

## AS IMPLICAÇÕES ECOLÓGICAS DA VARIAÇÃO INTRAPOPULACIONAL

---

*Márcio S. Araújo  
Sérgio F. dos Reis*

A teoria ecológica foi construída sob a suposição de que os indivíduos de uma população são ecologicamente equivalentes, possuindo as mesmas probabilidades de sobrevivência e reprodução, interagindo com os mesmos competidores, predadores e parasitas, consumindo os mesmos recursos alimentares. Há crescente evidência empírica, no entanto, de que os indivíduos de uma população podem variar substancialmente em relação a seus atributos ecológicos. Nos últimos anos, modelos ecológicos populacionais e de interações entre espécies têm incorporado diferentes formas de variação ecológica intrapopulacional. Em geral, tal variação estabiliza as dinâmicas ecológicas, aumentando tanto a persistência das populações quanto a coexistência de competidores e predadores (parasitas) e suas presas (hospedeiros). Por um lado, a maioria dos modelos tem caráter eminentemente fenomenológico, o que dificulta a compreensão dos mecanismos subjacentes ao efeito estabilizador desse tipo de variação. Por outro lado, um princípio unificador refere-se ao fato de que a variação ecológica intrapopulacional exerce maior influência nas dinâmicas ecológicas não-lineares do que nas lineares. Cabe então aos empiricistas determinar a forma e a frequência de dinâmicas ecológicas não-lineares em populações naturais, como forma de melhor subsidiar os modelos ecológicos e apontar os sistemas naturais em que se espera que a variação intrapopulacional tenha papel preponderante.

## LES IMPLICATIONS ÉCOLOGIQUES DE LA VARIATION DES INDIVIDUS À L'INTÉRIEUR D'UNE POPULATION

---

La théorie écologique classique a été bâtie sur l'hypothèse selon laquelle les individus d'une population sont écologiquement équivalents, possèdent les mêmes probabilités de survivre et de se reproduire, interagissent avec les mêmes compétiteurs, prédateurs et parasites et consomment les mêmes ressources alimentaires. Il y a cependant aujourd'hui une évidence empirique témoignant que les individus d'une population peuvent varier substantiellement leurs attributs écologiques. Les dernières années, des modèles écologiques de populations aussi bien que d'interactions entre les espèces ont introduit de différentes formes de variation écologique intrapopulation. Celle-ci en général rend stables les dynamiques écologiques, en augmentant aussi bien la persistance des populations que la coexistence des compétiteurs et prédateurs (des parasites) et leurs proies (des hôtes). La plupart des modèles présente d'autre part un caractère éminemment phénoménologique, ce qui rend difficile la compréhension des mécanismes sous-jacents à l'effet stabilisateur de ce type de variation. Le fait que la variation écologique à l'intérieur d'une population exerce une influence plus grande dans les dynamiques écologiques non-linéaires que dans les dynamiques linéaires peut être un principe d'unification. C'est alors aux empiristes de déterminer la forme et la fréquence des dynamiques écologiques non-linéaires dans les populations naturelles, pour perfectionner les modèles écologiques et pour signaler dans quels systèmes naturels on s'attend que la variation des populations puisse jouer un rôle véritablement important.

## Introdução

A teoria ecológica clássica, como parte da ecologia matemática, baseia-se na aproximação do campo-médio – um formalismo matemático originado na física teórica.<sup>1</sup> No contexto desse formalismo, supõe-se que o sistema ecológico de interesse é homogêneo, no sentido de que os indivíduos interagem igualmente uns com os outros e com seu ambiente e, portanto, são ecologicamente equivalentes.<sup>2</sup> Isso significa dizer que na maioria dos modelos ecológicos clássicos existe a suposição implícita de que todos os indivíduos de uma população utilizam-se dos mesmos recursos e interagem com os mesmos competidores, predadores e parasitas.<sup>3</sup> Sob essa suposição, portanto, as médias populacionais são adequadas para descrever as dinâmicas ecológicas e evolutivas.<sup>4</sup> Tomemos como exemplo o modelo de crescimento populacional dependente de densidade<sup>5</sup>

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) \quad (1)$$

em que  $N$  é o tamanho da população,  $r$  é a taxa intrínseca de crescimento e  $K$  é a capacidade de suporte. Nessa equação, a taxa de crescimento populacional  $dN/dt$  é alterada pela simples mudança do tamanho da população, independentemente da sua composição, ou seja, todos os indivíduos têm o mesmo impacto sobre a dinâmica populacional independentemente de sua classe etária, seu sexo ou seu fenótipo. Vale notar que, no caso dos modelos de crescimento populacional, uma importante exceção são os modelos matriciais inicialmente propostos por Leslie<sup>6</sup>, incorporando estrutura etária, e por Williamson<sup>7</sup> incorporando heterogeneidade entre os sexos. A suposição de homogeneidade ecológica entre os indivíduos de uma população também aparece em modelos de interação entre duas espécies, como por exemplo o modelo de competição interespecífica de Lotka-Volterra<sup>8</sup>

(2a)

(2b)

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left( 1 - \frac{(N_1 + a_{12} N_2)}{K_1} \right) \quad \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left( 1 - \frac{(N_2 + a_{21} N_1)}{K_2} \right)$$

em que  $N_1$  e  $N_2$  representam os tamanhos populacionais das espécies 1 e 2, respectivamente,  $r_1$  e  $r_2$  suas respectivas taxas intrínsecas de crescimento e  $K_1$  e  $K_2$  suas respectivas capacidades de suporte. O grau de interferência competi-

- <sup>1</sup> DIECKMANN, U. & METZ, J. A. J. *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2004.
- <sup>2</sup> WEISS, P. Hypothèse du champ molleculaire et propriétés ferromagnétiques. *Journal de Physique*, 6:661-690, 1907.
- <sup>2</sup> DURRETT, R. & LEVIN, S. A. The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology*, 46:363-394, 1994.
- <sup>3</sup> BOLNICK, D. I. *et al.* The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, 161(1): 1-28, 2003.
- <sup>4</sup> PASCUAL, M. Computational Ecology: From the Complex to the Simple and Back. *PLoS Computational Biology*, 1(2):101-105, 2005.
- <sup>4</sup> PASCUAL, M. & LEVIN, S. A. From individuals to population densities: searching for the intermediate scale of non-trivial determinism. *Ecology*, 80:2225-2236, 1997.
- <sup>5</sup> ROUGHGARDEN, J. *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction*. New York: Macmillan, 1979.
- <sup>6</sup> LESLIE, P. H. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33(3):183-212, 1945.
- LESLIE, P. H. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35(3-4):213-245, 1948.
- <sup>7</sup> WILLIAMSON, M. H. Some extentions in the use of matrices in population theory. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 21:13-17, 1959.
- <sup>8</sup> ROUGHGARDEN, J. *Op. cit.*

<sup>9</sup> ROUGHGARDEN, J. *Op. cit.*

<sup>10</sup> BOLNICK, D. I. *et al.* *Op. cit.*

<sup>11</sup> BRECKLING, B.; MIDDELHOF, U. & REUTER, H. Individual-based models as tools for ecological theory and application: Understanding the emergence of organizational properties in ecological systems. *Ecological Modelling*, 194:102-113, 2006.

