

Dinâmica Populacional de Crocodilianos: Elaboração e Uso de Modelos

CLARENCE L. ABERCROMBIE

Department of Biology,
Wofford College
Spartanburg, South Carolina 29303 U.S.A.

LUCIANO M. VERDADE

Department of Wildlife Ecology and Conservation
University of Florida
Gainesville, FL 32611-2035 USA

Departamento de Zootecnia
Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"
Universidade de São Paulo
Cx.P. 09 Piracicaba SP 13418-900 BRASIL

Resumo

Ao longo deste capítulo, discutimos as limitações e virtudes da aplicação de modelos matemáticos ao manejo de populações de crocodilianos. Utilizando-se de uma matriz de Leslie (Leslie, 1945 e 1948), com dados de literatura basicamente sobre o *Caiman crocodilus*, exemplificamos, através da elaboração de um modelo hipotético, a utilização prática de modelos em situações reais. A dificuldade de obtenção no campo de informações seguras sobre a demografia da população em questão, aliada ao limitado número de variáveis possivelmente equacionadas por um modelo, diminuem sua eficiência como instrumento de tomada de decisões. Por outro lado, sua relativa simplicidade e seu caráter didático tornam o processo de elaboração de um modelo possivelmente mais rendoso a alguém que trabalhe com manejo de fauna, que sua utilização em si.

Abstract

In this chapter we discuss the limitations and virtues of models for the management of crocodilian populations. Using a Leslie matrix (Leslie, 1945 and 1948), based on the literature for *Caiman crocodilus*, we build up a hypothetical model and discuss its application to real situations. The difficulty in obtaining precise information about the demographic processes of the target population, and the limited number of variables admitted by any practical model, limit the utility of models for the day-to-day decision-making process. On the other hand, because of its simplicity and intrinsic preceptive value, the act of modeling may be even more productive for a wildlife biologist than directly employing the model itself.

1. Introdução: Lendas, Crocodilianos e Modelos

Caso você já tenha visitado o sul da África, talvez alguém tenha-lhe contado uma estória interessante sobre a estratégia alimentar da *Velha Mãe Crocodilo*. Este réptil sagaz gosta de permanecer na água, completamente imóvel, com a cabeça imperceptível na lama. Numa manhã de sol, o *Jovem Irmão Impala* se aproxima do rio para beber água. Ele é vaidoso e não gosta da lama do Zambezi. "Ah", ele fala; "Eu vejo um tronco. Eu posso ficar sobre ele e beber a água fria sem sujar meus lindos cascos". Ele então salta graciosamente sobre o "tronco" e começa a beber. A *Mãe Crocodilo* não se incomoda com os cascos do impala e se move lentamente para o meio do rio. No início, o impala continua bebendo porque a água está fresca e saborosa, mas quando ele finalmente ergue a cabeça e olha ao redor, ele vê que está a vários metros de distância da margem. Ele então grita em desespero "meu tronco se transformou num crocodilo!". A *Mãe Crocodilo* lhe sorri. "Não", ela responde de forma lógica, "um tronco é uma coisa bem simples; um crocodilo não."

Poucos africanos acreditariam que o *Crocodylus niloticus* literalmente se alimente como descrevemos acima, pois as lendas africanas são intencionalmente metafóricas. Curiosamente, neste caso, a metáfora aparentemente descreve a vida profissional de muitos biólogos e afins que trabalham com crocodilianos. Quando começamos nossas carreiras, este estudo nos parece uma coisa bem simples. Crocodilianos são animais grandes e visíveis. Você pode observá-los assoalhando-se numa manhã de sol ou ver o reflexo brilhante de seus olhos à noite. Você pode capturá-los com laços, armadilhas e redes. Eles botam ovos apenas uma vez por ano, numa ninhada única. Para a maioria de suas espécies, o ninho é um monte de restos vegetais, visível a cavalo ou com o auxílio de um ultraleve. Seus produtos são valiosos, podendo, desta forma, arcar com os custos de sua conservação e estudo. Como o *Jovem Irmão Impala* somos atraídos à margem do rio para beber a saborosa água da ciência e então nos envolvemos com os crocodilianos. Aprendemos a contar seus olhos à noite (e a dividi-los por dois !). Capturamos, marcamos, soltamos e eventualmente recapturamos animais. Localizamos ninhos, contamos ovos,

observamos filhotes e escrevemos *papers* extravagantes e intelectuais sobre seu crescimento. Eventualmente, entretanto, somos levados para longe das certezas da margem e nossas questões tornam-se mais e mais difíceis. Como populações diferem ano a ano de local a local? Que proporção de fêmeas reproduz-se por ano? O que acontece com os animais jovens? Como as populações respondem a alterações ambientais? Quais são as taxas de sobrevivência de cada faixa etária? Que setores da população são mais afetados por eventos ambientais raros como períodos de extrema seca? Quantos indivíduos e de que classe de tamanho podem ser explorados de uma população numa base sustentável? A uma certa altura, finalmente percebemos que apenas um tolo consideraria um crocodiliano como uma "coisa simples". Assim como o *Irmão Impala*, fomos capturados pelos crocodilianos e não sabemos como escapar.

Meu primeiro contacto com a Mãe Crocodilo ocorreu quando fui contratado para desenvolver um modelo em computador para exploração do aligátor americano. Eu li a literatura disponível e tomei centenas de páginas de notas, mas quando comecei a escrever as equações do modelo, percebi que não compreendia quase nada sobre como uma população realmente atua. Anos depois confessei esta frustração ao Dr. Jim Nichols, o primeiro a estudar modelos populacionais, junto ao *National Biological Survey*. "Eu sei como você se sente...", ele concordou. "...eu montei um modelo populacional do aligátor como parte de minha tese de doutorado e aprendi muito neste trabalho, mas tremo até hoje ao me lembrar da vaidade que senti ao fazê-lo e no embaraço que sinto toda vez que vejo seu resultado final...". Desde que Jim Nichols escreveu pela primeira vez sobre aligátors em FORTRAN (Nichols *et alli*, 1976), tem havido um grande interesse por modelos em computador sobre populações de crocodilianos. Mas, nesta época em que o dinheiro para pesquisa anda tão escasso, nós devemos pensar cuidadosamente sobre como gastar os limitados recursos disponíveis ao estudo do manejo de fauna silvestre. Um modelo em computador pode parecer um instrumento ideal para pesquisadores e técnicos com orçamento apertado - além do mais, o que poderia ser mais eficiente que uma pesquisa toda feita em computador ? - mas é um imperativo compreender o que modelos em computador *podem* e o que *não podem* fazer. E reconhecer os custos da pesquisa de campo necessária para produzir um modelo com a performance desejada. Modelos podem ser como os crocodilos da metáfora: eles podem atrair-nos por sua aparente simplicidade e nos conduzir até o ponto em que ... podem nos engolir !

Clarence Abercrombie

Neste capítulo discutiremos tudo o que sabemos sobre modelos, enfocando três pontos principais :

(a) Quer queira quer não, a elaboração de modelos a algum nível é fundamental ao manejo de fauna porque os seres humanos tendem a assimilar processos complicados apenas a partir de modelos mais simples. Talvez a diferença mais importante entre biólogos de campo, que conscientemente criam modelos, e aqueles que não o fazem, seja a clareza com que os primeiros encaram suas próprias e fundamentais suposições sobre como o mundo real funciona.

(b) A elaboração de um modelo em computador pode ser um exercício útil a um técnico que trabalhe com manejo de fauna por pelo menos três razões: (*i*) O técnico é forçado, desta forma, a avaliar seu próprio conhecimento sobre processos demográficos; (*ii*) O técnico é, desta forma, forçado a catalogar explicitamente o quanto ele sabe sobre a história natural e o ambiente em que vive a espécie em questão e como estes fatores interagem; (*iii*) O técnico é forçado a definir o nível de precisão requerido para estimativas de parâmetros demográficos. Ao longo deste capítulo nós proporemos que a elaboração de um modelo é normalmente mais útil que o modelo em si. Além disso, nós guiaremos o leitor na criação de um modelo de projeção populacional simples com dados extraídos (quando possível) de populações de *Caiman crocodilus* da América do Sul.

