

## Padrões espaciais de abundância de populações: uma revisão de predições e modelos teóricos em ecologia e biogeografia

*Spatial patterns of population abundance: A review of predictions and theoretical models in ecology and biogeography*

Rosana Talita Braga<sup>1</sup>

### RESUMO

Ao longo da história da ecologia, predições e modelos teóricos sobre mecanismos estruturadores dos padrões demográficos populacionais se intensificaram. Inicialmente, os modelos descreviam a trajetória de populações considerando unicamente parâmetros demográficos locais. Modelos posteriores demonstraram que a configuração do espaço e as taxas de dispersão são fatores determinantes para compreender padrões de distribuição e abundância. Conseqüentemente, modelos espacialmente explícitos vêm sendo desenvolvidos e aprimorados, sendo eles analíticos ou simulações computacionais. Como as espécies não se dispersam infinitamente, estudos tentaram desenvolver predições sobre o que determina o limite de distribuição geográfica e quais padrões de distribuição de abundância são esperados ao longo da distribuição geográfica de uma espécie. Testes empíricos podem aprimorar a compreensão da dinâmica populacional (temporal e espacial) e validar as predições a respeito da distribuição geográfica das espécies.

**Palavras-chave:** Abundância central. Genética populacional. Limite de range. Modelos espacialmente explícitos.

### ABSTRACT

*The search for mechanisms influencing demographic patterns has continuously increased. Early models described the trajectory of closed populations considering*

---

<sup>1</sup> Universidade Federal de Goiás, Departamento de Ecologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução. Av. da Esperança, s/n., Campus Samambaia, 74690-900, Goiânia, GO, Brasil. E-mail: <talitabraga88@gmail.com>.

*only local demographic parameters. Later models demonstrated that the spatial configuration and dispersal rates are key factors for understanding patterns of distribution and abundance. As a result, spatially-explicit models have been developed using either analytical or computer simulations. Here, I investigated the model predictions to understand the determinants of range boundaries and distribution patterns and abundance patterns throughout species ranges. Empirical studies are crucial to a more accurate understanding of population dynamics along space and time to validate model predictions about the geographic distribution of species.*

**Keywords:** Center-abundance. Population abundance. Range limit. Spatially-explicit models.

## INTRODUÇÃO

Um dos desafios para a ecologia é compreender as causas e os mecanismos que geram variações na abundância (*i.e.*, no tamanho das populações) e os padrões demográficos espaciais e temporais associados a essas variações (Sagarin *et al.*, 2006; Martinez-Meyer *et al.*, 2012). Como os mecanismos estruturadores dependem de diversos fatores - taxas de natalidade, mortalidade, capacidade de suporte, potencial de dispersão, fluxo gênico e variabilidade genética, interações reprodutivas e competitivas -, o objetivo deste texto é elucidar predições e modelos teóricos de abordagens de populações de uma única espécie (*single species*) para investigar atributos biológicos, processos ecológicos e características espaciais que contribuem essencialmente para formação dos padrões de distribuição dessas populações e, conseqüentemente, da sua estrutura genética. Para isso, será realizada uma revisão histórica do avanço de modelos preditivos já desenvolvidos além da identificação de lacunas para aprimorar estudos de padrões de abundância em diferentes escalas espaciais.

Interações em nível de comunidades, como as interespecíficas - competição, predação, herbivoria -, também influem nos padrões de distribuição e abundância (Singer *et al.*, 2013; Kim *et al.*, 2013; Svenning *et al.*, 2014). Porém, nesta revisão, serão sintetizados temas de caráter intraespecífico (*single species*) que precisam ser primeiramente elucidados para que, posteriormente, sirvam de base para que estudos empíricos adicionem complexidade (*i.e.*,

redes de interações ecológicas) para compreensão de mecanismos e processos responsáveis pela construção de padrões demográficos no espaço.

## O início dos modelos populacionais

Um dos primeiros modelos utilizados para inferir padrões demográficos populacionais foi o modelo de crescimento populacional exponencial, descrito por Thomas Malthus, em 1798, em que a taxa de crescimento populacional era constante e não havia limitação para o tamanho da população (Gotelli, 2007). Posteriormente, uma extensão desse modelo, chamado de modelo de crescimento logístico, foi proposta pelo matemático belga Pierre F. Verhulst, em 1837 (Rocha & Botta, 2009), à qual foi inserida uma variável imprescindível para o estudo de demografia populacional: capacidade de suporte (K) do ambiente (Gotelli, 2007), que é o tamanho populacional máximo suportado pela limitação de múltiplos recursos: abrigo, espaço e alimento. Especificamente, o que foi proposto com o modelo logístico é que existe uma relação densodependente que limita o crescimento populacional. Segundo Verhulst, a taxa relativa de crescimento demográfico diminui com o aumento da população, chegando a zero se uma dada população-limite (determinada pelos recursos disponíveis ou outras restrições) for alcançada. Em alguns casos, a taxa de crescimento é negativa (quando o tamanho populacional excede a capacidade de suporte em alguma geração), porém o tamanho populacional decresce até K imediatamente nas próximas gerações (Gotelli, 2007).

Equação 1:

$$\text{(Equação 1): } \frac{dN}{dT} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Onde:

$r$  representa a taxa intrínseca de crescimento e  $N$  o tamanho populacional num instante  $T$ .

A equação difere da do modelo de Malthus (crescimento exponencial) pelo fator  $(1 - N/K)$ , interpretado biologicamente como "a fração não utilizada da capacidade de suporte" (Gotelli, 2007). Elementos estocásticos (demográficos e ambientais), como flutuações na taxa de crescimento (devido à variabilidade individual em termos de sobrevivência e reprodução), bem como catástrofes ambientais alteram os valores de  $r$ . Portanto, a dinâmica populacional local resultará em abundâncias que tendem a se regular em torno da capacidade de suporte, o que vai depender em como os atributos demográficos - natalidade e mortalidade -, mudam ao longo do tempo em um determinado espaço (Gotelli 2007).