<sup>12</sup> WERNER, E. E. & GILLIAM, J. F. The Ontogenetic Niche and Species Interactions in Size-Structured Populations. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 15:393-425, 1984. POLIS, G. A. Age structure component of niche width and intra-specific resource partitioning: can age groups function as ecological species? *American Naturalist*, 123(4): 541-564, 1984.

<sup>13</sup> SLATKIN, M. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution*, 38(3):622-630, 1984.

SHINE, R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64(4):419-461, 1989.

<sup>14</sup> SKÚLASON, S. & SMITH, T. B. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(9):366-370, 1995.

SMITH, T. B. & SKÚLASON, S. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 27:111-113, 1996.

<sup>15</sup> BOLNICK, D. I. *et al.* *Op. cit.*

<sup>16</sup> TEBBICH, S. *et al.* Feeding behavior of four arboreal Darwin's finches: adaptations to spatial and seasonal variability. *Condor*, 106:95-105, 2004.

MARTINS, E. G. *et al.* Sex and season affect individual-level diet variation in the Neotropical didelphid marsupial *Gracilinanus microtarsus* (Didelphidae). *Biotropica*, 40(1):132-135, 2008.

va exercido pela espécie 1 sobre a espécie 2 é modelado por  $a_{21}$  enquanto que o grau de interferência competitiva de 2 sobre 1 é dado por  $a_{12}$ . É importante notar que qualquer aumento no tamanho de 1 tem o mesmo impacto sobre 2 (equação 2b), independente de qual(is) classe(s) de indivíduos (por exemplo, idade, sexo, fenótipo) é mais abundante em 1 – o mesmo vale para o efeito de 2 sobre 1. Na mesma linha, no modelo presa-predador de Lotka-Volterra<sup>9</sup>

$$\frac{dN}{dt} = rN - CNP \quad (3a) \qquad \frac{dP}{dt} = -mP + gCNP \quad (3b)$$

em que  $N$  é o número de presas,  $P$  o número de predadores,  $r$  é a taxa intrínseca de crescimento da presa,  $C$  é uma constante que mede a taxa de captura da presa pelo predador quando estes se encontram – a taxa de encontro é dada pelo produto  $NP$  – e  $g$  é a eficiência de conversão de presas em novos predadores, podemos notar que todas as presas são igualmente suscetíveis ao predador (equação 3a) e todos os predadores são igualmente beneficiados pelo número de presas (equação 3b).

Essa simplificação, inerente à modelagem matemática dos fenômenos naturais em geral e, conseqüentemente, dos fenômenos ecológicos em particular, tem, no entanto, convivido com a percepção de que os indivíduos que constituem as populações naturais podem apresentar variação ecológica substancial.<sup>10</sup> Essa variação intrapopulacional pode emergir em diferentes escalas de complexidade de organização – desde indivíduos até agregados de indivíduos.<sup>11</sup> Fatores endógenos óbvios que podem gerar esse tipo de variação incluem mudanças ontogenéticas no nicho ecológico, em que jovens e adultos consomem recursos diferentes<sup>12</sup>, o sexo, em que machos e fêmeas, em função de diferenças morfológicas, fisiológicas e comportamentais, em muitos casos relacionadas à reprodução, consomem recursos distintos<sup>13</sup> e classes fenotípicas discretas, em que as populações apresentam morfotipos que consomem recursos diferentes<sup>14</sup>. Um tipo de variação menos óbvio, porém igualmente importante, refere-se ao caso em que os indivíduos de uma população apresentam variação em seus nichos que não pode ser atribuída nem a sua classe etária, nem ao seu sexo, nem a qualquer tipo de descontinuidade fenotípica, fenômeno este recentemente definido como “especialização individual”<sup>15</sup> (figura 1). Vale notar que fatores exógenos relativos ao ambiente em que os organismos vivem podem interagir de maneira complexa com os fatores endógenos para gerar variação ecológica intrapopulacional.<sup>16</sup>