(c) Será praticamente impossível desenvolver num futuro próximo um modelo em computador que possibilite ao técnico que trabalhe com manejo de fauna realizar tarefas definidas, como por exemplo projetar o nível ótimo de exploração num sistema de manejo sustentado. Nós enfatizaremos particularmente este ponto. Através do exemplo de modelo que criarmos juntos, nós explicaremos por que modelos não podem executar certas tarefas ou serem incrementados indefinidamente.

2. O Significado de Modelos

Para muitos biólogos de campo, a palavra *modelo* leva a visões de gráficos, equações e ininteligíveis programas de computador, mas modelos não são necessariamente assim. Os filósofos nos lembram que a realidade é excessivamente complexa e, para compreender o mundo como tal, os seres humanos precisam simplificá-lo. A maioria dos modelos nada mais é do que um esquete simplificado da realidade, negligenciando boa parte de sua complexidade a fim de enfatizar fatores que sejam considerados mais importantes. Ecologistas tendem a reclamar desta simplificação, mas ela é a característica mais útil de qualquer modelo compreensível. Além do mais, se um modelo for tão complexo quanto o sistema que pretende representar, nós provavelmente não seremos capazes de compreendê-lo (ou, se conseguíssemos, talvez

podéssemos aplicar melhor nossa sabedoria tentando compreender o sistema em si). Neste sentido, a decisão sobre o que enfatizar é obviamente relevante e nenhum modelo pode transcender às suas próprias suposições (infelizmente muitas vezes não pré-estabelecidas) sobre o que seja *importante*.

Consideremos um famoso modelo ecológico e então façamos uma breve crítica à sua aplicação aos crocodilianos. A maioria dos ecologistas é familiar ao conceito de seleção- K e seleção- r (Pianka, 1970). Species K apresentam indivíduos de vida longa que produzem um pequeno número de descendentes, cada um recebendo considerável investimento em cuidado paterno. Apenas desta forma, indivíduos jovens conseguem sobreviver no previsível mas limitado mundo da competição intra-específica. Ao contrário, espécies r normalmente vivem em ambientes imprevisíveis, com catástrofes ocasionais e condições ambientais que normalmente impedem que a população alcance sua capacidade de suporte. Devido basicamente a estas condições (e não à competição intra-específica) indivíduos jovens supostamente sofrem uma alta mortalidade, independentemente do investimento paterno. Já que a sobrevivência dos jovens é resultante mais da sorte que da eficiência competitiva, a estratégia reprodutiva em espécies r é a de produzir um grande número de filhotes, enfatizando quantidade em detrimento da qualidade.

O conceito de um *continuum* entre as estratégias K e r fornece um *modelo* útil para a comparação entre a história natural de diferentes espécies. Mas onde os crocodilianos se encaixam? Tratam-se de espécies longevas, mas que não despendem muito cuidado paterno a seus numerosos descendentes. A sobrevivência de indivíduos adultos pode ser limitada por competição intra-específica, mas ela não é o fator básico limitante da sobrevivência de jovens. Em muitas populações catástrofes ambientais imprevisíveis (*e.g.*, secas, inundações etc) podem aniquilar todas as ninhadas produzidas em um determinado ano. Em última instância, os crocodilianos são espécies r ou K ? Bill Magnusson (1986) está convencido de que esta é uma questão irrelevante porque a simplificação básica de um *continuum* de espécies r versus K não se aplica ao modelo de história natural dos crocodilianos. Em outras palavras, embora crocodilianos adultos compartilhem algumas características com espécies K , faz mais sentido (em termos darwinianos) para eles seguir uma estratégia reprodutiva do tipo r . Em vez de forçá-los num *continuum* $r - K$, nós deveríamos procurar um modelo distinto. Talvez, por exemplo, nós pudéssemos compará-los a árvores, que podem viver por séculos e produzir milhões de descendentes a um baixo custo individual. Seus ovos seriam comparáveis a sementes (apenas com modos distintos de dispersão!) e a capacidade de crescimento diferenciado dos jovens em relação às condições ambientais (temperatura, umidade, alimento, etc) seria comparável à plasticidade fenotípica (ver Scheiner, 1993) das plantas, que crescem pronunciadamente em períodos favoráveis e retardam ou mesmo cessam seu crescimento durante períodos desfavoráveis. Como exemplo real e ilustrativo podemos citar um dos filhotes da primeira ninhada de jacarés-de-papo-amarelo (*Caiman latirostris*) do programa de propagação da espécie em cativeiro na Universidade de São Paulo, em Piracicaba, Brasil. Ele levou cerca de três anos para alcançar um peso de cerca de três quilos, tendo sido mantido em um tanque quase totalmente sombreado por

uma árvore. Quando a árvore foi retirada e o recinto ficou exposto ao sol, ele duplicou seu peso em três meses e chegou a cerca de nove quilos seis meses após a retirada da árvore !

Note que cada modelo tem implicações definidas, como no manejo sustentado, por exemplo. Se assumirmos que a espécie a ser explorada tem estratégia evolutiva do tipo K , cada indivíduo será importante do ponto de vista demográfico e a exploração a qualquer nível resultaria em um dano significativo à população. Por outro lado, sob um modelo de seleção do tipo r , cada indivíduo apresentaria pequena importância do ponto de vista demográfico. Desta forma, poderíamos explorar muitos adultos ou jovens sem qualquer impacto demográfico. O modelo de Magnusson é distinto do modelo r versus K porque ele atribui valores demográficos qualitativamente diferentes às diferentes faixas etárias¹, sugerindo assim que, se estivermos preocupados com aspectos demográficos, nossa exploração deverá se concentrar em indivíduos jovens.

Uma importante contribuição do modelo de Magnusson é tornar explícitas as suposições de muitos programas de exploração de crocodilianos (Hines *et alli*, 1986; Child, 1987; Hollands, 1987). Por ser explícito, o modelo pode ser discutido e modificado sob a luz de novas descobertas. Por exemplo, Rootes & Chabreck (1993) recentemente sugeriram que o canibalismo, dependente da densidade populacional, pode causar um impacto em aligátors jovens maior que o previsto pelo modelo de Magnusson.

Note que até o momento não o submetemos a nenhuma fórmula exótica ou a estranhos comandos de um programa de computador. Pelo menos por enquanto, tais esquetes essencialmente qualitativos podem servir de base para a compreensão do comportamento de populações de crocodilianos². No entanto, o desenvolvimento de programas "amigáveis" e a crescente disponibilidade de computadores têm popularizado um tipo diferente de modelo, em que estimativas de campo dos parâmetros de história natural são combinadas com estimativas do tamanho da população em períodos de tempo especificados pelo usuário. Como você verá, estes modelos são simples, divertidos e educacionais. Entretanto, para serem aplicados de forma válida, eles precisam ser alimentados com inúmeras informações sobre a história natural da(s) espécie(s) em questão, o que é difícil, caro e muitas vezes impossível de obter.

3. Aprendendo a Criar Modelos

¹ Você pode mostrar que as implicações do modelo de Bill Magnusson são diferentes daqueles sugeridos por posições intermediárias de um continuum $r - K$?

² Outros modelos essencialmente qualitativos sobre crocodilianos incluem o extenso (senão cansativo) trabalho de Harry Messel e seus colaboradores (*e.g.*, Messel & Vorlicek, 1987), que elegantemente descrevem a utilização do espaço por *Crocodylus porosus*.