O crescimento populacional também pode ser controlado pela estrutura etária (classes de idades) dos indivíduos da população (Caswell, 2001; Gotelli, 2007). Numa população em crescimento, os indivíduos de diferentes idades (que ocupam diferentes classes etárias) têm diferentes taxas de mortalidade (perfis de sobrevivência). Além disso, sua contribuição para as taxas de natalidade por meio do número médio de descendentes que podem ser deixados a cada geração em diferentes idades (perfis de fecundidade) é bastante variável (Gotelli, 2007 para detalhes do modelo). O modelo populacional que leva em consideração esses fatores é denominado de modelo de crescimento estruturado, e a taxa intrínseca de crescimento populacional ( $r$ ) é calculada com base nos perfis de fecundidade e sobrevivência (Gotteli, 2007).

O crescimento de uma população com estrutura etária pode ser representado pela Matriz de Leslie (Leslie, 1945), em que as colunas representam a idade no tempo  $t$  e as linhas a idade no tempo  $t+1$ . Cada elemento matricial indica a

probabilidade de transição no número de indivíduos de uma classe para a seguinte, de modo que as fertilidades ( $F$ ) estão representadas na primeira linha e as probabilidades de sobrevivências ( $P$ ) na subdiagonal (Gotelli, 2007), de acordo com o exemplo:

$$\begin{array}{ccc} & F1 & F2 & F3 \\ \text{Matriz:} & P1 & 0 & 0 \\ & 0 & P2 & 0 \end{array}$$

Sendo assim, é possível conhecer como o crescimento da população muda de acordo com a transição nas classes etárias, de modo que o tamanho populacional no próximo passo de tempo é obtido multiplicando-se a Matriz de Leslie por um vetor da abundância da população, que representa o número de indivíduos existentes em cada classe etária (Gotelli, 2007).

Os modelos de crescimento exponencial, logístico e de crescimento estruturado, apesar de serem relativamente simples, são úteis na previsão das abundâncias populacionais, porém assumem que as populações sejam fechadas, ou seja, que o tamanho das populações depende unicamente dos atributos demográficos que ocorrem localmente. Essa predição não é biologicamente realista, pois, em um sistema real, existe contribuição de processos de dispersão para os tamanhos populacionais (Tilman & Kareiva, 1997). Além disso, a frequência de interação entre as populações é extremamente dependente de como cada população é distribuída e como se dispersa no espaço (Tilman & Kareiva, 1997).

### Como a movimentação dos indivíduos afeta a persistência das populações?

O conceito de metapopulação, que define uma população regional formada por populações locais interligadas por emigração (*i.e.*, indivíduos saindo de uma população) e imigração (*i.e.*, indivíduos chegando a uma população), alterou a ótica de entendimento sobre a previsão da abundância local das populações (Levins, 1969). A escala

especial de estudo das populações mudou, pois, na perspectiva metapopulacional, as populações locais se extinguem frequentemente, e a escala apropriada para o equilíbrio entre populações (taxa de imigração igual à taxa de extinção) é a regional, o que inclui várias populações locais interligadas (Gotelli, 2007). O modelo metapopulacional clássico descreve a proporção de locais ocupados por populações, ignorando o destino das populações individuais para poder compreender até que ponto as populações persistem na paisagem (Tilman & Kareiva, 1997; Gotelli, 2007).

O modelo analítico de metapopulações assume que o número de manchas (fragmentos) é infinito e que todas são igualmente conectadas, que não diferem quanto ao tamanho, qualidade do habitat e disponibilidade de recursos, e que a probabilidade de colonização ou de extinção local das populações pode ser afetada pela proporção de lugares ocupados, independentemente da sua localização real no espaço (Tilman & Kareiva, 1997, Gotelli, 2007). Este último pressuposto classifica o modelo metapopulacional de Levins como um modelo espacialmente implícito, pois não considera um conjunto específico de coordenadas espaciais, o que indica qual mancha está ou não ocupada, mas unicamente uma proporção de manchas ocupadas. No entanto, ainda que o espaço não seja explícito, o modelo de Levins prevê estruturação da distribuição, o que permite compreender as condições para a persistência de uma metapopulação baseada unicamente no balanço entre taxas de colonização e extinção (Tilman & Kareiva, 1997).

No modelo de metapopulações espacialmente implícito (Levins, 1969), a abundância local das populações nos fragmentos varia de 0 (quando a população é extinta) até  $K$  (capacidade de suporte do local; Hanski, 1991). A proporção de locais ocupados regionalmente ( $p$ ) varia de 1 (todos locais ocupados) até 0 (quando a extinção regional ocorre). A taxa de colonização é dada pelo número de locais vazios colonizados por unidade de tempo, e a taxa de extinção pelo número de extinções em locais ocupados (Gotelli, 1991). Assim, a variação do número de locais ocupados no tempo é dada por:

Equação 2:

$$\text{(Equação 2): } \frac{dN}{dt} = ip(1-p) - ep$$

Onde  $i$  é a taxa de imigração e  $e$  é a taxa de extinção (Gotelli, 1991).

Assim, Levins (1969) assumiu que a probabilidade de colonização ( $ip$ ) era um processo metapopulacional e que a probabilidade de extinção local era independente da ocorrência regional. Se, além dessa condição de independência regional para a extinção local, a imigração for proveniente de fora do sistema em questão (*i.e.*, chuva de propágulos - Gotelli, 1991), o resultado é um modelo metapopulacional do tipo ilha-continente.