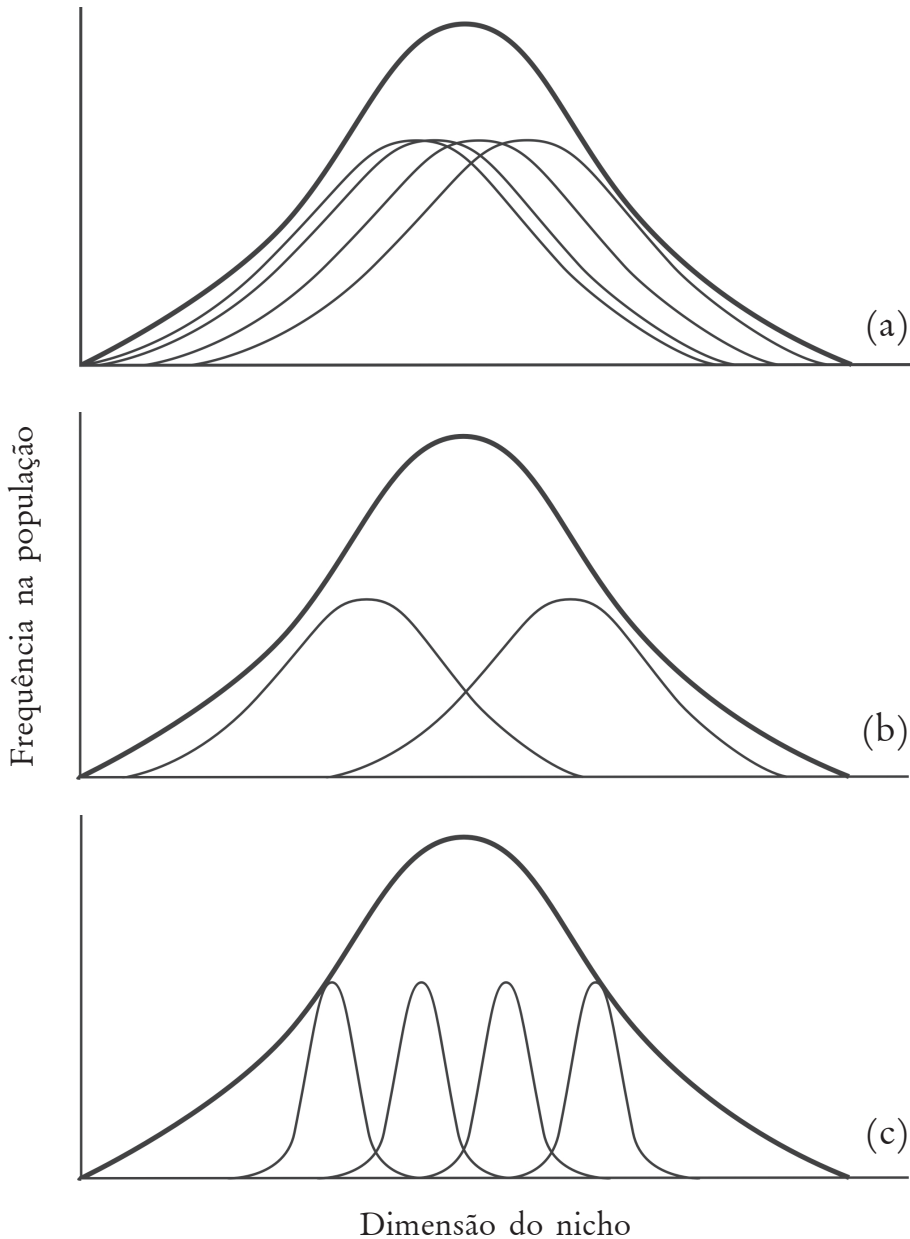


Figura 1: Diagrama esquemático que mostra como os indivíduos podem dividir o nicho populacional (curva grossa). (a) ausência de variação intrapopulacional: os nichos individuais (curvas finas) se sobrepõem amplamente ao nicho populacional. (b) a população é formada por dois grupos de indivíduos, cada grupo especializado em uma porção do nicho populacional; esses grupos podem corresponder a classes etárias, sexos ou classes fenotípicas discretas. (c) especialização individual: a variação intrapopulacional se dá no nível do indivíduo. Populações naturais podem apresentar uma mistura desses três casos idealizados. As curvas Gaussianas usadas aqui podem ser maus descritores dos nichos de algumas populações naturais, mas servem para ilustrar o conceito de variação intrapopulacional.

Apesar de relativamente negligenciada pela teoria ecológica, a variação ecológica intrapopulacional, em suas diferentes formas, é um fenômeno comum na natureza, presente em um grande número de espécies de vertebrados e invertebrados.<sup>17</sup> Esse fato, por sua vez, nos coloca diante da seguinte questão: a variação intrapopulacional de atributos ecológicos pode alterar qualitativa ou quantitativamente as dinâmicas ecológicas de populações e comunidades ou esse nível adicional de complexidade pode ser ignorado pela teoria ecológica? O objetivo deste artigo é revisar a literatura existente sobre o efeito da variação ecológica intrapopulacional sobre as dinâmicas ecológicas populacional, de comunidades e de ecossistemas, na tentativa de responder essa questão.

### Implicações ecológicas

Nos últimos vinte anos, modelos envolvendo uma ou mais espécies têm investigado o efeito da incorporação da variação intrapopulacional em parâmetros ecológicos nas dinâmicas ecológicas. Abaixo, apresentamos esses modelos e seus principais resultados.

#### *Modelos populacionais*

Nesta categoria de modelos, as dinâmicas ecológicas de populações manifestando algum tipo de variação ecológica intrapopulacional são comparadas às dinâmicas dos mesmos modelos em que não há esse tipo de variação (tabela 1). Todos os modelos analisados nesta categoria são discretos, ou seja, os indivíduos se reproduzem em intervalos discretos, e, portanto, o tamanho populacional no tempo  $t+1$ ,  $N_{t+1}$ , é função do tamanho populacional no tempo  $t$ ,  $N_t$ . Além disso, existe uma predominância de modelos analíticos nesta categoria de modelos (tabela 1).

Um subconjunto desses modelos investiga o efeito da variação individual nas probabilidades de sobrevivência e fecundidade no tempo  $t$  sobre a variância do tamanho populacional no tempo  $t+1$ ,  $S^2_{N_{t+1}}$ .<sup>18</sup> A importância desses modelos reside no fato de que  $S^2_{N_{t+1}}$  é na verdade uma medida indireta do risco de extinção da população, especialmente em se tratando de populações pequenas. Isso se deve ao fato de que em populações pequenas  $N$  está relativamente próximo de zero e, portanto, maiores valores de  $S^2_{N_{t+1}}$  implicam maior risco de extinção. Uma série desses modelos concluiu que se existe variação não-aleatória nos parâ-

<sup>17</sup> BOLNICK, D. I. *et al.* *Op. cit.*  
WERNER, E. E. & GILLIAM, J. F. *Op. cit.*  
SHINE, R. *Op. cit.*  
SMITH, T. B. & SKÚLASON, S. *Op. cit.*

<sup>18</sup> CONNER, M. M. & WHITE, G. C. Effects of individual heterogeneity in estimating the persistence of small populations. *Natural Resource Modeling*, 12(1):109-127, 1999.  
FOX, G. A. Extinction risk of heterogeneous populations. *Ecology*, 86(5):1191-1198, 2005.  
FOX, G. A. & KENDALL, B. E. Demographic stochasticity and the variance reduction effect. *Ecology*, 83(7):1928-1934, 2002.  
KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Unstructured individual variation and demographic stochasticity. *Conservation Biology*, 17(4):1170-1172, 2003.  
KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Variation among individuals and reduced demographic stochasticity. *Conservation Biology*, 16(1):109-116, 2002.  
VINDENES, Y.; ENGEN, S. & SAETHER, B. E. Individual heterogeneity in vital parameters and demographic stochasticity. *American Naturalist*, 171(4):455-467, 2008.  
MELBOURNE, B. A. & HASTINGS, A. Extinction risk depends strongly on factors contributing to stochasticity. *Nature*, 454:100-103, 2008.