Um técnico que trabalhe com manejo de fauna é em geral ansioso por determinar como sua população alvo se comporta numericamente ao longo do tempo. O crescimento (positivo ou negativo) de qualquer população é obviamente igual ao número de nascimentos menos o número de mortes, descontando-se movimentos migratórios. Alguns teóricos frequentemente desconsideram o papel da migração, apesar de, em algumas situações, seus efeitos poderem ser extremos (Maskey, 1989). Outra simplificação comum é assumir que a população sempre terá machos em número suficiente para atividades reprodutivas, podendo-se elaborar modelos únicos para fêmeas (Nichols, 1987). Já que em geral um crocodiliano macho pode fecundar várias fêmeas e populações de crocodilianos geralmente apresentam distribuição sexual próxima a 1 : 1, desconsiderar a demografia de machos pode ser apropriado (Abercrombie, 1989), mas deve-se sempre ser cauteloso sobre possíveis efeitos sociais³ (Wilkinson, comunicação pessoal). De qualquer forma, se desconsiderarmos machos e movimentos migratórios, podemos construir um modelo de projeção populacional se tivermos: (1) informação sobre um grande número de parâmetros da história natural e (2) uma forma de combinar estes parâmetros com o objetivo de gerar uma série de números que representem o tamanho da população. Deixe-nos listar quais sejam os parâmetros relevantes e então sugerir um protocolo matemático potencialmente útil para combiná-los.

Já que a maioria dos crocodilianos se reproduz em ciclos anuais, é teoricamente possível classificar os indivíduos de uma população em faixas etárias anuais⁴. Para projetar tal população, nós precisamos saber, para cada faixa etária: (1) probabilidade de sobrevivência (taxa de sobrevivência); e (2) produção esperada de filhas (taxa de fecundidade). Técnicos experimentados reconhecerão que estes parâmetros são bastante difíceis de serem obtidos no campo. Nós discutiremos isto mais abaixo, mas por hora vamos assumir que de alguma forma possamos obtê-los. Como então agrupá-los? Uma estratégia popular é empregar uma matriz de Leslie (Leslie, 1945 e 1948), o que discutiremos abaixo.

4. Modelos: Projeto de uma População com uma Matriz de Leslie

³ Em alguns casos, a natureza da população em questão, ou os objetivos do modelo podem justificar a distinção dos machos. Considere dois exemplos: (a) O técnico pode acreditar que a sobrevivência dos jovens em uma população seja significativamente afetada por canibalismo causado basicamente por machos adultos; (b) O objetivo de um projeto é a exploração comercial a longo prazo de uma população em que machos adultos são os animais maiores e mais valiosos. Os princípios discutidos no texto são prontamente aplicáveis a modelos que considerem machos. Para uma descrição de tais modelos, veja Webb & Smith (1987).

⁴ As idéias aqui apresentadas podem ser adaptadas a animais classificados por classes de tamanho em vez de faixas etárias (Nichols, 1987). Tal abordagem pode ser apropriada por dois motivos: (1) É difícil determinar a idade dos animais na maioria dos estudos populacionais; e (2) Muitos processos demográficos em crocodilianos podem ser mais uma função do tamanho dos animais que de sua idade. Neste capítulo, no entanto, consideraremos a idade por sua maior simplicidade.

Considerando-se uma população dividida em faixas etárias, pode-se modelar sua distribuição com um vetor de classes de idade e uma matriz de Leslie. Esta abordagem pode ser divertida com muitas populações de caimans. Nesta seção nós definiremos o que é um vetor populacional e então explicaremos o que os elementos de uma matriz de Leslie representam. Depois de você saber o que uma matriz de Leslie é, será trivial compreender o que ela faz. Finalmente nós ofereceremos um exemplo, baseado em dados de literatura, sobre como uma população de caimans poderia se encaixar nela. Segue abaixo um esquete geral de uma Matriz de Leslie e um vetor populacional:

é	0	$x_{1,2}$	$x_{1,3}$...	$x_{1,k-1}$	$x_{1,k}$	ù	é	n_1	ù
ê	$x_{2,1}$	0	0	...	0	0	ê	ê	n_2	ê
ê	0	$x_{3,2}$	0	...	0	0	ê	ê	n_3	ê
ê	0	0	$x_{4,3}$...	0	0	ê	ê	n_4	ê
ê	ê	ê	.	ê
ê	ê	ê	.	ê
ê	ê	ê	.	ê
ë	0	0	0	...	$x_{k,k-1}$	0 ou $x_{k,k}$	û	ë	n_k	û

Em primeiro lugar definiremos a estrutura etária do vetor populacional. Um elemento vetor n_i representa o número de fêmeas entre as idades $i - 1$ e i ; por exemplo, n_1 mostra o número de fêmeas de caiman que ainda não alcançaram a idade de um ano.

Uma Matriz de Leslie não é nada mais que a matriz de transição designada a projetar um vetor populacional (tipicamente apenas de fêmeas reprodutivas) através de intervalos de tempo (em geral anuais). Por $x_{i,j}$ nós designaremos o elemento localizado na linha i e na coluna j . Em termos práticos, a maioria dos elementos numa Matriz de Leslie é igual a zero e nós temos que nos focalizar naqueles que não sejam. Considere os elementos da linha superior $x_{1,j}$: eles representam o número de filhas que cada fêmea de uma certa faixa etária n_j deverá produzir em um determinado espaço de tempo. Por exemplo, $x_{1,6}$ representaria o número de filhas que uma fêmea de caiman com a idade entre 5 e 6 anos deverá produzir. Assim, se $n_6 = 20$ e $x_{1,6} = 3,5$, a contribuição esperada de todas as fêmeas entre 5 e 6 anos de idade é $(x_{1,6})(n_6) = (3,5)(20) = 70$. De modo semelhante, a projeção anual do total de filhotes do sexo feminino seria a soma da produção das fêmeas de todas as faixas etárias existentes. Matematicamente, isto seria expresso da seguinte forma:

$$n_1 = \sum_{j=1}^k (x_{1,j}) (n_j)$$

Em muitas demonstrações de Matrizes de Leslie, os elementos $x_{1,j}$ são chamados de $f_{1,j}$ para lembrar que eles representam fecundidades específicas de cada faixa etária ou idade. Note que uma Matriz de Leslie pode se comportar de forma estranha se $x_{1,1}$ não for igual a zero, mas isto nunca é o caso para crocodilianos.

Vamos finalmente nos voltar para os outros elementos diferentes de zero na Matriz de Leslie, ou seja os valores $x_{j+1,j}$. Tratam-se de probabilidades de sobrevivência específicas para cada idade (sendo chamadas frequentemente de $s_{j+1,j}$) e nos fornecem a probabilidade de cada fêmea de idade n_j sobreviver um ano até a classe da idade n_{j+1} . Em alguns modelos, especialmente aqueles envolvendo organismos longevos como os crocodilianos, é útil dar valores diferentes de zero a $x_{k,k}$. Neste caso, n_k é interpretado como *todas as fêmeas mais velhas que K-1 anos* e $x_{k,k}$ nos fornece a probabilidade de que um animal de idade ou faixa etária n_k sobreviva ao próximo ano ou período de tempo considerado na matriz.

Para entender como uma Matriz de Leslie funciona, tente projetar um vetor de idade para uma população hipotética de caimans. Complete a matriz com dados razoáveis sobre fecundidade e sobrevivência. Multiplique os itens da matriz pelo vetor e você terá uma estimativa da estrutura populacional para o próximo ano⁵. Como última nota, deixe-nos designar a Matriz de Leslie como $[M]$ e o vetor da população no ano t como N_t . Desta forma, podemos estabelecer que:

$$N_t = ([M]^t) (N_0)$$

Pode-se demonstrar por um teorema que quando t cresce muito N_t torna-se estável, isto é, cada idade ou faixa etária n_j de N inclui uma proporção fixa do total da população e

$$N_{t+1} = (N_t) (R)$$

onde R é uma constante que representa uma simples taxa de crescimento (podendo ser positiva ou negativa). Isto se aplica à maioria das matrizes de Leslie e provavelmente a todos os modelos a serem utilizados com crocodilianos. Segue abaixo nosso exemplo projetado para uma população hipotética de caimans para o período de um ano:

$$\begin{matrix} \acute{e} & 0 & 0 & 0 & 0 & \mathbf{1,5} & 3,0 & \grave{u} & \acute{e} & 1000 & \grave{u} & \acute{e} & 112,5 + 900 & \grave{u} \\ \grave{e} & 0,25 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \grave{e} & \grave{e} & \mathbf{300} & \grave{e} & \grave{e} & 250 & \grave{e} \end{matrix}$$