No início da década de 80, Ilkka Hanski formulou um modelo alternativo ao de Levins, incorporando o efeito resgate descrito por Brown & Kodric-Brown (1977). Originalmente, Brown & Kodric-Brown (1977) definiram o efeito resgate como uma redução na taxa de extinção local devido a uma elevada taxa de imigração por indivíduos de populações vizinhas. No âmbito dos modelos metapopulacionais, o efeito resgate ocorre quando um aumento da proporção de locais ocupados ( $p$ ) resulta na redução da probabilidade de extinção local (Gotelli & Kelley, 1993). Nesse modelo de Hanski, com a inserção do efeito resgate, a taxa de extinção passa a ser também dependente da ocorrência regional, de modo que,

Equação 3:

$$\text{(Equação 3): } \frac{dp}{dt} = ip(1-p) - ep(1-p)$$

Portanto, quando o número de locais ocupados ( $p$ ) é pequeno, a taxa de extinção aumenta, mas, quando ( $p$ ) é grande, a taxa de extinção decresce com o efeito resgate (Gotelli & Kelley, 1993).

Hanski fez um pressuposto adicional, afirmando que a probabilidade de extinção local é em função do tamanho da população (análogo ao modelo de biogeografia de ilhas de McArthur e Wilson, de 1967, para riqueza de espécies) (Gotelli, 1991). Esse pressuposto, combinado ao efeito resgate, leva à predição de correlação positiva entre

a distribuição ( $p$ ) e a média de abundância local (Bock & Ricklefs, 1983). Como o modelo de Levins não incorpora o efeito resgate, não é capaz de prever essa correlação entre distribuição e abundância revelada no modelo de Hanski (Gotelli, 1991). Por fim, existem diferentes modelos metapopulacionais, dependendo se as probabilidades de imigração e extinção são dependentes ou independentes da ocorrência regional, e, de modo geral, todos demonstram que tanto a chuva de propágulos (quando a imigração é independente da ocorrência regional) quanto o efeito resgate (imigração dependente da ocorrência regional) aumentam a persistência da metapopulação (Gotelli, 1991).

Desde sua criação, o modelo metapopulacional de Levins tem sido utilizado como base para o desenvolvimento de vários estudos teóricos e empíricos (Tilman & Kareiva, 1997). No entanto, a simplificação da realidade do modelo resultou em críticas a respeito do seu valor para o conceito clássico de metapopulações, pois em paisagens reais fragmentadas existe ampla variação no tamanho e isolamento dos fragmentos, habitats adequados e inadequados, fazendo com que as distâncias de dispersão sejam tipicamente reduzidas, alterando a abundância e a distribuição das populações (Tilman & Kareiva, 1997). Diante disso, há a necessidade de investigar como as características físicas do espaço podem alterar as previsões demográficas feitas através do modelo de Levins para que a projeção de distribuição e abundância no espaço representem de fato os padrões e processos metapopulacionais.

### **Como a heterogeneidade ambiental contribui para a flutuação da abundância e para a diversidade genética ao longo do espaço?**

A heterogeneidade espacial do ambiente pode afetar a dinâmica metapopulacional, pois a estrutura geral da paisagem afeta o grau de conectividade e, conseqüentemente, as taxas de dispersão (Moilanen & Hanski, 1998). Diante disso, Hanski (1994) propôs uma abordagem metapo-

pulacional conhecida como Função de Incidência (FI) (Tilman & Kareiva, 1997). Esse modelo é uma extensão do modelo de Levins (1969), com as seguintes diferenças: (1) o número de fragmentos de habitat e o de populações é finito; (2) os fragmentos podem ter diferentes tamanhos e graus de isolamento e (3) esse modelo é espacialmente explícito, pois cada fragmento possui uma referência espacial (Tilman & Kareiva, 1997). Assim, a partir de dados empíricos, é possível que se reproduza a dinâmica metapopulacional de qualquer rede de fragmentos, desde que haja informações sobre a área dos fragmentos, sua localização espacial e informações sobre ocupação inicial dessas áreas (Moilanen & Hanski, 1998). Esse tipo de modelo realístico permite investigar como vários atributos da paisagem circundante afetam a dinâmica metapopulacional, sendo uma abordagem muito importante diante de paisagens cada vez mais fragmentadas pelas ações antrópicas.

A perda de habitat e a fragmentação criam descontinuidades na distribuição de recursos essenciais (e.g., alimentos, áreas de refúgio, água) ou nas condições ambientais (e.g., microclima; Segelbacher *et al.*, 2010), e, do ponto de vista dos indivíduos, tais descontinuidades levam à redução da mobilidade na paisagem devido à baixa conectividade entre habitats (Kindlmann & Burel, 2008). O isolamento geográfico que ocorre reduz o "resgate demográfico" populacional (contribuição de indivíduos de uma população para a manutenção de outra população), que também depende da capacidade intrínseca de cada espécie para dispersar; além disso, quanto menor a população, maior a suscetibilidade à extinção (Tishendorf & Fahrig, 2000). A dinâmica desses processos também é afetada, particularmente, pela qualidade entre os fragmentos de habitat em que as populações estão inseridas (Jules & Shahani, 2003). Um dos componentes que afetam a qualidade do fragmento são as características da borda, ou seja, a área de transição entre duas unidades da paisagem (Metzger, 2001). O efeito de borda pode gerar conseqüências negativas para os organismos que vivem em ambientes fragmentados, porém há uma discre-

pância significativa entre a intensidade desses efeitos, pois a escala de percepção da borda varia entre as espécies (Murcia, 1995). Esses processos diminuem a persistência das populações e aumentam a probabilidade de extinção regional (Moilanen & Hanski, 2006).

A estrutura metapopulacional e as características do espaço também estão intimamente relacionadas à determinação dos padrões de variação genética populacional (Harrison & Hastings, 1996). A redução do sucesso de dispersão devido ao isolamento populacional pode diminuir o fluxo de genes entre populações, aumentando a endogamia e a perda de diversidade genética dentro de fragmentos (Frankham *et al.*, 2002). Porém, quando o fluxo gênico é mantido, podem ser esperados diferentes efeitos das dinâmicas de extinção local e recolonização sobre a distribuição da variação genética dentro e entre populações (Slatkin, 1985; Wade & McCauley, 1988) a depender das características genéticas das populações fundadoras: a amostra de uma população dá origem a uma nova, porém carrega apenas parte da variação genética da população parental. Se os colonizadores vierem de fontes que contêm indivíduos de muitas populações, o fluxo de genes mediado por esses colonizadores resultará num efeito de homogeneização genética entre as populações (Slatkin, 1985). Entretanto, se os propágulos (indivíduos, sementes, etc) forem provenientes de apenas uma ou algumas populações de origem, o fluxo de genes entre as populações locais pode aumentar a diferenciação genética entre elas (Wade & McCauley, 1988). Nesse caso, o fluxo de genes entre as populações intensifica a tendência de ocorrerem taxas de extinção diferenciais, e de a seleção natural atuar entre as populações de maneira distinta (Wade & McCauley, 1988).

