

        M1=[M1;M(M(:,3)==1,1:2)];

```

```

    end;

```

```

    if pf1>0,

```

```

        F=[F1(1:round(p*f1),:),pf1];

```

```

        F1=[F1;F(F(:,4)==1,1:3)];

```

end

[m1,l]=size(M1);
[f1,l]=size(F1);

T1=m1+f1;
r=[r;T1];
s=[s;W1];

end