- metros demográficos individuais,  $s^2_{N_{t+1}}$  é sempre reduzida, diminuindo portanto o risco de extinção das populações.<sup>19</sup> Esses resultados são corroborados pelo modelo numérico de Conner & White<sup>20</sup> que, usando uma medida de persistência das populações (tabela 1), concluíram que a variação intrapopulacional aumenta a persistência populacional. Neste modelo, no entanto, a variação individual nos parâmetros demográficos é estocástica, o que contradiz em parte os resultados dos modelos anteriores. Dois outros modelos nessa categoria parecem contradizer ainda mais esses resultados, um deles parcialmente<sup>21</sup>, o outro de forma completa<sup>22</sup>. O modelo matricial de Vindenes *et al.*<sup>23</sup> concluiu que a variação individual não-aleatória nos parâmetros demográficos pode aumentar ou diminuir  $s^2_{N_{t+1}}$ , dependendo dos valores dos parâmetros usados. Além disso, os autores observaram que se não existe variação individual de fecundidade, a variação das probabilidades de sobrevivência não tem nenhum efeito sobre  $s^2_{N_{t+1}}$ . Melbourne & Hastings<sup>24</sup>, por sua vez, usando um modelo estocástico de Ricker, concluíram que a variação não-aleatória nos parâmetros demográficos na verdade aumenta  $s^2_{N_{t+1}}$ . Esses autores também apresentam resultados empíricos envolvendo um experimento com besouros da espécie *Tribolium castaneum*, corroborando seus resultados teóricos.
- Dois outros modelos, um analítico<sup>25</sup> e outro numérico<sup>26</sup>, analisaram o efeito da variação intrapopulacional na sensibilidade à dependência de densidade (sensibilidade à competição intraespecífica) sobre a estabilidade populacional (tabela 1). Uma diferença importante entre os dois modelos é que no primeiro a diferença se dá no nível individual, enquanto que no segundo existe variação entre coortes, em que os indivíduos de uma mesma coorte são idênticos. No modelo de Doebeli & de Jong<sup>27</sup> a base da variação é genética, enquanto que no de Lindström & Kokko<sup>28</sup> a diferença entre as coortes é determinada pelo seu ano de nascimento (efeito da coorte). Ambos os modelos usam a mesma função não-linear para modelar a dependência de densidade.<sup>29</sup> Uma característica dos modelos populacionais que usam essa função é que eles são intrinsecamente instáveis – vale notar que neste caso a instabilidade é determinística –, e tanto a variação individual quanto a variação entre coortes estabilizam a dinâmica populacional desses modelos.<sup>30</sup> Se a inclinação da função diminui o suficiente, no entanto, tornando-a mais achatada (mais “linear”), existe uma mudança qualitativa no modelo: ele se torna intrinsecamente estável.
- <sup>19</sup> FOX, G. A. Extinction risk of heterogeneous populations. *Op. cit.*  
 FOX, G. A. & KENDALL, B. E. Demographic stochasticity and... *Op. cit.*  
 KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Unstructured individual variation... *Op. cit.*  
 KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Variation among individuals and... *Op. cit.*
- <sup>20</sup> CONNER, M. M. & WHITE, G. C. *Op. cit.*
- <sup>21</sup> VINDENES, Y.; ENGEN, S. & SAETHER, B. E. *Op. cit.*
- <sup>22</sup> MELBOURNE, B. A. & HASTINGS, A. *Op. cit.*
- <sup>23</sup> VINDENES, Y.; ENGEN, S. & SAETHER, B. E. *Op. cit.*
- <sup>24</sup> MELBOURNE, B. A. & HASTINGS, A. *Op. cit.*
- <sup>25</sup> DOEBELI, M. & DE JONG, G. Genetic variability in sensitivity to population density affects the dynamics of simple ecological models. *Theoretical Population Biology*, 55:37-52, 1999.
- <sup>26</sup> LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. Cohort effects and population dynamics. *Ecology Letters*, 5:338-344, 2002.
- <sup>27</sup> DOEBELI, M. & DE JONG, G. *Op. cit.*
- <sup>28</sup> LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*
- <sup>29</sup> MAYNARD SMITH, J. & SLATKIN, M. The stability of predator-prey systems. *Ecology*, 54:384-391, 1973.
- <sup>30</sup> DOEBELI, M. & DE JONG, G. *Op. cit.*  
 LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*

**Tabela 1:** Sumário dos modelos avaliados no presente artigo. C: competição interespecífica; PP: presa-predador; PH: parasita-hospedeiro; N: tamanho populacional.

Escala de organização biológica	Tipo de modelo	Variação intrapopulacional	Variável resposta	Efeito da variação intrapopulacional	Referências
Populacional	Analítico, discreto	Parâmetros demográficos <sup>a</sup>	Variância demográfica <sup>b</sup> ( $S^2_{N_{t+1}}$ )	Diminuição de $S^2_{N_{t+1}}$	Fox & Kendall, 2002 Kendall & Fox, 2002, 2003 Fox, 2005
Populacional	Númerico, discreto	Parâmetros demográficos	Persistência das populações <sup>c</sup>	Aumento da persistência	Conner & White, 1999
Populacional	Analítico, discreto, matricial	Parâmetros demográficos	Variância demográfica ( $S^2_{N_{t+1}}$ )	Diminuição, aumento ou nenhum efeito sobre $S^2_{N_{t+1}}$	Vindenes <i>et al.</i> , 2008
Populacional	Analítico, discreto	Parâmetros demográficos	Variância demográfica ( $S^2_{N_{t+1}}$ )	Aumento de $S^2_{N_{t+1}}$	Melbourne & Hastings, 2008
Populacional	Analítico, discreto	Sensibilidade à dependência de densidade	Estabilidade do tamanho populacional	Maior estabilidade	Doebeli & de Jong, 1999
Populacional	Númerico, discreto	Sensibilidade à dependência de densidade <sup>d</sup>	Estabilidade do tamanho populacional	Maior ou menor estabilidade	Lindstrom & Kokko, 2002
Populacional	Analítico, discreto	Tempo de maturação <sup>e</sup>	Estabilidade do tamanho populacional	Maior ou menor estabilidade	Filin & Ovadia, 2007
Populacional	Analítico, discreto	Taxa de consumo dos recursos	Estabilidade do tamanho populacional	Maior estabilidade	Lomnicki, 1980
Populacional	Númerico, discreto	Taxa de consumo dos recursos	Tempo até extinção da população	Aumento do tempo até extinção	Uchmanski, 2000
Duas espécies (C)	Númerico, discreto	Sensibilidade à competição intra e interespecífica	Coexistência	Facilita coexistência	Begon & Wall, 1987
Duas espécies (C)	IBM <sup>f</sup> , discreto, espacialmente explícito	Sensibilidade à competição intra e interespecífica	Coexistência	Facilita coexistência	Lankau, 2009
Duas espécies (C)	Númerico, discreto	Componente BPC <sup>g</sup> do nicho populacional	Coexistência	Facilita coexistência	Täper & Case, 1985
Duas espécies (PP, PH)	Númerico, discreto	Susceptibilidade dos hospedeiros e habilidade competitiva das presas	Estabilidade, coexistência	Aumenta a estabilidade e facilita coexistência	Doebeli & Koella, 1994
Duas espécies (PH)	Analítico, contínuo	Susceptibilidade ao parasita	Estabilidade	Aumenta a estabilidade do parasita	Dye & Hasibeder, 1986
Duas espécies (PP, PH)	Analítico, contínuo	Taxa de ataque do predador	Coexistência	Facilita coexistência	Okuyama, 2008
Duas espécies (PP)	Númerico, discreto	Taxa de ataque do predador	Estabilidade, coexistência	Facilita coexistência	Maynard Smith & Slatkin, 1973
Duas espécies (PP)	Númerico, discreto	Taxa de ataque do predador	Coexistência	Facilita coexistência	Doebeli, 1997
Duas espécies (PP)	Númerico, discreto	Fecundidade da presa e susceptibilidade ao predador	Tamanho populacional da presa	Aumento do tamanho populacional	Hartt & Haefner, 1998
Duas espécies (PP)	Analítico, contínuo	Taxa de ataque do predador	Estabilidade	Aumenta a estabilidade	Saloniemi, 1993
Comunidade	Númerico, discreto, espacialmente explícito	Diferentes genótipos <sup>h</sup>	Riqueza da comunidade, tempo até extinção de 10% das espécies	Aumento do tempo de extinção, promovendo coexistência	Vellend, 2006
Comunidade	Númerico, discreto, espacialmente explícito	Tamanho dos indivíduos (herbívoros)	Abundância das plantas	Aumento da abundância das plantas	Ovadia <i>et al.</i> , 2007
Comunidade/Ecosistema	IBM, discreto, espacialmente explícito	Diferentes genótipos <sup>i</sup>	Produtividade primária	Aumento da produtividade primária	Patchespky <i>et al.</i> , 2007