De acordo com o potencial de homogeneização ou diferenciação genética causada pelo fluxo gênico, estabelecer alternativas de corredores de conectividade pode ser uma importante medida para mitigar os efeitos da fragmentação e favorecer a intercomunicação metapopulacional (Davies & Pullin, 2007). Porém, os corredores de dispersão

podem tanto permitir que a dispersão entre as populações mantenha a resiliência demográfica e genética (Jepsen *et al.*, 2005), quanto acelerar a redução da variabilidade genética nas populações (Wade & McCauley, 1988). Para identificar regiões importantes para criação desses corredores para dispersão, é necessário combinar informação sobre os padrões de movimento (corredores funcionais) que podem ser identificados através de análise de comportamento de dispersão característico das populações (Tichendorf & Fahrig, 2000), mapas de caracterização estrutural da paisagem (corredores estruturais) que podem ser estimados através de ferramentas de análise espacial (Vogt *et al.*, 2007), bem como informações sobre a composição genética das populações que permutarão indivíduos (Wade & McCauley, 1988). Diante disso, deve-se considerar a heterogeneidade espacial de forma explícita em análises de padrões populacionais para compreender a dinâmica metapopulacional e, conseqüentemente, os padrões de abundância e genética em escala regional.

### **Modelos espacialmente explícitos como preditores da abundância e distribuição de espécies**

Nos modelos espacialmente explícitos, indivíduos ou populações locais ocupam uma posição específica dentro de um domínio espacial. Em uma abordagem de modelagem matemática analítica, é possível gerar um modelo de equação tipo reação-difusão, em que os indivíduos são distribuídos de forma contínua no espaço, assumindo uma população grande o suficiente para defini-la como um fluido contínuo (Araújo & Aguiar, 2012). No decorrer do tempo, os indivíduos dispersam (difundem) para os locais vizinhos, e a dispersão ocorre por movimentos aleatórios, assumindo iguais probabilidades de deslocamento (Tilman & Kareiva, 1997). As interações, no entanto, ocorrem apenas entre os indivíduos que estão na mesma posição espacial, além disso, como o modelo pressupõe que os ambientes sejam uniformes, os resultados podem

apresentar sobreprevisão quanto ao padrão de distribuição e de abundância das populações (Araújo & Aguiar, 2012).

Além das abordagens analíticas apresentadas (e.g., modelo de Levins, modelo de função de incidência e modelo de reação-difusão), existem modelos que são provenientes de simulações computacionais - procedimentos algorítmicos que mostram em escala de tempo como se comporta o sistema, permitindo o monitoramento de cada fase do modelo para detectar erros ou permitir a calibragem da simulação para atingir maior precisão. O modelo de autômato celular foi inicialmente proposto por Von Neumann (1966): dado o estado do sistema no tempo ( $t$ ), existe um conjunto de regras para determinar o estado do sistema no próximo passo de tempo ( $t+1$ ). Normalmente, essas regras são aplicadas simultaneamente para todos os locais espaciais, similar a uma atualização sincronizada (Morris, 1997). Na maioria dos casos, as regras de atualização são idênticas para todos os locais geográficos, e, normalmente, dependem do estado de outros locais, bem como do próprio local. Em autômatos celulares, somente o estado de locais próximos pode influenciar a evolução temporal de qualquer outro local (Tilman & Kareiva, 1997). Esse tipo de modelo é mais realístico que o anterior, pois insere a ideia de que a dispersão não é infinita, e que os locais vizinhos influenciam na dinâmica de um local específico, aproximando-se mais das interações observadas em habitats reais.

Apesar de serem espacialmente explícitos, os modelos de reação-difusão e autômato celular não incorporam fatores responsáveis pela determinação dos limites de distribuição e abundância das espécies, como, por exemplo, as interações reprodutivas e competitivas e a variação individual na capacidade de dispersar (Kaiser, 1979). Nesse sentido, a incorporação de maior realismo biológico aos modelos pode promover uma melhora substancial da capacidade de predição ao custo do aumento da complexidade do modelo utilizado (Grimm *et al.*, 2005). Por isso, estão sendo desenvolvidos e aprimorados Modelos Baseados em Indivíduos (MBI), que podem ser definidos como simulações de sistemas

de populações compostos por agentes discretos que representam organismos individuais e seus respectivos conjuntos de características (De Angelis & Mooij, 2005). Kaiser (1979) foi um dos primeiros pesquisadores a enfatizar a importância das propriedades dos indivíduos (*i.e.*, capacidade de dispersão, sistemas de acasalamento) na dinâmica das populações, bem como os efeitos específicos causados pela heterogeneidade populacional. Assim, os MBI podem representar como a dinâmica local, baseada no conjunto de atributos do indivíduo, e as características do espaço ambiental determinam os padrões de abundância numa determinada região. Esse modelo é mais realista, porém a estrutura demográfica simulada pode ser influenciada pelo número de dimensões ou de complexidade utilizada no modelo. Por isso, é necessário descartar tanto os modelos demasiadamente simples quanto os desnecessariamente complexos (Grimm *et al.*, 2005) e delimitar em cada caso o custo e o benefício de se adicionar complexidade à estrutura do modelo, sem que o erro associado diminua potencial preditivo abruptamente.