⁵ Se você não se lembrar como fazê-lo, veja o exemplo. Calcule *através* da matriz e *para baixo* no vetor:

$$\begin{matrix} \acute{e} & A & B & \grave{u} & \acute{e} & X & \grave{u} & \acute{e} & AX + BY & \grave{u} & \acute{e} & 1 & 2 & \grave{u} & \acute{e} & 5 & \grave{u} & \acute{e} & 17 & \grave{u} \\ \grave{e} & C & D & \grave{u} & \grave{e} & Y & \grave{u} & = & \grave{e} & CX + DY & \grave{u} & \text{ou} & \grave{e} & 3 & 4 & \grave{u} & \grave{e} & 6 & \grave{u} & = & \grave{e} & 39 & \grave{u} \end{matrix}$$

$$\begin{array}{cccccc}
 \hat{n}_1 & 0 & 0,50 & 0 & 0 & 0 & \hat{n}_1 & \hat{n}_1 & 200 & \hat{n}_1 & = & \hat{n}_1 & 150 & \hat{n}_1 \\
 \hat{n}_2 & 0 & 0 & \mathbf{0,75} & 0 & 0 & \hat{n}_2 & \hat{n}_2 & 125 & \hat{n}_2 & & \hat{n}_2 & 150 & \hat{n}_2 \\
 \hat{n}_3 & 0 & 0 & 0 & 0,80 & 0 & \hat{n}_3 & \hat{n}_3 & 75 & \hat{n}_3 & & \hat{n}_3 & 100 & \hat{n}_3 \\
 \hat{n}_4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,80 & \hat{u} & \hat{e} & 300 & \hat{u} & & \hat{e} & 60 + 240 & \hat{u}
 \end{array}$$

Antes de projetarmos a matriz para o período desejado, certifiquemo-nos de que conhecemos o significado de todos os números presentes, através dos valores em negrito. No vetor inicial da população, 300 representa o número de caimans que alcançaram a idade entre 1 e 2 anos. Na matriz de Leslie, 1,5 indica o número de filhas que poderíamos esperar de cada fêmea com idade entre 4 e 5 anos no período de um ano; 0,75 é a probabilidade de cada fêmea com idade entre 2 e 3 anos alcançar a idade de 3 a 4 anos. O elemento mais abaixo e à direita na matriz também merece alguns comentários. Matematicamente ele nos fornece a proporção de n_5 membros que permanecem em n_5 no fim da multiplicação da matriz (ou ano simulado). Em termos do modelo, n_5 acumula todas as fêmeas de caiman com 5 anos ou mais. Sua taxa de sobrevivência (anual) é estimada em 0,8 independentemente de sua idade⁶. Os valores desta matriz não se alteram no tempo quando procedemos a aproximação de frações de indivíduos a números inteiros. O vetor inicial da população, embora arbitrário, aproxima-se da eventual distribuição etária da população⁷.

5. Problemas Práticos: O Que Nós Podemos Aprender Construindo Modelos

Vendo um modelo como o que foi mostrado acima, um técnico que trabalhe com manejo de fauna poderá perguntar: "Suponha que eu queira usar uma matriz de Leslie; com que grau de acuidade eu deverei medir os parâmetros populacionais para poder construir um modelo útil? ". Quando nos confrontamos com esta pergunta, a resposta é uma outra pergunta: "Útil para que ?" Se um hipotético cliente deseja previsões específicas sobre uma determinada população no futuro, nós poderíamos dizer que este objetivo é inalcançável e inapropriado. A discussão das raízes

⁶ Se você estiver pensando que assim muitos indivíduos conseguiriam ficar muito velhos, note que a esta taxa, apenas 10 % dos animais com 5 anos alcançariam uma idade de 15 anos.

⁷ Esta matriz em particular foi construída com a seguinte e deselegante técnica: (1) Estimativas de sobrevivência e fecundidade específicas das fêmeas a diferentes faixas etárias foram obtidas a partir de dados de literatura sobre *Caiman spp.* (Medem, 1962; Staton & Dixon, 1977; Gorzula, 1978; Crawshaw, 1987; Cintra, 1988 e Borges & Arruda Filho, 1993), suplementados quando necessário com informações sobre outros crocodilianos (Nichols *et alli*, 1976; Smith & Webb, 1985 e Abercrombie, 1989). Estas estimativas compreenderam os elementos da matriz inicial; (2) Uma taxa assintótica de crescimento R foi determinada e cada elemento da matriz foi dividido por R com a finalidade de tornar a matriz o mais estável possível; (3) A etapa anterior foi repetida até que se alcançasse uma estabilidade considerada adequada; (4) Os elementos da matriz foram então "arredondados" para maior facilidade de cálculos; (5) As etapas 2, 3, e 4 foram repetidas até que estivéssemos satisfeitos com a aparência e estabilidade da matriz.

deste nosso pessimismo poderá auxiliar na compreensão de problemas relacionados à criação de modelos e dos perigos de sua aplicação. Depois disso voltaremos a discutir sobre as possíveis e úteis informações que podemos extrair do exercício de elaboração de um modelo.

5.1 Por Que o Pessimismo ?

5.1.1 O exemplo da fecundidade: Muitos estudos sobre a história natural de crocodilianos tratam da questão da fecundidade, mas com que grau de acuidade eles estimam os parâmetros requeridos por um modelo de projeção populacional, por exemplo, para a produção anual de filhotes do sexo feminino por uma fêmea de caiman de 7 anos de idade ? Para fazer isto, nós teríamos que saber ao certo a idade dos animais estudados. Daí teríamos que saber a probabilidade de uma fêmea reproduzir-se e nidificar em um dado ano⁸. Com esta informação poderíamos provavelmente determinar o número médio de ovos por ninho, mas ainda teríamos que nos preocupar com a taxa de eclosão, proporção entre os sexos e taxa de sobrevivência dos filhotes. Considerando as dificuldades de campo, ficaríamos muito felizes em poder estimar tais parâmetros com um erro de +/- 20 %. Mas suponhamos que um mestre em biologia de crocodilianos pudesse estimar taxas de fecundidade específicas para cada faixa etária com erros de apenas +/- 10 %. Faria alguma diferença considerável nas projeções do modelo ? Em nosso modelo, a produção de três filhotes do sexo feminino por ano manteriam a população estável. A figura 1 ilustra projeções de 2.7 a 3.3 para a taxa de fecundidade de animais adultos. As duas linhas mostram que mesmo pequenas diferenças na estimativa da taxa de fecundidade (da ordem de +/- 10%) fornecem-nos impressões bastante distintas sobre o que esteja acontecendo com a população.

⁸ Depois de se gastar consideravelmente tempo e dinheiro, este ainda é o parâmetro mais difícil de se estimar para populações do aligátor americano na Florida.

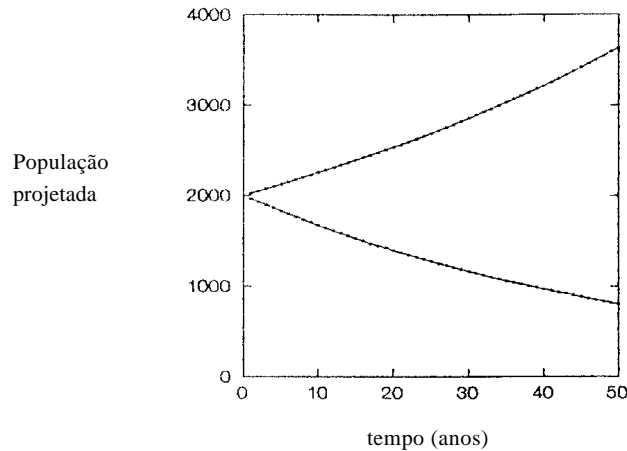


Figura 1: Pequenas alterações fazem uma notável diferença. Parâmetros demográficos foram mantidos estáveis, com exceção da fecundidade dos animais adultos, multiplicada por 1,1 (curva em ascensão) e 0,9 (curva em declínio).