**a:** probabilidade de sobrevivência e fecundidade de cada indivíduo. **b:** variância do tamanho populacional  $N$  na geração seguinte. **c:** as populações foram simuladas por 100 gerações; a persistência é medida pela proporção de populações sobreviventes após 100 gerações. **d:** neste caso a variação não é individual, mas entre diferentes coortes; os indivíduos de uma mesma coorte são idênticos. **e:** tempo desde o nascimento até a maturidade sexual (início da atividade reprodutiva); dependente do tamanho ao nascer, que varia entre os indivíduos. **f:** “individual-based model”. **g:** “between-phenotype component”; corresponde ao componente da variação no nicho populacional devido à variação entre os fenótipos da população. **h:** cada genótipo explora uma região específica do eixo de recursos. **i:** os genótipos diferem em características fisiológicas relacionadas à taxa de absorção e capacidade de armazenamento de nutrientes.

<sup>31</sup> Conforme LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*

<sup>32</sup> LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*

<sup>33</sup> FILIN, I. & OVADIA, O. Individual size variation and population stability in a seasonal environment: a discrete-time model and its calibration using grasshoppers. *American Naturalist*, 170(5):719-733, 2007.

<sup>34</sup> FILIN, I. & OVADIA, O. *Op. cit.*

<sup>35</sup> DOEBELI, M. & DE JONG, G. *Op. cit.*

<sup>36</sup> LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*

<sup>37</sup> LOMNICKI, A. Regulation of population density due to individual differences and patchy environment. *Oikos*, 35(2):185-193, 1980.  
UCHMANSKI, J. Individual variability and population regulation: an individual-based model. *Oikos*, 90(3): 539-548, 2000.

<sup>38</sup> UCHMANSKI, J. *Op. cit.*

<sup>39</sup> BEGON, M. & WALL, R. Individual variation and competitor coexistence: a model. *Functional Ecology*, 1(3):237-241, 1987.

<sup>40</sup> LANKAU, R. A. Genetic Variation Promotes Long-Term Coexistence of *Brassica nigra* and Its Competitors. *American Naturalist*, 174(2):E40-E53, 2009.

<sup>41</sup> BEGON, M. & WALL, R. *Op. cit.*

Sendo assim, toda a instabilidade da dinâmica se deve à estocasticidade ambiental (por exemplo, variação nas condições ambientais entre anos sucessivos<sup>31</sup>) – ou seja, a instabilidade da dinâmica deixa de ser determinística e passa a ser estocástica. Uma consequência disso é que o efeito da variação entre coortes também sofre uma mudança qualitativa, a qual passa a desestabilizar a dinâmica populacional ao potencializar o efeito da estocasticidade ambiental<sup>32</sup>. Esses resultados parecem contradizer os resultados observados por Filin & Ovadia<sup>33</sup>, em que a variação individual no tempo de maturação dos indivíduos desestabiliza a dinâmica populacional no modelo determinístico, mas a estabiliza no modelo estocástico. Vale notar que Filin & Ovadia<sup>34</sup> também usaram uma função não-linear (modelo de Ricker) para modelar a dependência de densidade, ainda que diferente da função usada por Doebeli & de Jong<sup>35</sup> e Lindström & Kokko<sup>36</sup>, o que indica que os resultados observados dependem do modelo escolhido.

Finalmente, dois modelos, um analítico e outro numérico, investigando o efeito da variação individual na taxa de consumo dos recursos<sup>37</sup>, concluíram que a variação individual estabiliza as dinâmicas populacionais e promove sua persistência ao longo do tempo (tabela 1). Um resultado importante observado por Uchmanski<sup>38</sup> reside no fato de que a relação entre o grau de variação individual e os tempos até a extinção não é monotônica: a persistência das populações é maximizada para graus intermediários de variação individual.

### *Modelos de competição interespecífica*

Existem poucos modelos na literatura investigando o efeito da variabilidade ecológica intrapopulacional sobre a dinâmica competitiva entre duas espécies (tabela 1). Apesar do pequeno número, os modelos disponíveis convergem para um mesmo resultado geral: a variação intrapopulacional facilita a coexistência entre espécies competidoras. Todos os modelos nesta categoria são numéricos e, como no caso dos modelos populacionais, discretos.

Dois desses modelos investigam o efeito da variação entre fenótipos<sup>39</sup> ou genótipos<sup>40</sup> no grau de sensibilidade aos efeitos da competição intra e interespecífica. O modelo de Begon & Wall<sup>41</sup> usa a equação de Lotka-Volterra, e, na ausência de variação intrapopulacional, o competidor superior exclui o inferior em todos os casos, enquanto que se há variação as espécies podem coexistir. Resultados seme-



<sup>42</sup> LANKAU, R. A. *Op. cit.*

<sup>43</sup> TAPER, M. L. & CASE, T. J. Quantitative genetic models for the coevolution of character displacement. *Ecology*, 66(2):355-371, 1985.

<sup>44</sup> DOEBELI, M. & KOELLA, J. C. Sex and Population Dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 257(1348):17-23, 1994.

DYE, C. & HASIBEDER, G. Population dynamics of mosquito-borne disease: effects of flies which bite some people more frequently than others. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 80:69-77, 1986.

HARTT, L. & HAEFNER, J. W. How Phenotypic Variation and Life History Trait Correlation Enhance Mean Fitness in Prey Populations. *Theoretical Population Biology*, 54:50-61, 1998.

<sup>45</sup> MAYNARD SMITH, J. & SLATKIN, M. *Op. cit.*

OKUYAMA, T. Individual behavioral variation in predator-prey models. *Ecological Research*, 23:665-671, 2008.

DOEBELI, M. Genetic variation and the persistence of predator-prey interactions in the Nicholson-Bailey model. *Journal of Theoretical Biology*, 188(1):109-120, 1997.