Outra perspectiva de modelagem considera características como taxa de sobrevivência, crescimento e fecundidade ao longo da idade dos indivíduos para estudar padrões demográficos e ocupação do espaço: são os modelos denominados de Modelo de Projeção Integral (MPI) (Jongejans *et al.*, 2011; Merow *et al.*, 2014). Conceitualmente, esses modelos utilizam essas variáveis populacionais de maneira contínua sem categorizá-las em faixas etárias, o que os torna mais realistas do que os modelos populacionais matriciais (modelos como o de crescimento estruturado, descritos anteriormente) (Jongejans *et al.*, 2011). Através de modelos de regressão, o MPI pode relacionar dados observados dos indivíduos à variação nas taxas vitais para projetar padrões populacionais emergentes nas gerações seguintes (Merow *et al.*, 2014). Posteriormente, esses dados podem ser relacionados a um domínio com referência espacial (considerando covariáveis ambientais que interferem nas taxas vitais), propiciando até mesmo a projeção de ocupação do espaço pelos indivíduos (Merow *et al.*, 2014). Desse

modo, essa nova abordagem de simulação considera uma grande fonte de variância biológica individual, e, ao combinar métodos analíticos como os modelos matriciais com métodos para modelar distribuição espacial baseados em características abióticas, resulta em projeções robustas sobre a dinâmica da abundância populacional até a estimativa de distribuição geográfica da espécie (Jongejans *et al.*, 2011; Merow *et al.*, 2014).

Ainda no contexto de projeção de distribuição, ecólogos e biogeógrafos têm atualmente investido na modelagem da distribuição geográfica através do estudo do nicho ecológico (Austin, 2002; Thuiller *et al.*, 2010; Torres *et al.*, 2012). Esse tipo de modelo tenta relacionar dados observados de ocorrência dos indivíduos com variáveis ambientais (Segurado & Araújo, 2004), definindo intervalos das variáveis ambientais em que a espécie pode existir. O resultado é um mapa de adequabilidade, baseado nas variáveis abióticas utilizadas, que infere, com maior e menor probabilidade, o local que os indivíduos podem alcançar no espaço (*i.e.*, Torres *et al.*, 2012).

Presume-se que as previsões dos modelos de nicho ecológico são consideradas boas indicadores de adequação de habitat e de regiões ótimas para a sobrevivência de uma espécie (Thuiller *et al.*, 2010). Numa perspectiva local, os habitats mais frequentemente ocupados também devem apresentar os maiores valores de adequabilidade, refletindo as melhores condições ambientais e, por isso, espera-se que os valores de adequação derivados dos modelos de nicho ecológico sejam bons *surrogates* (substitutos ou preditores) de abundância populacional (Torres *et al.*, 2012). Porém, alguns estudos realizados encontraram evidências não muito claras da relação entre adequabilidade climática e abundância ou aspectos funcionais de padrões de diversidade (Vanderwal *et al.*, 2009; Torres *et al.*, 2012). Foi testado, por exemplo, se modelos de adequabilidade climática são capazes de prever a variação nas características funcionais das plantas, o que gerou resultados conflitantes (Thuiller *et al.*, 2010). Torres *et al.* (2012), ao testarem (usando vários métodos de modelos de nicho) se há relação entre a adequabilidade climática e a densidade (abundância

por porção do espaço geográfico) de onça pintada (*Panthera onca*), encontraram uma relação linear positiva para alguns dos métodos, mas com baixo poder explicativo. Os autores constataram que locais com baixas densidades de onças são associados a áreas tanto com baixa quanto com alta adequabilidade, enquanto que valores altos de densidade estão restritos a áreas onde a adequabilidade é maior.

Diante desses exemplos, conclui-se que o caminho para compreender a relação entre a adequabilidade climática e os padrões de abundância local pode estar em compreender como se dá o balanço feito pelas espécies entre adequabilidade de clima, as restrições espaciais e sua capacidade intrínseca de dispersar para ocupar o espaço. Assim, seria possível compreender, por exemplo, porque em alguns casos é encontrada baixa abundância em locais onde as condições ambientais regionais são favoráveis.

### **Limite de distribuição geográfica das espécies e padrão de abundância esperado ao longo dessas distribuições**

Os modelos espaciais apresentados enfatizam que as espécies não se dispersam infinitamente, e que existem restrições que definem os limites de distribuição. Kirkpatrick & Barton (1997) sugeriram que a distribuição geográfica pode ser influenciada por limitantes geográficos, como barreiras físicas à dispersão, e, numa perspectiva ecológica, pelo fato de que as espécies atingem o limite do seu nicho. Para tentar compreender de forma mais clara os limites de distribuição geográfica, tem-se buscado entender por que a abundância de populações de uma mesma espécie varia ao longo do espaço (Kirkpatrick & Barton, 1997; McGill & Collins, 2003; McGill, 2006). Um modelo teórico amplamente difundido que busca explicar esses padrões é o de Abundância Central (AC), que prediz maior abundância populacional no centro da distribuição geográfica de uma espécie, declinando em direção aos seus limites (Kirkpatrick & Barton, 1997; Sagarin



& Gaines, 2002; McGill & Collins, 2003; Guo *et al.*, 2005; Rivadeneira *et al.*, 2010; Wagner *et al.*, 2010). Os padrões de AC são considerados, há décadas, uma das regras gerais em biogeografia (Hengeveld & Haeck, 1982).

A hipótese mais clara para a predição teórica de AC é que as condições de vida seriam ideais no centro da distribuição geográfica, e, por isso, a maior abundância local seria um reflexo do sucesso em nível individual (Brown, 1984). Esse conceito é baseado no princípio de Brown (1984), uma extensão do conceito de nicho de Hutchinson (1957), e defende que a abundância local seria resultado da qualidade de habitat local em relação às necessidades de uma espécie ao longo de muitos eixos do nicho. Brown assumiu que esses parâmetros são espacialmente autocorrelacionados, e, por isso, locais próximos uns aos outros devem ser semelhantes em suas capacidades para atender as necessidades multidimensionais das espécies. O aumento da distância a partir de um local ideal diminuiria a probabilidade de outro local de satisfazer as necessidades multidimensionais de uma espécie e, conseqüentemente, haveria diminuição do tamanho da população (Sagarin & Gaines, 2002; Guo *et al.*, 2005).