5.1.2 O exemplo da sobrevivência: Poucos problemas são tão frustrantes para um técnico que trabalhe com biologia de crocodilianos que medir a taxa de sobrevivência dos animais em uma população selvagem (Nichols, 1987). Um de nós (C.A.) participou de um estudo que durou 12 anos, envolveu milhares de horas de trabalho, gastou dezenas de milhares de dólares e produziu estimativas de taxa de sobrevivência com um intervalo de confiança de quase 50 % (Woodward *et alli*, 1987). Poucos pesquisadores fizeram muito melhor que isso. Um estudo na Austrália, entretanto, reporta uma margem de erro bastante estreita para a taxa de sobrevivência de *Crocodylus porosus*, com idade de um a dez anos (Webb & Smith, 1987)⁹. Imaginemos que pudéssemos estimar taxas de sobrevivência para os caimans assim tão bem e aplicar a mesma magnitude de erro para os animais adultos de nossa população. Na figura 2, a linha inferior projeta uma população com taxa de sobrevivência de adultos da ordem de 0.743, enquanto a linha superior usa um valor de 0.857. Veja as diferenças das duas trajetórias e note que nenhum de nós provavelmente terá o tempo, dinheiro e a estrutura para pesquisas de campo disponíveis ao Dr. Webb.

⁹ Estes autores obtiveram um intervalo de confiança de 0.79 a 0.91 para estimativas da taxa de sobrevivência +/- 1 erro padrão.

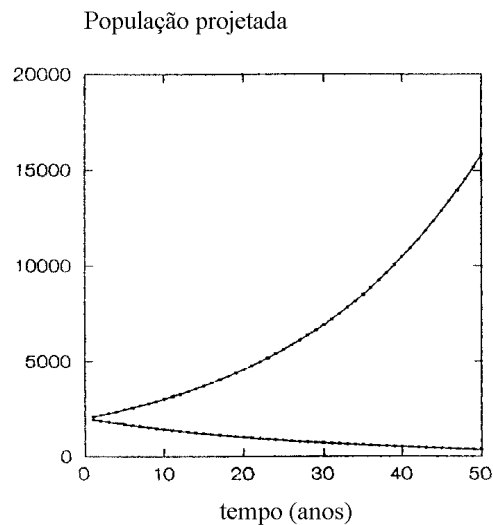


Figura 2: Alterações muito pequenas podem causar uma grande diferença. Parâmetros demográficos foram mantidos constantes, com exceção da taxa de sobrevivência dos animais adultos, multiplicada por 1,071 (curva em ascensão) e 0.929 (curva em declínio). Tratam-se de valores proporcionalmente equivalentes ao erro-padrão das estimativas mais precisas encontradas em literatura (Smith & Webb, 1985).

5.1.3 A questão da densidade populacional: Até aqui nós temos visto que matrizes com entrada de dados semelhantes podem projetar trajetórias populacionais bastante distintas. Estamos convencidos de que a matriz de Leslie, mesmo baseada em dados "melhores" que aqueles que podemos obter no campo, levam a incertezas profundas sobre o tamanho futuro da população em questão¹⁰. O problema, porém, é pior que isto. Os biólogos práticos são rápidos em apontar que, ao contrário de simples curvas em gráficos, populações reais não crescem ou diminuem indefinidamente. Elas, na verdade, parecem ser reguladas por mecanismos homeostáticos que permitem um crescimento maior quando são ainda pequenas. O conceito de mecanismos dependentes de densidade populacional são largamente reconhecidos em literatura (Eberhart, 1969) mas empiricamente é pouco compreendido para crocodilianos (Nichols, 1987). Isto é particularmente angustiante para os técnicos interessados na exploração comercial de crocodilianos, pois sem este conhecimento não é possível estimar com segurança a taxa máxima de exploração em um sistema de manejo sustentado (Nichols, 1987). Esta é a razão pela qual instituições que trabalham com modelos populacionais de crocodilianos frequentemente demandem a inclusão de fatores dependentes da densidade em projeções populacionais. Até agora, no entanto, as pesquisas sobre crocodilianos tem oferecido poucas indicações sobre quais

¹⁰ E você, também está convencido? Confessamos nossa *ligeira* tendência ao pessimismo. Você consegue perceber nossas "cartas marcadas"? Tente e então nos escreva, pedindo detalhes.

parâmetros demográficos poderiam ser afetados por alterações na densidade populacional. Não há também nenhuma evidência empírica sobre a forma matemática que qualquer função dependente da densidade assumiria. Em termos teóricos da simples elaboração de um modelo, praticamente qualquer mecanismo hipotético dependente da densidade pode ser programado de forma simples. Por isso pode valer a pena experimentar vários mecanismos em um modelo, projetando a população de várias maneiras, e então descrevendo uma resposta "geral" dependente da densidade. O problema é que aparentemente não há nenhuma resposta dependente da densidade. Muitos mecanismos se aproximam levemente da capacidade de suporte, mas outros não, e é difícil saber quais operarão em populações de caimans. As figuras 3 e 4 ilustram o quão estranhos podem parecer os mecanismos dependentes de densidade. Não há nenhum elemento de aleatoriedade nos modelos que geraram estes gráficos. Nós simplesmente permitimos que a fecundidade (Figura 3) ou a fecundidade e a sobrevivência (Figura 4) variassem amplamente como uma simples função logística da densidade populacional. Os resultados são aquilo que os autores modernos descrevem como caos (Gleick, 1987). Em outras palavras, a trajetória de um modelo populacional pode diferir radicalmente em função dos mecanismos dependentes de densidade pré-estabelecidos por quem os projetou. Portanto, se você examinar um modelo populacional para determinar como um mecanismo real dependente da densidade varia ao longo do tempo, você poderá concluir que, na verdade, a "realidade externa" baseia-se em grande parte em decisões abstratas e pessoais de quem o projetou, em função (a) do tipo de mecanismo programado e (b) de seu grau de dependência à densidade¹¹.

5.1.4 A questão da estocasticidade¹²: Até este ponto, mesmo com nossas mais pessimistas suposições, estabelecemos que caimans de mesma idade sejam extremamente semelhantes e vivam em um ambiente que nunca varie. Sabemos, no entanto que tais suposições não são realistas. Animais variam individualmente e alterações reais do ambiente podem afetar populações de caimans de forma dramática. Assim sendo, a aleatoriedade pode ser tremendamente importante e por isso técnicos que trabalham com modelos costumam considerar seu impacto em uma população de duas formas distintas (Nichols, 1987), conforme descrito abaixo:

a. Estocasticidade demográfica: Reconhecemos que fecundidade e sobrevivência podem ser expressas de forma mais realista como funções probabilísticas da densidade. Por exemplo, em uma população de caimans o tamanho médio das ninhadas pode ser

¹¹ Um problema desencorajador é que é difícil distinguir modelos potencialmente úteis de outros, apenas através da análise de suas projeções. Por exemplo, nós conhecemos tão pouco de mecanismos dependentes de densidade em caimans que não podemos *a priori* rejeitar mesmo resultados extravagantes como os das figuras 3 e 4. Alguns biólogos (Pechman & Wilbur, 1994) argumentam que flutuações observadas em populações de animais silvestres podem ser provenientes de processos intra-populacionais (como aqueles que programamos para gerar as figuras 3 e 4) e não de processos externos ambientais como geralmente se assume.