SALONIEMI, I. A Coevolutionary Predator-Prey Model with Quantitative Characters. *American Naturalist*, 141(6): 880-896, 1993.

<sup>46</sup> MAYNARD SMITH, J. & SLATKIN, M. *Op. cit.*

DOEBELI, M. & KOELLA, J. C. *Op. cit.*

DYE, C. & HASIBEDER, G. *Op. cit.*

OKUYAMA, T. *Op. cit.*

DOEBELI, M. *Op. cit.*

SALONIEMI, I. *Op. cit.*

<sup>47</sup> HARTT, L. & HAEFNER, J. W. *Op. cit.*

<sup>48</sup> ROUGHGARDEN, J. *Op. cit.*

lhantes foram obtidos por Lankau<sup>42</sup>, em que a variabilidade intrapopulacional ampliou o espaço paramétrico no qual os competidores coexistem. Em um outro modelo, os fenótipos que compõem a população diferem nos seus nichos.<sup>43</sup> Esse modelo não investiga diretamente a coexistência das espécies competidoras, mas sim a sua capacidade de se diferenciarem, como forma de mitigar os efeitos da competição (deslocamento de caracteres), o que, por sua vez, facilita sua coexistência. Um importante resultado do modelo é que a ocorrência de variação interindividual no uso dos recursos torna as interações competitivas dependentes de frequência, facilitando o deslocamento de caracteres e, conseqüentemente, a coexistência entre as espécies.

### *Modelos presa-predador e parasita-hospedeiro*

Por uma questão de simplicidade, usaremos os termos “presa” para nos referirmos tanto a presas quanto a hospedeiros e o termo “predador” para nos referirmos a predadores e parasitas. Parece haver equilíbrio entre as abordagens analíticas e numéricas nessa categoria de modelos (tabela 1). Como no caso dos modelos de competição interespecífica, a variabilidade ecológica nas presas e/ou predadores ou em ambos tende a estabilizar as dinâmicas das populações de presas e predadores e promover a sua coexistência (tabela 1).

Alguns dos estudos investigam o efeito da variação intrapopulacional na susceptibilidade das presas aos seus predadores<sup>44</sup>, enquanto que outros modelam a variação nas taxas de ataque na população de predadores<sup>45</sup>. Apesar de parecerem diferentes, essas duas abordagens, na verdade, revelam efeito semelhante, qual seja o de criar “refúgios” para as presas – seja pela habilidade de alguns indivíduos em escapar dos seus predadores, seja pela ineficiência de alguns indivíduos em capturar suas presas – e dessa forma estabilizar a dinâmica da interação.<sup>46</sup> Outros efeitos possíveis incluem ainda o aumento do tamanho populacional da presa no equilíbrio<sup>47</sup>, o que pode ter implicações para a sua persistência ao longo do tempo, diminuindo seu risco de extinção. Além disso, modelos presa-predador clássicos (por exemplo, Rosenzweig-MacArthur, Nicholson-Bailey, Lotka-Volterra) apresentam uma dinâmica conhecida na literatura ecológica como “paradoxo do enriquecimento”, em que o aumento da capacidade de suporte da presa (enriquecimento do sistema) leva à extinção da presa e do seu predador.<sup>48</sup> O enriquecimento do sistema nesses casos leva à formação de ciclos-limite de amplitudes cada vez maiores, causando a

<sup>49</sup> OKUYAMA, T. *Op. cit.*

<sup>50</sup> DOEBELI, M. *Op. cit.*

<sup>51</sup> DOEBELI, M. & KOELLA, J. C. *Op. cit.*

extinção da presa e, como consequência, a do predador. Nos modelos de Okuyama<sup>49</sup>, que usa a equação de Rosenzweig-MacArthur, e de Doebeli<sup>50</sup>, que usa a equação de Nicholson-Bailey, a variação nas taxas de ataque do predador diminui sensivelmente a amplitude dos ciclos-limite, promovendo a coexistência entre presa e predador em uma ampla região do espaço paramétrico, que inclui valores extremos de enriquecimento. Finalmente, o modelo presa-predador de Doebeli & Koella<sup>51</sup> é, na verdade, um híbrido de modelo presa-predador e de competição interespecífica. Duas presas competem por recursos e compartilham um predador. Uma das espécies de presa é competitivamente superior, e, no caso mais simples, na ausência de variação ecológica intrapopulacional, a condição para coexistência entre as presas é a de que o predador ataque preferencialmente o competidor superior. A inclusão de variação na habilidade competitiva entre os indivíduos que compõem as populações competidoras, no entanto, não só estabiliza as suas dinâmicas populacionais, como também promove sua coexistência, mesmo em face de altos níveis de competição.

### *Comunidades e ecossistemas*

Apenas três estudos investigaram os efeitos da variação ecológica intrapopulacional sobre atributos de comunidades e ecossistemas. O modelo de Vellend<sup>52</sup> investiga o efeito da variação intrapopulacional sobre a coexistência de 50 espécies que competem por recursos. No modelo, que utiliza a equação de Lotka-Volterra, cada espécie é composta de um ou mais genótipos que se reproduzem clonalmente. O principal resultado do modelo é que o crescimento do número de genótipos dentro de cada espécie aumenta os seus tempos de extinção, promovendo a coexistência entre as espécies competidoras e, portanto, maior riqueza da comunidade. Pachevsky *et al.*<sup>53</sup> recorrem a uma abordagem semelhante, em que uma espécie de planta possui diferentes genótipos que diferem em atributos fisiológicos relacionados à absorção e ao armazenamento de nutrientes e que também se reproduzem clonalmente. O aumento da diversidade de genótipos leva ao aumento da produtividade primária, um atributo do ecossistema. É importante notar que em ambos os modelos os conceitos de genótipo e espécie se confundem pelo fato de que os genótipos se reproduzem clonalmente. Em ambos os modelos, cada genótipo pode ser visto como uma espécie que se reproduz assexuadamente, e, portanto, seria incorreto falar em variação intrapopu-

<sup>52</sup> VELLEND, M. The Consequences of Genetic Diversity in Competitive Communities. *Ecology*, 87(2):304-311, 2006.

<sup>53</sup> PACHEPSKY, E. *et al.* Consequences of intraspecific variation for the structure and function of ecological communities part 2: linking diversity and function. *Ecological Modelling*, 207:277-285, 2007.

<sup>54</sup> OVADIA, O. *et al.* Consequences of body size variation among herbivores on the strength of plant-herbivore interactions in a seasonal environment. *Ecological Modelling*, 206:119-130, 2007.