A partir da predição teórica de AC, Kirkpatrick & Barton (1997) formularam um modelo genético teórico a fim de explorar o que limita a distribuição geográfica das espécies. Os autores apresentam a hipótese de que genes provenientes do centro da distribuição normalmente são adaptados às condições ótimas do centro e, por isso, podem inibir gradualmente a adaptação das populações em direção à borda da distribuição geográfica (condições menos adequadas que no centro), e, como resultado, limitar sua expansão. Especificamente, esse modelo teórico apresenta a hipótese de que os limites de distribuição geográfica são determinados por um balanço entre fluxo gênico, deriva e pressão de seleção local (devido a variações ambientais contínuas no tempo). Diante disso, esses autores chegaram à conclusão contraintuitiva de que a distribuição geográfica pode contrair com o aumento da taxa de dispersão devido às conseqüências evolutivas do fluxo gênico.

Apesar dos aspectos bem fundamentados da predição de AC, estudos mais recentes têm contestado a generalização dessa predição para padrões de abundância (e.g., Sagarin & Gaines, 2002; Sagarin *et al.*, 2006; Sagarin & Gaines, 2006; Martínez-Meyer *et al.*, 2012). Estudos teóricos e empíricos têm observado diferentes padrões de distribuição de abundância ao longo da distribuição geográfica das espécies (Vucetich & Waite, 2003; Hampe & Petit, 2005). Sagarin & Gaines (2002) revisaram a literatura e mostraram que de 145 testes realizados em 22 estudos empíricos para descrever padrões de abundância ao longo da distribuição geográfica, somente 39% se aproximam de corroborar a predição de AC. Além disso, limitações importantes para investigação de padrões de AC foram identificadas nesses estudos: (1) em apenas 8 estudos, a área de distribuição das espécies foi totalmente amostrada; (2) a extensão geográfica, ecológica e taxonômica dos estudos foi limitada: 21 estudos foram realizados na Europa ou América do Norte, apenas dois estudos investigaram espécies de ambientes marinhos e a maioria foi realizada com espécies de aves. Além dessas limitações, outras justificativas já foram levantadas para essas incongruências encontradas quanto ao padrão de distribuição de abundância. A definição do centro da distribuição geográfica por vezes foi feita de maneira subjetiva (Sagarin *et al.*, 2006). A importância da heterogeneidade ambiental local (interação entre múltiplos fatores físicos) também é vista claramente nos casos em que as expectativas simplistas sobre a distribuição das abundâncias não são cumpridas. Os organismos podem se adaptar de forma distinta a condições heterogêneas em diferentes partes da sua distribuição geográfica, o que provavelmente contribui para o desvio da distribuição das abundâncias do padrão centro abundante (Sagarin *et al.*, 2006).

Os padrões de abundância geográfica devem refletir, pelo menos em parte, o nicho em cada local, ou seja, o hipervolume n-dimensional dentro do qual as populações podem sobreviver (Hutchinson, 1957). Maguire Basset (1973) propôs que o nicho tem uma

estrutura interna em que as condições ideais estão no centroide do hipervolume. Se isso for verídico, os padrões de abundância geográfica devem responder ao arranjo das condições ambientais em relação ao centroide do nicho ao longo das paisagens (Martinez-Meyer *et al.*, 2012). Numa perspectiva inovadora e recente, Martinez-Meyer *et al.* (2012) propõem uma nova linha de raciocínio para explicar padrões de abundância ao longo da distribuição das espécies. Eles reexaminaram a questão dos padrões de abundância ao comparar relações entre abundância e centralidade geográfica, e abundância e centralidade ambiental. Eles encontraram que a distância no espaço ambiental explicava variação considerável da abundância, mas não foi encontrada relação significativa entre o centroide geográfico e a abundância.

Martinez-Meyer *et al.* (2012) discutem que os resultados encontrados sugerem que a predição de AC geográfica não seja causal. Ela funcionaria por acaso quando as distribuições geográficas e nichos ecológicos coincidissem em suas tendências centrais. Assim, o resultado observado entre centralidade ambiental, diferentemente da centralidade geográfica, possui tanto um suporte conceitual quanto forte evidência empírica, o que coloca a centralidade ambiental como a explicação mais fundamentada até o momento, para a qual os estudos futuros devem aprimorar o potencial investigativo sobre os padrões de abundância. Desse modo, é evidente que somente com o desenvolvimento de mais estudos empíricos abrangentes é possível testar a predição de AC, e, objetivamente, além de descrever padrões de abundância, investigar os processos e mecanismos responsáveis pela distribuição geográfica das espécies.

## CONCLUSÃO

Vários modelos e predições teóricas foram desenvolvidos em ecologia e biogeografia a fim de explicar padrões de abundância das espécies. Houve uma gradativa evolução desse conhecimento desde os primeiros modelos populacionais tanto na escala

local (crescimento populacional local), quanto na escala regional (dinâmica e intercomunicação metapopulacional) e até na macroescala (considerando toda a distribuição geográfica da espécie). A unificação de diferentes predições e modelos teóricos permite-nos avaliar quais fatores mais contribuíram para esses avanços teóricos e direcionar novas perspectivas. Na escala local e regional, à medida que a capacidade de suporte dos ambientes, a heterogeneidade espacial, a capacidade de dispersão e componentes genéticos foram considerados nos modelos teóricos, os resultados mostraram maior correspondência com padrões empíricos observados na natureza, o que justifica a importância de considerar esses fatores nos estudos que buscam compreender os processos de estruturação populacional. Em consequência disso, a estrutura genética populacional é influenciada e, por isso, investir em estudos para compreender associações entre padrões demográficos e genéticos é determinante para prever persistência das espécies ao longo do tempo e do espaço.