¹² Este termo não é encontrado no Novo Dicionário da Língua Portuguesa (segunda edição), de Aurélio Buarque de Holanda Ferreira (1986). Trata-se de um neologismo proveniente da adaptação do termo de língua inglesa *stochasticity*, de uso comum em biologia.

de 28.6 ovos com uma variação individual de 17 a 38 ovos (Staton & Dixon, 1977). A taxa de sobrevivência para uma determinada faixa etária pode ser de 50 %. Para cada indivíduo, portanto, as chances de sobrevivência em um determinado ano são como o lance de uma moeda. Neste caso, para uma população de 100 animais, a taxa de sobrevivência anual seria representada por uma distribuição binomial com $p = 0.5$ e $n = 100$. Com a função de geração randômica de números em BASIC, gerar elementos estocásticos de demografia em um modelo populacional passa a ser uma simples tarefa de programação. Isto é, no entanto, desnecessário porque valores médios descrevem adequadamente quase todos os processos sofridos por grandes populações. Por outro lado, para populações pequenas, variações associadas à pequena amostragem poderão ser importantes. Desta forma, o técnico que trabalhe com o modelo populacional pode necessitar não somente de estimativas pontuais, como também da curva de probabilidade associada à densidade para a fecundidade e sobrevivência específicas de cada faixa etária¹³. Isto pode ser importante no manejo de espécies ameaçadas.

b. Estocasticidade ambiental: O tamanho de uma população de caimans é (pelo menos em parte) uma função do ambiente, que pode variar de um ano para o outro de modo demograficamente importante (Mazzoti & Brandt, 1994; Gorzula, 1987 e Messel & VorliceK, 1987). Flutuações ambientais podem causar profundas alterações em populações de crocodilianos (Hall, 1991) e mesmo raros eventos ambientais podem ter pronunciados e duradouros efeitos demográficos (Smith & Webb, 1985 e Abercrombie, 1989). Além disso, ao contrário de casos em que variações demográficas sejam aleatórias, o mero trabalho com grandes populações de crocodilianos não permite ao técnico evitar um considerável componente estocástico ambiental¹⁴ (Nichols *et alli*, 1976). Uma análise de longa duração dos registros climáticos locais pode sugerir as distribuições estatísticas de algumas variáveis ambientais críticas, que podem ser modeladas através da função randômica da linguagem BASIC em computadores. Entretanto, as respostas de populações de crocodilianos a flutuações ambientais são raramente conhecidas do ponto de vista quantitativo¹⁵.

¹³ Para variáveis binomiais verdadeiras, a curva da probabilidade associada à densidade é definida pela média e pelo número de ocorrências. Aparentemente, porém, nem sempre certos processos binomiais, como a taxa de sobrevivência por exemplo, comportam-se como o esperado. Isto ocorre porque as *sobrevivências* individuais não são sempre *ocorrências* independentes.

¹⁴ As etapas de simulação (anos) - e não o número de animais - é que são as unidades amostrais. Além do mais, há uma correlação entre ano e tamanho da população ao longo dos anos.

¹⁵ Possíveis exceções, pelo menos em alguns habitats, incluiriam secas e inundações, que em determinados anos podem resultar na perda total dos ninhos. Tais fatores deveriam ser incluídos em muitos modelos populacionais de crocodilianos.

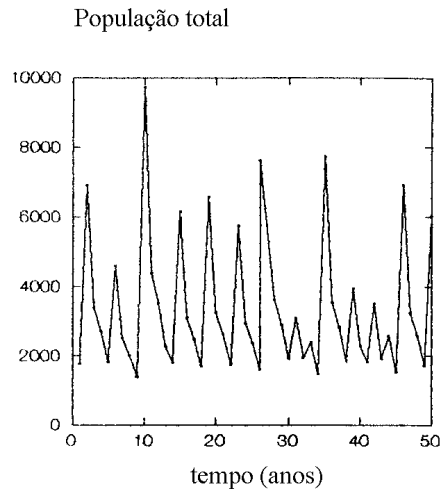


Figura 3: Caos em um sistema determinístico, onde a taxa de fecundidade varia (amplamente) como função logística da densidade populacional. Um gráfico para a taxa de sobrevivência seria similar.

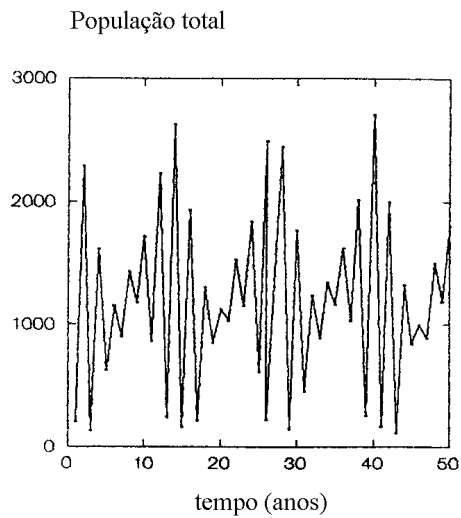


Figura 4: Caos em um sistema determinístico, onde a taxa de fecundidade e a de sobrevivência variam (amplamente) como função logística da densidade.

5.2 O Perigo da Aplicação de Modelos

Nosso ponto básico é que, para os crocodilianos, um modelo populacional que imitasse a realidade seria extremamente complexo. Por exemplo, para projetarmos um modelo de uma pequena população de caimans num ambiente estocástico precisaríamos conhecer a distribuição conjunta das variáveis ambientais e demográficas e, em muitos casos, também as possíveis implicações relativas à densidade. É fácil escrever sobre probabilidades conjuntas de funções da densidade, mas temos na verdade poucas informações quantitativas sobre as distribuições tomadas separadamente. Além disso, não sabemos virtualmente nada sobre como elas se comportam juntas.

Ao criarmos um modelo podemos, é claro, incorporar suposições sobre relações funcionais, mas estas suposições serão altamente arbitrárias. Nós demonstramos (Figuras 1 a 4) que pequenas diferenças em suposições demográficas razoavelmente estabelecidas podem levar a projeções muito distintas. Assim sendo, podemos vislumbrar o seguinte cenário: dois biólogos são contratados para criar um modelo de projeções populacionais para a exploração comercial da mesma população de caimans. Um deles relata confiante que milhares de animais podem ser abatidos enquanto o outro está certo de que, mesmo sem a retirada de indivíduos, a população estará extinta em uma década !

Talvez você acredite que nenhum biólogo seja tolo o suficiente para confundir *suposição* com *realidade*. Neste caso, seu conceito de sofisticação intelectual humana é altamente otimista. Consideremos um modelo de projeção populacional para o crocodilo do Nilo em Botswana (Blomberg, 1990). O mais expressivo fator dependente de densidade - o canibalismo - foi considerado apenas do ponto de vista hipotético, sem nenhuma evidência empírica. A mortalidade resultante da caça foi considerada (sem nenhuma evidência) como substituta da (e não somada à) mortalidade natural até que a caça alcançasse 95 % da mortalidade natural. Uma pirâmide etária foi construída a partir de *surveys*¹⁶. "As idades foram relacionadas aos tamanhos dos animais a partir da curva de crescimento de uma provável fêmea selvagem do Zimbabwe". A análise do autor mostrou que seu modelo foi muito sensível a variações no tamanho das ninhadas, taxa de sobrevivência para cada faixa etária e idade na qual os animais tornam-se canibais, mas o autor não teve nenhuma informação empírica para estimar qualquer um destes fatores. Este é um exemplo clássico de um modelo baseado quase exclusivamente em suposições. Claro que não há nada de errado nisso, desde que assumamos que modelos baseiam-se em fatores hipotéticos e não esperemos que eles imitem a realidade. Mas Blomberg (1990) começa sua dissertação estabelecendo que seu modelo deve "refletir, de forma lógica e matemática, a dinâmica da população em questão e as forças externas agindo sobre ela", esperando que ele possa "otimizar seu uso sustentado".

¹⁶ Veja Magnusson (1983) para os problemas em fazer estimativas de tamanho dos animais a partir de *surveys*.

De fato, por sua complexidade e elegância, modelos de projeção populacional podem ganhar vida própria e se sobrepor às propostas a que foram construídos. O pior é que modelos podem assumir suposições falsas como verdadeiras, deixando assim de ser úteis e passando a ser perigosos. Fala-se que Picasso uma vez apresentou uma pintura de um peixe a um conhecido. "Isto não se parece com um peixe", o homem falou. "Claro que não", concordou Picasso, "isto não é um *peixe*, isto é a *pintura* de um peixe". Com pinturas ou modelos, erramos perigosamente quando acreditamos ver algo neles que não tenha sido colocado ali pelo artista, ou por quem quer que o tenha feito.