<sup>55</sup> CONNER, M. M. & WHITE, G. C. *Op. cit.*  
FOX, G. A. *Op. cit.*  
FOX, G. A. & KENDALL, B. E. Demographic stochasticity and... *Op. cit.*  
KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Unstructured individual variation... *Op. cit.*  
KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Variation among individuals and... *Op. cit.*  
DOEBELI, M. & DE JONG, G. *Op. cit.*  
LOMNICKI, A. *Op. cit.*  
UCHMANSKI, J. *Op. cit.*

<sup>56</sup> VINDENES, Y.; ENGEN, S. & SAETHER, B. E. *Op. cit.*  
LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*  
FILIN, I. & OVADIA, O. *Op. cit.*

<sup>57</sup> AGASHE, D. The stabilizing effect of intraspecific genetic variation on population dynamics in novel and ancestral habitats. *American Naturalist*, 174(2):255-267, 2009.

<sup>58</sup> VINDENES, Y.; ENGEN, S. & SAETHER, B. E. *Op. cit.*  
LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*  
FILIN, I. & OVADIA, O. *Op. cit.*

<sup>59</sup> MELBOURNE, B. A. & HASTINGS, A. *Op. cit.*

<sup>60</sup> DOEBELI, M. & DE JONG, G. *Op. cit.*

<sup>61</sup> LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*

<sup>62</sup> LINDSTRÖM, J. & KOKKO, H. *Op. cit.*

<sup>63</sup> FILIN, I. & OVADIA, O. *Op. cit.*

<sup>64</sup> FILIN, I. & OVADIA, O. *Op. cit.*

lacional nesses casos. Finalmente, o modelo tritrófico de Ovadia *et al.*<sup>54</sup> é composto de duas espécies de plantas, um herbívoro e seu predador. O impacto dos herbívoros sobre as plantas é diretamente proporcional ao seu tamanho corpóreo. Os autores observaram que o aumento da variação intrapopulacional no tamanho corpóreo dos herbívoros resulta em menor impacto sobre as plantas, favorecendo sua abundância.

## Discussão

Os modelos aqui analisados parecem indicar que a variação ecológica intrapopulacional interfere de forma substancial nas dinâmicas ecológicas, no nível das populações, comunidades e ecossistemas. Isso indica que essa variação ecológica precisa ser incorporada à teoria ecológica, com o objetivo de aumentar seu poder preditivo. No caso dos modelos populacionais, em oito dos doze modelos analisados a variação intrapopulacional estabilizou as dinâmicas populacionais, diminuindo o risco de extinção das populações<sup>55</sup>, sendo também esse um dos possíveis resultados em outros três modelos<sup>56</sup>. Essa tendência à estabilização foi recentemente confirmada em um experimento demonstrando que maior variabilidade genética promove maior estabilidade e persistência em populações de besouros *Tribolium castaneum*.<sup>57</sup> A desestabilização das dinâmicas populacionais ou um maior risco de extinção também foram resultados observados<sup>58</sup>; e, em um dos modelos foi o único resultado encontrado<sup>59</sup>. Neste último, as expectativas teóricas são corroboradas por dados experimentais que também usam o besouro *T. castaneum* como sistema empírico. Essa contradição nos resultados dos diversos modelos pode ser um reflexo das diferentes abordagens utilizadas. Por exemplo, Doebeli & de Jong<sup>60</sup> e Lindstrom & Kokko<sup>61</sup> utilizaram a mesma função não-linear para modelar a dependência de densidade, e em ambos os estudos a variação intrapopulacional estabilizou a dinâmica quando esta era determinística. Quando a dinâmica populacional era estocástica, a variação intrapopulacional a desestabilizou.<sup>62</sup> Tal conclusão contradiz os resultados de Filin & Ovadia<sup>63</sup>, em cujo modelo a variação intrapopulacional na verdade estabiliza a dinâmica estocástica e desestabiliza a determinística. Filin & Ovadia<sup>64</sup>, no entanto, recorreram a uma outra função para modelar a dependência de densidade (função de Ricker), o que pode ter sido a causa da disparidade. Essa aparente contradição sugere que, pelo menos no caso dos modelos populacionais,

os resultados são subordinados aos modelos de referência, restringindo seu grau de generalidade.

Já os modelos envolvendo duas ou mais espécies parecem todos convergir para o mesmo resultado: a variação intrapopulacional tende a estabilizar as dinâmicas ecológicas, promovendo a coexistência das espécies sob condições em que elas não coexistiriam caso não houvesse a variação. Esse é um resultado importante, pois indica que a variação ecológica intrapopulacional pode ser um mecanismo mantenedor da diversidade biológica negligenciado pela teoria ecológica em geral. Um mecanismo que parece unificar os resultados dos modelos de interações entre espécies refere-se à criação de “refúgios” na presença de variação intrapopulacional. No caso de espécies competidoras, a variação intrapopulacional no grau de interferência competitiva entre os indivíduos das espécies competidoras acaba por mitigar o impacto do competidor superior sobre o inferior. O mesmo princípio se aplica às interações presa-predador: uma variação na eficiência com que os indivíduos na população do predador consomem suas presas – fato devido à variação intrapopulacional no predador, nas suas presas ou em ambos – promove a criação de refúgios para a presa, estabilizando a interação. Essa idéia, na verdade, não é nova e vem sendo explorada pelo menos desde os trabalhos clássicos de Ruffaker<sup>65</sup> envolvendo ácaros, em que a coexistência constatada entre predador e presa foi possibilitada pela presença de refúgios no espaço. Trabalhos teóricos recentes<sup>66</sup> corroboram a tese. Um outro possível mecanismo refere-se ao desacoplamento entre os ciclos de vida do parasita e de seu hospedeiro, causado pela variação intrapopulacional de uma das espécies ou de ambas. Por exemplo, um experimento recente demonstrou que a variação individual na duração do período de desenvolvimento de *Callosobruchus chinensis* dessincroniza as dinâmicas populacionais do besouro e de sua vespa parasitóide, *Heterospilus prosopidis*, criando um refúgio temporal para o hospedeiro e permitindo a coexistência entre as duas espécies.<sup>67</sup>

Um princípio geral que parece emergir dos diferentes modelos analisados diz respeito à interação entre a variação ecológica intrapopulacional e a não-linearidade dos atributos ecológicos das populações e de suas interações. Os modelos parecem indicar que, se existe não-linearidade, a variação ecológica intrapopulacional exerce impacto importante sobre as dinâmicas ecológicas. É nesses casos também que o uso de médias para descrever as populações geram previsões inacuradas sobre as dinâmicas ecológicas. Esse

<sup>65</sup> HUFFAKER, C. B. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, 27:343-383, 1958. HUFFAKER, C. B.; SHEA, K. P. & HERMAN, S. G. Experimental studies on predation: complex dispersion and levels of food in an acarine predator-prey interaction. *Hilgardia*, 34:305-330, 1963.

<sup>66</sup> HASSEL, M. P. *et al.* The Persistence of Host-Parasitoid Associations in Patchy Environments. I. A General Criterion. *American Naturalist*, 138(3):568-583, 1991. SCHREIBER, S. J. *et al.* Dancing between the devil and deep blue sea: the stabilizing effect of enemy-free and victimless sinks. *Oikos*, 113:67-81, 2006.