O caminho para os avanços metodológicos neste contexto está no desenvolvimento de modelos flexíveis em sinergia com as novas descobertas empíricas sobre o tamanho das populações, o fluxo de genes e fisiologia dos organismos ao longo da distribuição geográfica das espécies. Os modelos espacialmente explícitos baseados em indivíduos apresentaram os maiores avanços por permitirem incorporar a heterogeneidade espacial e biológica ao simular os processos de dispersão. Além dos avanços metodológicos, as predições teóricas auxiliam no direcionamento dos estudos de campo empíricos que funcionam como *feedback* sobre a validação dos conceitos e hipóteses levantadas. Assim, os avanços nos modelos preditivos foram importantes para evidenciar os componentes principais a serem abordados nestes estudos de campo relacionados a padrões de abundância. Tornou-se claro que, para compreendermos padrões de distribuição demográfica e genética de populações ao longo do espaço, é preciso essencialmente considerar as características biológicas das populações (*i.e.*, taxas de natalidade e

mortalidade, comportamento de dispersão, composição genética) combinadas às características espaciais (heterogeneidade e dinâmica ambiental, capacidade de suporte). É preciso conhecer os atributos intrapopulacionais para que seja possível dissociar seus efeitos daqueles interespecíficos concomitantes (*i.e.*, predação, herbivoria e competição entre espécies), na formação dos padrões de abundância populacional.

Quando o interesse de estudo é a estrutura espacial das abundâncias populacionais ao longo da distribuição geográfica de uma espécie, ou seja, um padrão macroecológico, as predições e hipóteses teóricas apresentam ainda mais lacunas de conhecimento. Um dos principais avanços teóricos foi quando o balanço entre fluxo gênico, deriva e seleção natural na determinação dos limites de distribuição e na estrutura espacial de abundância foi levantado nas predições teóricas. Portanto, para avançar no conhecimento, é preciso que os estudos criem um *link* entre processos metapopulacionais e processos em macroescala biogeográfica. A heterogeneidade espacial regional e os componentes em macroescala (condições climáticas e outros fatores abióticos), quando considerados de forma unificada, permitirão compreender o efeito do processo de dispersão *versus* adaptação genética local na abundância e distribuição geográfica contemporânea das espécies.

## REFERÊNCIAS

- Araújo, S.B.L. & Aguiar, M.A.M. (2012). O papel do espaço em modelos ecológicos. *Oecologia Australis*, 16(1):117-26.
- Austin, M.P. (2002). Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157:101-18.
- Bock, C.E. & Ricklefs, R.E. (1983). Range size and local abundance of some North American songbirds: A positive correlation. *American Naturalist*, 122(2):295-9.
- Brown, J.H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist*, 124:255-79.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. (1977). Turnover rates in insular biogeography. Effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58:445-9.
- Caswell, H. (2001). Matrix population models (2<sup>nd</sup> ed.). Sunderland: Sinauer Associates.
- Davies, Z.G. & Pullin, A.S. (2007). Are hedgerows effective corridors between fragments of woodland habitat? An evidence-based approach. *Landscape Ecology*, 22:333-51.
- De Angelis, D.L. & Mooij, W.M. (2005). Individual based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review in Ecology and Evolution*, 36:147-68.
- Frankham, R.; Ballou, J.D. & Briscoe, D.A. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Grimm, V.; Revilla, E.; Berger, U.; Jeltsch, F.; Mooij, W.M.; Railsback, S.F.; Tulke, H.; Weiner, J.; Wiegand, T. & De Angelis, D.L. (2005). Pattern-oriented modeling of agent-based complex systems: Lessons from ecology. *Science*, 310:987-91.
- Gotelli, N.J. (1991). Metapopulation models: The rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *American Naturalist*, 138:768-76.
- Gotelli, N.J. (2007). *Ecologia*. Londrina: Editora Planta.
- Gotelli, N.J. & Kelley, W.G. (1993). A general model of metapopulation dynamics. *Oikos*, 68:36-44.
- Guo, Q.; Taper, M.; Schoenberger, M. & Brandle, J. (2005). Spatial-temporal population dynamics across species range: From center to margin. *Oikos*, 108:47-57.
- Hampe, A. & Petit, R.J. (2005). Conserving biodiversity under climate change: The rear edge matters. *Ecology Letters*, 8:461-7.
- Hanski, I. (1991). Single-species metapopulation dynamics: Concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42:17-38.
- Hanski, I. (1994). A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 63:151-62.
- Harrison, S. & Hastings, A. (1996). Genetic consequences of metapopulation structure. *Trends in Ecology and Evolution*, 11:180-3.
- Hengeveld, R. & Haeck, J. (1982). The distribution of abundance. I. Measurements. *Journal of Biogeography*, 9(4):303-16.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia*, 22:415-27.
- Jepsen, J.U.; Bavecoc, J.M.; Toppinga, C.J.; Verboom, J. & Vos, C.C. (2005). Evaluating the effect of corridors and landscape heterogeneity on dispersal probability: A comparison of three spatially explicit modelling approaches. *Ecological Modelling*, 181:445-59.
- Jongejans, E.; Shea, K.; Skarpaas, O.; Kelly, D. & Ellner, S. (2011). Importance of individual and environmental variation for invasive species spread: A spatial integral projection model. *Ecology*, 92:86-97.
- Jules, E.S. & Shahani, P. (2003). A broader ecological context to habitat fragmentation: Why matrix habitat is

more important than we thought. *Journal of Vegetation Science*, 14:459-64.

Kaiser, H. (1979). The dynamics of populations as the result of the properties of individual animals. *Fortschritte der Zoologie*, 25:109-36.

Kim, T.N.; Underwood, N. & Inouye, B.D. (2013). Insect herbivores change the outcome of plant competition through effects on inter- and intraspecific processes. *Ecology*, 94:1753-63.

Kindlmann, P. & Burel, F. (2008). Connectivity measures: A review. *Landscape Ecology*, 23:879-90.

Kirkpatrick, M. & Barton, N.H. (1997). Evolution of a species' range. *American Naturalist*, 150:1-23.