5.3 Utilização de Modelos de Projeção Populacional

Apesar de nossas várias reservas contra o uso de modelos em computador para prever a trajetória de uma população específica de crocodilianos, estamos no entanto convencidos de que seu processo de elaboração pode ser extremamente útil. Infelizmente, um uso potencial - na verdade um abuso - tem sido político e não científico. Em menos de seis horas um bom programador de computador, com uma orientação mínima de um técnico que trabalhe com crocodilianos, pode criar um elegante modelo que produza informações complexas e esteticamente elegantes. Tal modelo poderia ser usado para dar credibilidade científica a um programa de pesquisa que não a mereça: "Senhor CITES, veja nosso modelo; seus comandos são simples; tente usá-lo em nosso computador; agora em relação àquele Apêndice II...". Nós assumimos que nenhum estudante sul-americano consideraria tal hipótese, moralmente questionável. Então propomos aqui seis usos mais apropriados para tais modelos. Note que, em geral, eles estão mais associados à sua criação que à sua aplicação.

(a) A criação de seu próprio modelo desmistifica o uso de computadores para tal fim. Você rapidamente desenvolve uma certa sensibilidade para perceber as consistências e inconsistências de um modelo. Desta forma, você não se impressionará tanto com modelos meramente expositivos.

(b) A elaboração de um modelo o forçará a pensar cuidadosamente sobre como os processos demográficos realmente ocorrem.

(c) A elaboração de um modelo torna claro o que você sabe e o que você não sabe, forçando-o a listar o que você precisa saber sobre sua população. Esta lista pode ser mais longa do que você imagina. Enquanto você escreve as linhas de um programa, você percebe o quanto resta a aprender.

(d) O refinamento de seu modelo permitirá que você perceba a relativa importância dos parâmetros demográficos. Nós não discutimos explicitamente como testar a sensibilidade de um modelo, mas esta é uma etapa extremamente importante. Uma vez que você tenha feito um rascunho de seu modelo, você deve "rodá-lo" com pequenas variações nos parâmetros demográficos para avaliar que alterações afetam mais drasticamente suas projeções (lembre-se das Figuras 1 e 2). Claro que é necessário ser cuidadoso com a interpretação dos resultados de um teste de sensibilidade. Especificamente, deve-se lembrar que tais resultados aplicam-se diretamente apenas ao modelo. Sua aplicação à população em questão depende da validade das suposições pré-estabelecidas pelo modelo.

(e) Tomados em conjunto, os itens C e D sugerem que a elaboração e o teste de sensibilidade de um modelo podem auxiliar o planejamento de futuras pesquisas. O processo de elaboração do modelo pode originar listas de parâmetros populacionais conhecidos e desconhecidos. Mantendo-se constantes todas as outras condições, você poderá se decidir a focalizar sua pesquisa nos parâmetros mais sensíveis destes últimos.

(f) Um modelo funcional pode permitir a comparação entre áreas, sub-populações ou estratégias de manejo de um modo limitado. Por exemplo, se a Área I é fortemente propensa a inundações e a Área II não, modelos simulatórios podem permitir a comparação entre diferentes taxas de coletas de ovos. Novamente é de vital importância lembrar que estamos comparando dois *modelos* de população. A veracidade de sua relação com as populações reais é função direta do grau de acuidade de suas suposições pré-estabelecidas.

Isto encerra nossa discussão sobre modelos convencionais em computador. Na sessão final deste capítulo, discutiremos brevemente possíveis abordagens do manejo de populações de crocodilianos transcendentais às estratégias normais de elaboração e uso de modelos.

6. Considerações Finais

A idéia central deste capítulo é a de que modelos não são a "panacéia de todos os males" para a solução de problemas que exijam a compreensão de mecanismos populacionais em crocodilianos. O que se deve fazer, então ? Obviamente não deve haver apenas uma única receita para a pesquisa e o manejo de populações de crocodilianos, pois eles variam radicalmente de um lugar para outro. Além disso, a disponibilidade de pessoal e recursos também varia bastante caso a caso. No entanto, há estratégias amplamente recomendáveis, entre as quais sugerimos as seguintes:

(a) Faça parte de uma comunidade técnico-científica envolvida no estudo de crocodilianos. Isto implica na leitura de uma ampla literatura científica e na pronta publicação dos resultados de suas pesquisas. Isto também implica na abertura e manutenção de canais pessoais de comunicação com outros pesquisadores, particularmente de sua região geográfica. Pelo menos num futuro imediato, os fundos para financiamento de seu trabalho serão provavelmente escassos. Por isso é importante compartilhar descobertas, coordenar pesquisas e evitar a duplicação de esforços.

(b) Estabeleça o mais claramente possível os propósitos de sua pesquisa e sua estratégia de manejo. Inicialmente você deverá planejar sua pesquisa de modo a obter informações vitais a seus objetivos de manejo. Da mesma forma, atividades bem planejadas de manejo podem prover importantes informações demográficas a baixo custo. Por exemplo, se você estiver trabalhando num estudo de marcação e recaptura de uma população de crocodilianos que faz parte de um program de caça, planeje sua marcação e o método de caça de forma que os caçadores façam algumas recapturas para você.

(c) Aprenda a monitorar populações com precisão. Contar caimans não é o máximo da sofisticação científica, no entanto, sua habilidade no monitoramento populacional é fundamental à virtualmente todas as outras etapas de manejo e pesquisa. Determine o que você *pode* contar mais acuradamente e o que você *necessita* contar mais desesperadamente e quais são os métodos mais apropriados de contagem. Contagens noturnas com *sealead-beam* (lanterna com fecho de luz forte concentrado) são as mais frequentemente utilizadas. Seus pontos fortes e fracos tem sido amplamente discutidos (como introdução ao tema, sugerimos Woodward, 1978; Messel *et alli*, 1974-84; Larriera *et alli*, 1992 e Wood & Humphrey, 1993). a compensação dos efeitos das condições ambientais (particularmente nível da água e temperatura) e sua standardização são críticos para tais tipos de monitoramento. Sob várias condições contagens aéreas (de adultos e ninhos) podem valer a pena em termos de custo-benefício (Bayliss, 1987 e Mourão *et alli*, 1994). Para muitas aplicações, um *índice de abundância* poderá ser tão útil quanto uma estimativa da população absoluta. Isto é altamente desejável já que a utilização de um índice permitirá que você se concentre em melhorar sua precisão e replicabilidade.

(d) Refine seu próprio modelo mental. Mesmo que você não deseje escrever um modelo numérico, você deve assumir que suas decisões serão baseadas no seu próprio modelo mental sobre como sua população alvo atua. Além disso, para a maior parte de sua pesquisa, um modelo de projecção populacional em computador não será diretamente aplicável. Em outras palavras, você definitivamente estará usando modelos (articulados por seu próprio intelcto e baseados em seus próprios padrões). Seu modelo no mínimo deve incluir uma descrição por escrito de como

you acreditam que sua população alvo atue¹⁷. Acima de tudo, não aceite sem questionamento o modelo de outra pessoa qualquer. Atualmente boa parte da melhor (e um pouco da pior) literatura sobre crocodilianos provém de pesquisas feitas na África, América do Norte e Austrália. Modelos (frequentemente não articulados) baseados em *Crocodylus niloticus*, *Alligator mississippiensis*, *C. porosus* e *C. johnstoni* compreendem a maior parte destas pesquisas. Ao contrário, a maior parte de suas pesquisas envolverá as espécies de jacarés do gênero *Caiman*, *Melanosuchus* e *Paleosuchus*. Você sabe que os jacarés são diferentes dos aligátors e crocodilos. Eles apresentam padrões de crescimento distintos, alcançam a maturidade mais cedo e respondem diferentemente à densidade populacional. Não aplique passivamente as conclusões baseadas em aligátors e crocodilos no manejo de seus jacarés !

(e) Planeje experimentos manipulativos. Se você deseja saber como uma população responderia a determinadas perturbações, seu único recurso será provavelmente *perturbar* experimentalmente esta população. Um exame de seu modelo pessoal, sob a luz dos requisitos locais de manejo, deve sugerir apropriados experimentos de campo (Nichols, 1987). A avaliação destes experimentos deve, por sua vez, expor detalhes de seu modelo. Estudar seriamente crocodilianos não é uma tarefa simples e a criação de modelos não oferece nenhum atalho. Entretanto, a pesquisa é ocasionalmente esclarecedora, normalmente divertida e sempre interessante. A condução de sua pesquisa, com o auxílio de um modesto porém bem articulado modelo, poderá fazer com que esta experiência seja ainda melhor.