<sup>67</sup> IMURA, D.; TOQUENAGA, Y. & FUJII, K. Genetic variation can promote system persistence in an experimental host-parasitoid system. *Population Ecology*, 45: 205-212, 2003.

<sup>68</sup> JENSEN, J. L. Sur les fonctions convexes et les inégalités entre les valeurs moyennes. *Acta Mathematica*, 30:175-193, 1906.

<sup>69</sup> SCHOENER, T. W. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2:369-404, 1971.

<sup>70</sup> OKUYAMA, T. *Op. cit.*

<sup>71</sup> OVADIA, O. *et al. Op. cit.*

resultado é consequência de uma relação matemática conhecida como a “desigualdade de Jensen”<sup>68</sup>, segundo a qual, se uma função  $f(x)$  possui derivada segunda diferente de zero – ou seja, se ela é não-linear –, a esperança da função é diferente da função calculada na esperança. Em termos matemáticos, a desigualdade de Jensen pode ser formulada como  $E[f(x)] \neq f(E[x])$  se  $f''(x) \neq 0$ . Tomemos como exemplo ilustrativo um herbívoro cuja população apresenta variação comportamental no esforço de forrageamento (tempo despendido forrageando), de forma que existem indivíduos que despendem muito tempo nessa tarefa (e têm alta taxa de consumo de recursos) e outros que despendem pouco tempo na mesma ação (e têm baixa taxa de consumo de recursos). Tal polimorfismo pode se manter em populações naturais se existe um *trade-off* entre esforço de forrageio e risco de predação, em que os indivíduos que apresentam alto esforço são mais predados do que os que apresentam pouco esforço.<sup>69</sup> Suponhamos que a taxa de consumo de recursos pelo herbívoro,  $C$ , é uma função não-linear do esforço de forrageamento, de forma que  $C = f(e)$ . Suponhamos ainda que  $f(e)$  é côncava para baixo ( $f'' < 0$ ), uma situação análoga a uma resposta funcional do tipo II<sup>70</sup>. Finalmente, suponhamos que a distribuição de  $e$  na população de herbívoros é Normal com variância  $s^2$ , ou seja,  $e \sim N(m, s^2)$ . Estamos interessados em estimar o impacto da população de herbívoros sobre a população de plantas, ou seja,  $E[f(e)]$ . É possível demonstrar matematicamente que, neste caso,  $E[f(e)] \approx f(E[e]) + s^2(f''(E[e])/2)$ .<sup>71</sup> Essa equação diz que a esperança da função corresponde à função da esperança somada a um termo que inclui a variância de  $e$  e a derivada segunda da função calculada na sua média. Vale chamar atenção para dois pontos importantes. O primeiro deles é que fica claro que, se a função é linear,  $f''(E[e]) = 0$ , e, portanto, a esperança da função equivale à função da esperança. Nesse caso, a variância intrapopulacional pode ser ignorada. Em segundo lugar, o sinal do termo que se adiciona a  $f(E[e])$  depende do sinal de  $f''(e)$  e, portanto, da concavidade da função. No nosso exemplo,  $f'' < 0$  o que significa que o termo é negativo. Portanto,  $E[f(e)] < f(E[e])$ , o que vale dizer que, ao ignorarmos a variância de  $e$ , estamos superestimando o impacto da população de herbívoros sobre a população de plantas. Esse resultado se integra à idéia dos refúgios promovidos pela variação ecológica intrapopulacional: neste caso, a presença de variação nos herbívoros os torna menos eficientes na exploração do seu recurso, permitindo a persistência da população de plantas.

Da mesma maneira, se a concavidade da função é positiva, o efeito da variação ecológica intrapopulacional será o inverso. Esse fato pode ajudar a explicar os resultados aparentemente contraditórios de alguns dos modelos populacionais analisados, se estes usam funções ecológicas com concavidades diferentes.

Uma crítica que se pode fazer à maioria dos modelos analisados diz respeito ao seu caráter eminentemente fenomenológico, o que dificulta a determinação dos mecanismos ecológicos subjacentes às dinâmicas observadas. Por exemplo, nos modelos demográficos de Fox & Kendall<sup>72</sup> e Kendall & Fox<sup>73</sup>, as probabilidades de sobrevivência dos indivíduos da população são extraídas de uma distribuição binomial que não é gerada por nenhum mecanismo biológico específico. Nesse sentido, a teoria ecológica se beneficiaria do desenvolvimento de modelos que fornecessem uma base mecanística para a variação intrapopulacional e investigassem seus efeitos sobre as dinâmicas ecológicas. Do ponto de vista empírico, seria fundamental investigar as formas das funções que descrevem os atributos ecológicos de populações naturais, como por exemplo a dependência de densidade, e de suas interações, como as respostas funcionais de predadores. Não só esses padrões empíricos poderão subsidiar os modelos ecológicos, como também indicarão a incidência de dinâmicas não-lineares na natureza e os sistemas biológicos em que esperamos maior efeito da variação ecológica intrapopulacional sobre as dinâmicas ecológicas. Enfim, é igualmente importante descrever as formas das distribuições empíricas da variação intrapopulacional *per se*, como por exemplo as distribuições de probabilidades individuais de sobrevivência e fecundidade, a distribuição dos esforços de forrageamento de consumidores, ou qualquer outro atributo morfológico, comportamental ou fisiológico responsável pela variação ecológica intrapopulacional. Em muitos casos, os modelos usam, de forma arbitrária, distribuições conhecidas (por exemplo, Normal, Binomial, Poisson, Gama) para modelar essa variação, sem que haja evidência empírica dando suporte a uma distribuição em particular. Mais importante, não está claro ainda qual o efeito dessas diferentes distribuições sobre as dinâmicas ecológicas desses modelos, uma questão teórica em aberto.

<sup>72</sup> FOX, G. A. & KENDALL, B. E. Demographic stochasticity and... *Op. cit.*

<sup>73</sup> KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Unstructured individual variation... *Op. cit.*  
KENDALL, B. E. & FOX, G. A. Variation among individuals and... *Op. cit.*

Agradecimentos:

Márcio S. Araújo agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Nível Superior (CAPES) e à National Science Foundation (NSF) pelo apoio financeiro. Sérgio F. dos Reis agradece à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP).

Márcio S. Araújo é graduado em Ciências Biológicas, doutor em Ecologia e pesquisador no Department of Biological Sciences, Florida International University, North Miami, Florida. [msaraujo@gmail.com](mailto:msaraujo@gmail.com)

Sérgio F. dos Reis é graduado em Ciências Biológicas, doutor em Zoologia e professor no Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo. [sfreis@unicamp.br](mailto:sfreis@unicamp.br)