Leslie, P.H. (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 35:183-212.

Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 15:237-40.

Maguire Basset, J.R. (1973). Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat. *American Naturalist*, 107:213-46.

Martinez-Meyer, E.; Diaz-Porras, D.; Peterson, A.T. & Yanez-Arenas, C. (2012). Ecological niche structure and range wide abundance patterns of species. *Biology Letters*, 9(1):1-5.

McArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton: Princeton University Press.

McGill, B.J. (2006). A renaissance in the study of abundance. *Science*, 314:770-2.

McGill, B.J. & Collins, C. (2003). A unified theory for macroecology based on spatial patterns of abundance. *Evolutionary Ecology Research*, 5:469-92.

Merow, C.; Dahlgren, J.P.; Metcalf, C.J.E.; Childs, D.Z.; Evans, M.E.K.; Jongejans, E.; Record, S.; Rees, M.; Salguero-Gómez, R. & McMahon, S.M. (2014). Advancing population ecology with integral projection models: A practical guide. *Methods in Ecology and Evolution*, 5:99-110.

Metzger, J.P. (2001). O que é ecologia de paisagens? *Biota Neotropica*, 1(1/2): BN00701122001. Disponível em: <http://www.biotaneotropica.org.br/v1n12/pt/abstract?tematicreview+BN00701122001>. (Acesso: 2013 ago.).

Moilanen, A. & Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics: Effect of habitat quality and landscape structure. *Ecology*, 79:2503-15.

Moilanen, A. & Hanski, I. (2006). Connectivity and metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes. In: Krooks, K.R. & Sanjaya, M. (Ed.). *Connectivity conservation*. Cambridge: Cambridge University Press.

Morris, A.J. (1997). *Representing spatial interactions in simple ecological models*. Thesis (PhD in Philosophy), University of Warwick, Coventry.

Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10:58-62.

Rivadeneira, M.M.; Hernáez, P.; Baeza, J.A.; Boltaña, S.; Cifuentes, M.; Correa, C.; Cuevas, A.; del Valle, E.; Hinojosa, I.; Ulrich, N.; Valdivia, N.; Vásquez, N.; Zander, A. & Thiel, M. (2010). Testing the abundant-centre hypothesis using intertidal porcelain crabs along the Chilean coast: Linking abundance and life-history variation. *Journal of Biogeography*, 37:486-98.

Rocha, N.C. & Botta, V. (2009). Dinâmica populacional aplicada à população de Adamantina. *Omnia Exatas*, 2:(2)56-65.

Sagarin, R.D. & Gaines, S.D. (2002). The 'abundant centre' distribution: To what extent is it a biogeographical rule? *Ecology Letters*, 5:137-47.

Sagarin, R.D. & Gaines, S.D. (2006). Recent studies improve understanding of population dynamics across species range. *Oikos*, 115:386-7.

Sagarin, R.D.; Gaines, S.D. & Gaylord, B. (2006). Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(9):524-30.

Segelbacher, G.; Cushman, S.A.; Epperson, B.K.; Fortin, M.J.; Francois, O.; Hardy, J.; Holderegger, R.; Taberlet, P.; Waits, L.P.; Manel, S. (2010). Applications of landscape genetics in conservation biology: Concepts and challenges. *Conservation Genetics*, 11(2):375-85.

Segurado, P. & Araújo, M.B. (2004). An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, 31:1555-68.

Svenning, J.C.; Gravel, D.; Holt, R.D.; Schurr, F.M.; Thuiller, W.; Münkemüller, T.; Schiffrers, K.H.; Dullinger, S.; Edwards Jr, T.C.; Hickler, T.; Higgins, S.I.; Nabel, J.E.M.S.; Pagel, J.P. & Normand, S. (2014). The influence of interspecific interactions on species range expansion rates. *Ecography*, 37:1-12.

Singer, A.; Travis, J.M.J. & Johst, K. (2013). Interspecific interactions affect species and community responses to climate shifts. *Oikos*, 122(3):358-66.

Slatkin, M. (1985). Gene flow in natural populations. *Annual Review in Ecology and Systematic*, 16:393-430.

Tilman, D. & Kareiva, P. (1997). *Spatial ecology: The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. New Jersey: Princeton University Press.

Tischendorf, L. & Fahrig, L. (2000). How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology*, 15:633-41.

- Thuiller, W.; Albert, C.H.; Dubuis, A.; Randin, C. & Guisan, A. (2010). Variation in habitat suitability does not always relate to variation in species' plant functional traits. *Biology Letters*, 23:120-3.
- Torres, N.M.; DeMarco-Júnior, P.; Santos, T.; Silveira, L.; Jácomo, A.T.A. & Diniz-Filho, J.A.F.(2012). Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. *Diversity and Distribution*, 18:615-27.
- Vanderwal, J.; Shoo, L.P.; Johnson, C.N. & Williams, S.E. (2009). Abundance and the environmental niche: Environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance. *American Naturalist*, 174:282-91.
- Vogt, P.; Riitters, K.H.; Iwanowski, M.; Estreguil, C.; Kozak, J. & Soile, P.(2007). Mapping landscape corridors. *Ecological Indicator*, 7:481-8.
- Von Neumann, J. (1966). Theory of self-reproducing automata. Urbana: University of Illinois Press.
- Vucetich, J.A. & Waite, T.A. (2003). Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: Null hypotheses for landscape conservation genetics. *Conservation Genetics*, 4:639-45.
- Wade, M.J. & McCauley, D.E. (1988). Extinction and colonization: Their effects on the genetic differentiation of local populations. *Evolution*, 42:995-1005.
- Wagner, V.; Von Wehrden, H.; Wesche, K.; Fedulin, A.; Sidorova, T. & Hensen, T. (2010). Similar performance in central and range-edge populations of a Eurasian steppe grass under different climate and soil pH regimes. *Ecography*, 34:498-506.

Recebido: maio 13, 2016  
Versão final: junho 29, 2016  
Aprovado: agosto 24, 2016