Agradecimentos

Todas as boas idéias contidas neste capítulo provém de pessoas como Bill Magnusson, Chris Hope, Paul Moler, Alan Woodward e Phil Wilkinson. Todas as idéias tolas são nossas próprias.

Literatura Citada

Abercrombie, C.L. 1989. Population dynamics of the American alligator. pp.1-16. In: Crocodiles: Their Ecology, Management, and Conservation. IUCN - The World Conservation Union, Gland, Switzerland.

Bayliss, P. 1987. Survey methods and monitoring within crocodile management programmes. pp.157-175. In: Webb, G.J.W.; Manolis, S.C. & Whitehead, P.J. [Eds.]. Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Surrey Beatty & Sons. Chipping Norton, Australia.

¹⁷ Gostaríamos novamente de argumentar que a criação e refinamento de um modelo de projeção populacional em um dado período de tempo pode proporcionar a você (ou à sua equipe de pesquisa) um adequado suporte intelectual para avaliar o desenvolvimento de um projeto de pesquisa.

- Borges, G.A. & Arruda Filho, A. 1993. Avaliação do potencial de ninhos de *Caiman crocodilus yacare* numa sub-região do Pantanal de Poconé, MT. pp.55-117. In: Zoocria de los Crocodylia. Memorias de la I Reunion Regional del CSG/SSC/IUCN. IUCN - The World Conservation Union, Gland, Switzerland.
- Blomberg, G. 1990. Population dynamics and management of the Okavango River crocodiles in Botswana. Unpl. Ph.D. Dissertation, Michigan State University.
- Child, G. 1987. The management of crocodiles in Zimbabwe. pp.49-62. In: Webb, G.J.W.; Manolis, S.C. & Whitehead, P.J. [Eds.]. Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Surrey Beatty & Sons. Chipping Norton, Australia.
- Cintra, R. 1988. Nesting ecology of the Paraguayan caiman (*Caiman yacare*) in the Brazilian Pantanal. *J. Herpet.* 22(2):219-222.
- Crawshaw, P.G., Jr. 1987. Nesting ecology of the Paraguayan caiman (*Caiman yacare*) in the Pantanal of Mato Grosso, Brazil. MS Thesis, University of Florida, Gainesville, Florida. 69pp.
- Eberhardt, L. 1969. Population analysis. pp.457-495. In: Giles, R. [Ed.]. Wildlife Management Techniques. 3rd ed. The Wildlife Society. Washington D.C.
- Gleick, J. 1987. Chaos: Making a New Science. Penguin Books. New York.
- Gorzula, S. 1978. An ecological study of *Caiman crocodilus* inhabiting savanna lagoons in the Venezuelan Guayana. *Oecologia* (Berl.) 35:21-34.
- Gorzula, S. 1987. The management of crocodiles in Venezuela. pp.91-101. In: Webb, G.J.W.; Manolis, S.C. & Whitehead, P.J. [Eds.]. Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Surrey Beatty & Sons. Chipping Norton, Australia.
- Hall, P.M. 1991. Estimation of nesting female crocodilian size from clutch characteristics: correlates to reproductive mode and harvest implications. *J. Herpet.* 25(2):133-141.
- Hines, T.; Abercrombie, C.; Percival, F. & Woodward, C. 1986. Florida alligator: economics, harvest, and conservation. pp.132-142. In: Crocodiles. Proc. 7th Work. Meet. Croc. Spec. Group / SSC / IUCN. IUCN - The World Conservation Union, Gland, Switzerland.
- Hollands, M. 1987. The management of crocodiles in Papua New Guinea. pp.73-89. In: Webb, G.J.W.; Manolis, S.C. & Whitehead, P.J. [Eds.]. Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Surrey Beatty & Sons. Chipping Norton, Australia.
- Larriera, A.; Del Barco, D.; Imhof, A. & Von Finck, C. 1992. Environmental variables and its incidence on *Caiman latirostris* counts. pp.256-260. In: Crocodiles. Proc. 11th Work. Meet. Croc. Spec. Group / SSC / IUCN. Vol. 1. IUCN - The World Conservation Union, Gland, Switzerland.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33:183-212.
- Leslie, P.H. 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika* 35:213-245.
- Magnusson, W.E. 1983. Size estimates of crocodilians. *J. Herpet.* 17:86-89.

- Magnusson, W.E. 1986. The peculiarities of crocodilian population dynamics and their possible importance for management strategies. pp.434-442. In: Crocodiles. Proc. 7th Work. Meet. Croc. Spec. Group / SSC / IUCN. IUCN - The World Conservation Union, Gland, Switzerland.
- Maskey, T. 1989. Movement and survival of captive-raised gharial *Gavialis gangeticus* in the Narayani River, Nepal. Unpubl. Ph.D. Dissertation, University of Florida.
- Mazzotti, F.J. & Brandt, L.A. 1994. Ecology of the American alligator in a seasonally fluctuating environment. pp.485-505. In: Ogden, J. & Davis, S. [Eds.]. Everglades: the Ecosystem and its Restoration. St. Lucie Press, Delray Beach, Florida.
- Medem, F. 1962. La distribución geográfica y ecología de los Crocodylia y Testudinata en el Departamento del Chaco. *R. de la Academia Colombiana* 11(44):279-303.
- Messel, H. *et alli*. 1974-1984. Surveys of Tidal River Systems in Northern Australia and Their Crocodile Populations. Monographs 1-18. Pergamon Press. Sydney.
- Messel, H. & Vorlicek, G.C. 1987. A population model for *Crocodylus porosus* in the Tidal Waterways of Northern Australia: management implications. pp.189-198. In: Webb, G.J.W.; Manolis, S.C. & Whitehead, P.J. [Eds.]. Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Surrey Beatty & Sons. Chipping Norton, Australia.
- Mourão, G.M.; Bayliss, P.; Abercrombie, C.L. & Arruda, A. 1994. Test of an aerial survey for caiman and other wildlife in the Pantanal, Brazil. *Wildl. Soc. Bull.* 22:50-56.
- Nichols, J.D. 1987. Population models and crocodile management. pp.177-187. In: Webb, G.J.W.; Manolis, S.C. & Whitehead, P.J. [Eds.]. Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Surrey Beatty & Sons. Chipping Norton, Australia.
- Nichols, J.D.; Viehman, L.; Chabreck, R. & Fenderson, B. 1976. Simulation of a commercially harvested alligator population in Louisiana. *Louisiana Agricultural Experiment Station Bull.* No. 691. Louisiana State University. Baton Rouge, Louisiana.
- Pechmann, J.H.K. & Wilbur, H.M. 1994. Putting declining amphibian populations in perspective: natural fluctuations and human impacts. *Herpetologica* 50(1):65-84.
- Pianka, E. 1970. On r- and K-selection. *Am. Nat.* 105:592-597.
- Rootes, W.L. & Chabreck, R.H. 1993. Cannibalism in the American alligator. *Herpetologica* 49(1):99-107.
- Scheiner, S.M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24:35-68.
- Smith, A. & Webb, G.J.G. 1985. *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River area, N.T. VII. A population simulation model. *Australia Wildl. Research* 12:541-557.
- Staton, M.A. & Dixon, J. 1977. Breeding biology of the spectacled caiman, *Caiman crocodilus crocodilus*, in the Venezuelan llanos. *USDI Wildl. Research Report* 5. Washington, D.C.
- Webb, G.J.W. & Smith, A.M.A. 1987. Life history parameters, population dynamics and the management of crocodilians. pp.199-210. In: Webb, G.J.W.; Manolis, S.C. & Whitehead, P.J. [Eds.]. Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Surrey Beatty & Sons. Chipping Norton, Australia.

Wood, J.M. & Humphrey, S.R. 1983. Analysis of Florida alligator transect data. Technical Report No. 5, School of Forest Resources and Conservation, University of Florida. 49pp.

Woodward, A.R. 1978. An evaluation of factors affecting night counts of alligators. Unpubl. M.S. Thesis, University of Florida.

Woodward, A.R.; Hines, T.; Abercrombie, C. & Nichols, J. 1987. Survival of young American alligators on a Florida lake. *J. Wildl. Manage.* 51(4):931-937.